



Master Sciences du Vivant parcours Écophysiologie, Écologie et Éthologie
Université de Strasbourg
2019-2020

Jeanne BIENVENUT



Stage encadré par Nicolas MORELLET & Nadège BONNOT
Unité de recherche Comportement & Écologie de la Faune Sauvage
à l'Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement



Résumé

Nom et prénom du candidat : BIENVENUT Jeanne

Spécialité de Master : Sciences du Vivant parcours Écophysiologie, Écologie et Éthologie

Laboratoire d'accueil : Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage (INRAE)

Responsable du stage : MORELLET Nicolas & BONNOT Nadège

Les différences interindividuelles de la fidélité spatiale et de la fidélité écologique
chez le chevreuil : le cas des femelles

Familiarité, compromis risques-ressources, domaine vital, mise bas, Capreolus capreolus, succès reproducteur, âge, personnalité, performance individuelle, 'win-stay ; lose-switch'

Les animaux ajustent leur utilisation de l'espace selon leurs besoins pour favoriser leur survie et leur reproduction. En particulier, ils sélectionnent des habitats risqués ou refuges selon leur personnalité et leur expérience, afin de maximiser l'alimentation en minimisant les risques de prédation. La familiarité et la fidélité pour un domaine vital permettent d'accumuler des informations sur celui-ci et ainsi de gérer ce compromis risques-ressources. Le suivi GPS de 66 chevrettes (*Capreolus capreolus*) a permis d'évaluer les différences interindividuelles de leur fidélité pour le domaine vital en période de mise bas selon leurs caractéristiques individuelles, par des modèles linéaires généralisés mixtes. Les conséquences de la fidélité sur la performance individuelle des chevrettes ont également été estimées. Leur fidélité a été étudiée en comparant, entre deux années, le chevauchement spatial (fidélité spatiale) et la similarité environnementale (fidélité écologique) de leurs domaines vitaux à la période de mise bas. Cette étude a montré que la fidélité spatiale interannuelle des chevrettes est influencée par leur succès reproducteur annuel selon la stratégie 'win-stay ; lose-switch'. Les chevrettes semblent également plus fidèles spatialement avec l'âge, probablement grâce à l'expérience. Les chevrettes avec une personnalité prudente qui ont une plus faible propension à la prise de risques (évaluée par la réponse comportementale au stress de la capture et la probabilité d'être en milieu ouvert de jour, plus exposé aux risques) seraient plus fidèles spatialement et écologiquement en lien avec une plus forte utilisation d'habitats fermés plus prévisibles. Ainsi, les chevrettes varient dans leur degré de fidélité spatiale et de fidélité écologique, selon leurs caractéristiques individuelles. Ces variations de fidélité n'impacteraient pas la valeur adaptative des chevrettes, puisque celles-ci ne semblent influencer ni leur succès reproducteur annuel ni leur masse corporelle.

Sommaire

Sommaire	1
Liste des abréviations.....	2
Contribution de l'étudiant	3
1 Introduction.....	4
2 Matériels & Méthodes.....	9
2.1 Site d'étude.....	9
2.1.1 Aurignac.....	9
2.1.2 Chizé	9
2.1.3 Trois-Fontaines	10
2.2 Collecte des données	10
2.2.1 Protocole de capture.....	10
2.2.2 Suivi GPS.....	11
2.2.3 Succès reproducteur annuel	11
2.2.4 Traits de personnalité	12
2.3 Analyses statistiques	13
2.3.1 Domaines vitaux en période de mise bas	13
2.3.2 Fidélité spatiale : indice de Bhattacharyya	13
2.3.3 Fidélité écologique : indice de composition d'habitats.....	14
2.3.4 Construction et sélection de modèles.....	15
3 Résultats.....	17
3.1 Caractéristiques individuelles influençant la fidélité spatiale	17
3.2 Caractéristiques individuelles influençant la fidélité écologique.....	18
3.3 Conséquences de la fidélité sur la performance individuelle.....	18
4 Discussion & Perspectives.....	18
4.1 Les caractéristiques individuelles influençant la fidélité des chevrettes.....	19
4.2 Les conséquences de la fidélité sur la performance individuelle des chevrettes	22
4.3 Conclusion.....	23
5 Bibliographie.....	24

Liste des abréviations

- AICc : Critère d'Information d'Akaike de second ordre
- BA : Battacharyya affinity, représente l'indice de fidélité spatiale
- CA : classe d'âge
- CH : composition d'habitats, représente l'indice de fidélité écologique
- DV50 : domaine vital pour une probabilité de 50% de localiser l'animal
- GPS : Global Positioning system
- Ind : individu en facteur aléatoire
- K : nombre de paramètres
- N : nombre d'individus
- Obs : nombre d'observations
- Pop(Ind) : individu inclus dans la population en facteur aléatoire
- POJ: probabilité d'être en milieu ouvert de jour
- RC : réponse comportementale à la capture
- SR : succès reproducteur annuel
- UD : fonction de distribution d'utilisation de l'espace d'un individu
- Δ Année : nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs
- Δ Surface : surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis consécutifs
- Δ AICc : différence d'AICc par rapport au meilleur modèle
- δ AICc : différence d'AICc par rapport au modèle nul
- ω AICc : poids de l'AICc

Contribution de l'étudiant

- 1) Collecte des données : 10%
- 2) Traitement des données : 10%
- 3) Analyses statistiques des données : 100%
- 4) Rédaction du mémoire : 100%

1 Introduction

Pour répondre à leurs besoins, les animaux doivent ajuster leur utilisation de l'espace (Block and Brennan, 1993), en particulier parce qu'un seul habitat ne peut pas offrir toutes les conditions pour que les individus comblent l'ensemble de leurs besoins. Ils doivent donc se mouvoir d'un habitat à un autre et sont confrontés à des prises de décisions pour répondre aux compromis coût-bénéfices liés à l'utilisation des différentes composantes environnementales. Ces prises de décision influencent la valeur sélective d'un individu en termes de survie et de reproduction, qui est notamment le résultat de l'accès aux ressources et de l'accès aux refuges (Sih, 1980). Or, les patches d'alimentation les plus riches en termes de ressources sont généralement les plus risqués, en lien avec l'exposition aux prédateurs ou la forte densité de proies exploitant le même patch qui attire les prédateurs (Sih, 1980; Lima and Dill, 1990). Ainsi, dans leur processus d'acquisition des ressources, les animaux sont confrontés au compromis risques-ressources et devraient maximiser l'alimentation en minimisant les risques de prédation (Sih, 1980; Lima and Dill, 1990).

Les animaux gèrent ce compromis risques-ressources selon leur phénotype, leurs besoins (Lima and Dill, 1990) ou encore leur personnalité (McArthur et al., 2014). Par exemple, la réponse de fuite d'un individu est déterminée par sa perception des risques, influencée par les caractéristiques environnementales (distance au refuge, qualité du patch d'alimentation) et individuelles (sexe, expérience, âge, condition corporelle, statut reproducteur) (Lima and Dill, 1990; Bonnot et al., 2018). De plus, la personnalité des individus, définie comme la variabilité interindividuelle de comportements cohérente dans le temps (Réale et al., 2007), joue un rôle dans la gestion du compromis risques-ressources puisqu'elle influence le comportement d'alimentation et détermine la sensibilité et les capacités de réactions des individus face aux risques de prédation (McArthur et al., 2014). En effet, les individus varient dans leur propension à prendre des risques sur un gradient de témérité (« boldness ») avec des individus téméraires (« bold ») enclin à la prise de risques et des individus prudents (« shy ») (Réale et al., 2007). Carere et al. (2010) ont suggéré que les individus téméraires ont un « coping style » (Koolhaas et al., 1999) de type proactif notamment caractérisé par une forte réponse comportementale de lutte ou de fuite au stress, au contraire des individus prudents avec un « coping style » de type réactif qui se figent en situation de stress. De plus, les individus téméraires semblent adopter des comportements routiniers, tandis que, les individus prudents seraient plus flexibles et répondraient donc mieux aux changements dans leur environnement (Koolhaas et al., 1999, Harris et al., 2019). Ainsi, les animaux évaluent

le paysage des risques et des ressources différemment selon leur personnalité (McArthur et al., 2014) ce qui influence leur sélection d'habitats et, à terme, leur valeur adaptative.

La sélection d'habitats est définie comme les réponses comportementales innées ou acquises des animaux qui leur permettent de sélectionner les composantes environnementales favorisant leur survie et leur reproduction (Block and Brennan, 1993). La disponibilité des ressources et les risques de prédation varient dans le temps et l'espace (Block and Brennan, 1993) ce qui génère des paysages des risques et des ressources hétérogènes (McArthur et al., 2014), et modifie donc le compromis risques-ressources. Ainsi, la sélection d'habitats est un comportement clé qui permet aux animaux de gérer ce compromis, en sélectionnant des habitats refuges quand les risques sont plus importants et des habitats riches en ressources lorsque les risques sont moindres. Par exemple, les chevreuils (*Capreolus capreolus*) utilisent majoritairement les habitats ouverts riches, mais plus risqués, la nuit et les habitats forestiers refuges de jour (Bonnot et al., 2018). Les animaux exploitent donc certains habitats de façon disproportionnée par rapport à leur disponibilité et établissent un domaine vital. Le domaine vital a été défini par Burt (1943) comme la zone qu'un animal parcourt pour effectuer ses activités dites « normales » de recherche de nourriture et de partenaires ou de soins aux jeunes, sur une période de temps spécifique. Les mouvements restreints au sein de ce domaine vital permettent la caractérisation et la mémorisation de la distribution spatiale des composantes environnementales (Piper, 2011). Ainsi, les animaux développent de la familiarité pour leur environnement définie par Piper (2011) comme une accumulation d'informations sur un espace unique qu'un animal occupe ou visite, concernant son potentiel pour la survie et le succès reproducteur, ainsi que, ses caractéristiques physiques et biotiques.

La familiarité spatiale permet notamment de maximiser l'alimentation par un apprentissage de la localisation des ressources et de minimiser les risques de prédation par une fuite efficace des prédateurs et un apprentissage de la localisation des refuges. Par exemple, les bisons (*Bison bison*) sélectionnent et revisitent les prairies de meilleure qualité pour le fourragement en mémorisant la localisation des ressources de qualité (Merkle et al., 2014). Plusieurs espèces de tortues marines réutilisent les mêmes patches d'alimentation d'une année à l'autre, pour lesquels elles sont familières, ce qui augmenterait leur condition corporelle et donc, *in fine*, leur probabilité de survie (Shimada et al., 2019). De même, il a été montré que les albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris*) qui réutilisent le même patch d'alimentation ont un meilleur succès reproducteur (Patrick and Weimerskirch, 2017). La familiarité permet également aux chevreuils de réduire les

risques de prédation par un lynx (*Lynx lynx*), probablement grâce à une bonne connaissance de la répartition spatiale des risques et des chemins potentiels de fuite (Gehr et al., 2020). De plus, Lafontaine et al. (2017) ont mis en évidence que les femelles caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*) sélectionnent des domaines vitaux pour lesquelles elles sont familières en été durant l'élevage des jeunes, mais changent de domaine vital d'un hiver à un autre. Cela suggère que la familiarité a un effet potentiellement important lors de la phase d'élevage des jeunes, pendant laquelle le compromis entre éviter les prédateurs potentiels (notamment des jeunes), et acquérir des ressources de qualité pour la mère est particulièrement marqué. Ainsi, la familiarité spatiale joue un rôle dans le compromis risques-ressources et offre des bénéfices en termes de valeur adaptative en améliorant la survie et le succès reproducteur des individus.

La fidélité spatiale, définie comme la tendance des animaux à retourner sur un domaine vital précédemment occupé ou rester au sein du même domaine vital pendant une longue période (Switzer, 1993), est souvent utilisée comme un proxy pour la familiarité spatiale. En effet, les mouvements répétés au sein d'un même domaine vital permettent d'accumuler des informations sur celui-ci (Piper, 2011). La fidélité spatiale peut être étudiée à différentes échelles de temps, au niveau intra-annuel (e.g. au cours des saisons) ou au niveau interannuel, mais également à différentes échelles spatiales. La fidélité des espèces migratrices qui parcourent de longues distances de façon saisonnière, vers un patch d'alimentation (e.g. tortues marines ; Shimada et al., 2019) ou une zone de reproduction (e.g. caribous des bois ; Schaefer et al., 2000) par exemple, a souvent été étudiée. Cependant, les espèces aux mœurs sédentaires, qui mettent en place des mouvements à plus petites échelles, peuvent également varier dans le degré de fidélité spatiale. Par exemple, les chevreuils utilisent plusieurs sous-domaines vitaux fonctionnels au sein d'une saison, probablement en réponse aux variations spatio-temporelles de la distribution des ressources (Couriot et al., 2018).

Selon le modèle théorique de Switzer (1993), la fidélité spatiale est influencée par différents facteurs environnementaux, notamment la qualité et la prévisibilité de l'environnement liées à la prévisibilité des risques de prédation et de la disponibilité des ressources ; et par différents facteurs individuels, tels que l'expérience de reproduction et l'âge. Ainsi, dans des habitats prévisibles, les changements de domaines vitaux devraient être favorisés après un échec de la reproduction passée. Cependant, dans des habitats imprévisibles, les individus devraient rester fidèles à leur domaine vital, tant que la qualité est égale entre les domaines vitaux disponibles. Sur la base de ce modèle,

les individus sont catégorisés selon deux stratégies différentes : ‘always stay’, pour des individus qui occupent le même domaine vital toute leur vie vs ‘win-stay ; lose-switch’ pour des individus qui restent sur le même domaine vital après un succès de la reproduction passée mais changent après un échec de la reproduction. La première stratégie ‘always-stay’ devrait être plus favorable, et donc privilégiée par les individus, lorsque l’habitat occupé est imprévisible. Par exemple, Gerber et al. (2019) ont mis en évidence que les tétras de Gunninson (*Centrocerus minimus*) mettent en place cette stratégie pour leur domaine vital en période de reproduction, en lien avec des risques de prédation peu prévisibles dans un environnement homogène. Au contraire, la stratégie ‘win-stay ; lose-switch’, devrait être favorisée lorsque l’habitat occupé est prévisible. Par exemple, les hirondelles rustiques (*Hirundo rustica*) sont moins fidèles au domaine vital en période de nidification au cours et entre les saisons de reproduction après un échec de la reproduction (Shields, 1984). De même, la fidélité des femelles caribous des bois au domaine vital en période de reproduction augmente d’un été à l’autre quand leur succès reproducteur augmente (Lafontaine et al., 2017). Enfin, Switzer (1993) prédit que la fidélité spatiale devrait augmenter avec l’âge, en lien avec une diminution des opportunités de reproduction. En effet, changer de domaine vital implique des coûts, pour s’établir dans un nouvel environnement et devenir familier avec celui-ci, qui peuvent être compensés par un meilleur succès reproducteur. Les individus plus âgés pourraient également être plus fidèles grâce à l’acquisition d’expérience et aux connaissances de leur environnement ce qui diminuerait les comportements exploratoires (Shimada et al., 2019).

Au sein d’un paysage hétérogène, un animal fidèle spatialement pourrait voir la composition en habitats au sein de son domaine vital fortement modifiée au cours du temps. La saisonnalité entraîne des modifications prévisibles au cours d’une année, cependant, la position des éléments paysagers peut varier de façon imprévisible à cause des activités humaines ou de catastrophes naturelles, par exemple. Ainsi, un individu peut être fidèle à un espace donné dans l’environnement, correspondant à la fidélité spatiale, mais il peut aussi être fidèle à des composantes environnementales, correspondant à la fidélité écologique ; l’une et l’autre n’étant pas forcément exclusive. Par exemple, Patrick & Weimerskirch (2017) ont mis en évidence que la fidélité spatiale et la fidélité écologique des albatros à sourcils noirs pour leur patch d’alimentation, pendant la période de reproduction, sont corrélées positivement au sein d’une année mais pas entre années. De plus, les albatros à sourcils noirs sont plus fidèles à l’habitat dans lequel ils se nourrissent qu’à la zone géographique utilisée, ce qui suggère qu’ils sont contraints par la

distribution des proies (hétérogène et légèrement imprévisible) et la compétition pour les habitats riches (Patrick and Weimerskirch, 2017). Ainsi, dans le contexte du compromis risques-ressources, il semble pertinent de considérer la fidélité écologique en complément de la fidélité spatiale.

L'objectif de cette étude est d'explorer les facteurs internes qui sous-tendent la variabilité interindividuelle de la fidélité spatiale et de la fidélité écologique chez le chevreuil, *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758), ainsi que de caractériser l'influence de la fidélité sur leur performance individuelle. Le chevreuil est un petit cervidé largement répandu en Europe qui occupe une grande variété de contextes environnementaux, de milieux purement forestiers à des paysages plus ouverts et hétérogènes tels que les agroécosystèmes. Cette étude s'intéresse plus particulièrement à la fidélité interannuelle des chevrettes durant la période de mise bas puisque le compromis risques-ressources est extrêmement fort pour les chevrettes à cette période. En effet, à partir de deux ans, chaque année les femelles donnent généralement naissance en mai à un ou deux faons (Gaillard et al., 1993). De plus, le chevreuil est un « income breeder » (Andersen et al., 2000), de sorte que les femelles utilisent l'énergie acquise au cours de l'alimentation, et non des réserves corporelles, pour faire face aux coûts de la reproduction. Ainsi, les ressources disponibles durant les mois d'avril, mai et juin sont primordiales pour les chevrettes pour faire face au très fort investissement énergétique en fin de gestation et durant la lactation (McLoughlin et al., 2008; Gaillard et al., 1993). Les décisions prises par les chevrettes notamment en termes de sélection de l'habitat pour la mise bas et l'élevage des faons, et donc de positionnement de leur domaine vital, ont donc des répercussions fortes pour leur valeur adaptative. Leur fidélité a été étudiée en comparant, entre deux années, le chevauchement spatial (fidélité spatiale) et la similarité environnementale (fidélité écologique) de leurs domaines vitaux à la période de mise bas. Cette étude a été réalisée sur trois populations de chevreuils suivies à long terme dans des milieux contrastés, représentant un total de 66 femelles équipées de colliers GPS.

La première hypothèse (H1) est que la fidélité spatiale et la fidélité écologique des chevrettes varient selon leurs caractéristiques individuelles. Les prédictions sont les suivantes : P1.A/ Selon la stratégie 'win-stay ; lose-switch' (Switzer, 1993), suite à un échec de la reproduction passée, la fidélité des chevrettes devrait diminuer. P1.B/ Les chevrettes plus âgées devraient être plus fidèles d'une année à l'autre grâce à l'expérience ou en raison d'une diminution des opportunités de reproduction. P1.C/ Les chevrettes avec une personnalité téméraire devraient être plus fidèles, puisque les individus téméraires sont considérés comme plus routiniers (Koolhaas et al., 1999).

La seconde hypothèse (H2) est que les différences interindividuelles de la fidélité ont des conséquences sur la performance individuelle des chevrettes, évaluées par deux proxys : le succès reproducteur et la masse corporelle. En effet, la masse corporelle étant un bon proxy de la qualité phénotypique chez le chevreuil, un individu avec une masse corporelle élevée a une meilleure probabilité de survie (Gaillard et al., 2000) et un meilleur succès reproducteur (Andersen et al., 2000, Hewison, 1996). Les prédictions sont les suivantes : P2.A/ Les chevrettes plus fidèles devraient avoir un meilleur succès reproducteur. P2.B/ Les chevrettes plus fidèles devraient avoir une masse corporelle plus élevée, puisque les chevrettes de bonne qualité devraient être plus performantes pour sélectionner les habitats riches et devraient donc rester dans ces habitats riches.

2 Matériels & Méthodes

2.1 Site d'étude

2.1.1 Aurignac

Le site d'étude d'Aurignac (31) s'étend sur 19 000 ha de paysage rural et fragmenté, situé dans le Sud-Ouest de la France (Figure 1). C'est une zone vallonnée avec deux grandes forêts mixtes (672 et 463 ha) et plusieurs petits bosquets dominés par du chêne (*Quercus sp.*). Le reste de la zone d'étude est représenté majoritairement par des prairies, des cultures et des haies. Le climat est océanique. La présence humaine est forte sur le site avec de nombreuses activités agricoles et de chasse, un réseau routier riche, de nombreux villages et des habitations éparpillées. La population de chevreuils a été estimée par capture-marquage-recapture à : 4 à 8 individus/100 ha en milieu fragmenté et 34 individus/100 ha en milieu forestier.

Chaque année, un parcellaire de la zone d'étude est réalisé (Figure 2). Des photographies aériennes du site (BD Ortho, IGN) sont utilisées pour définir des polygones d'habitats homogènes (ArcView GIS 3.3, ESRI, Redlands, CA, U.S.A.) qui sont ensuite assignés à un type d'habitat déterminé par observation sur le terrain.

2.1.2 Chizé

Le site d'étude de Chizé (79) s'étend sur 2 600 ha de massif forestier dominé par des feuillus, situé dans l'Ouest de la France (Figure 1). C'est une zone classée réserve biologique intégrale depuis 2006, gérée par l'Office Français de la Biodiversité et l'Office National des Forêts. Les

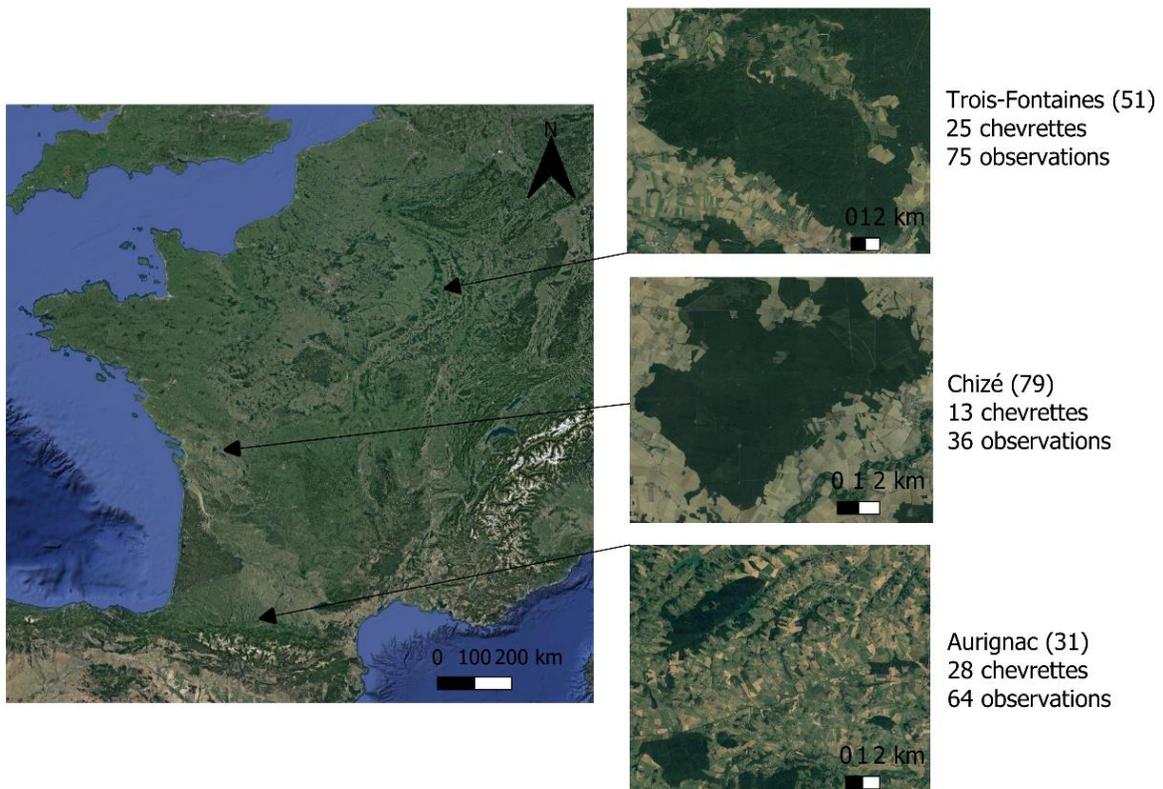


Figure 1. Vues aériennes des 3 sites d'études (Aurignac (31), Chizé (79) et Trois-Fontaines (51)) et leurs effectifs.

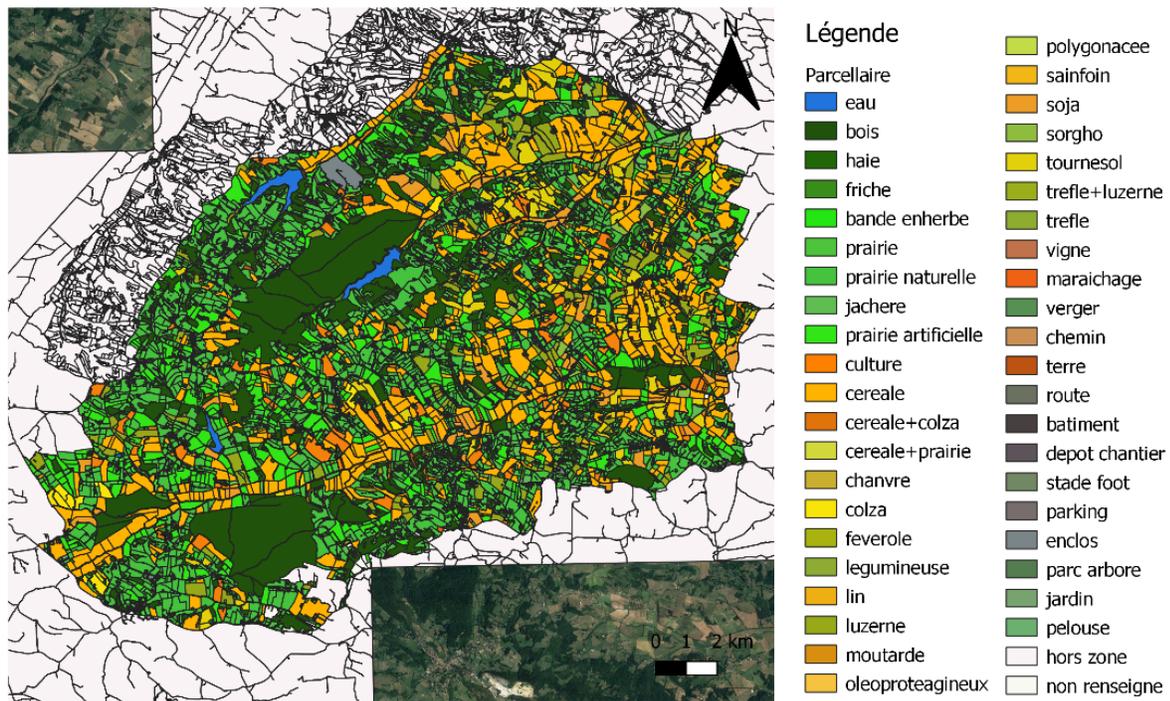


Figure 2. Exemple du parcellaire du site d'étude d'Aurignac (31) en 2019.

principales essences forestières présentes sur le site sont le chêne et le hêtre commun (*Fagus sylvatica*) et le charme (*Caprinus betulus*). Le climat est océanique. La population de chevreuils est retenue par une clôture de 2.5 m de haut. Depuis 2003, la densité est maintenue par prélèvements à environ 8 individus/100 ha (estimée par capture-marquage-recapture).

2.1.3 Trois-Fontaines

Le site d'étude de Trois-Fontaines (51) s'étend sur 1 360 ha de réserve en milieu forestier dominé par des feuillus, géré par l'Office Français de la Biodiversité et situé dans le Nord-Est de la France (Figure 1). Les principales essences forestières présentes sur le site sont le chêne et le hêtre commun. Le climat est continental. La population de chevreuils est retenue par une clôture de 2.5 m de haut. Depuis 2002, la densité est maintenue par prélèvements à environ 15 individus/100 ha (estimée par capture-marquage-recapture).

2.2 Collecte des données

2.2.1 Protocole de capture

Les captures de chevreuils sont réalisées dans le cadre d'une étude longitudinale à long terme depuis 1996 à Aurignac, depuis 1978 à Chizé et depuis 1976 à Trois-Fontaines. A Aurignac, six captures sont mises en place chaque année sur des sites distincts durant l'hiver, principalement de janvier à février. A Chizé et Trois-Fontaines, dix jours de captures, avec deux sessions de captures par jour, sont mis en place chaque année durant l'hiver, principalement de janvier à février. Durant les captures, des rabatteurs (environ 100 personnes) poussent les chevreuils dans un dispositif de filets verticaux (4 km à Aurignac, 2.5 km à Chizé & Trois-Fontaines) et les capteurs positionnés au niveau des filets procèdent à la capture des chevreuils. Les animaux sont transférés dans des boîtes de contention en bois sombre et ventilé, ce qui permet de limiter les blessures et le stress jusqu'à la fin de la capture. Les individus sont ensuite marqués par une puce d'identification et deux bagues en plastique aux oreilles. Ils sont sexés, pesés (précision à 0,1 kg) et âgé (jeunes (<1 an), « yearling » (entre 1 et 2 ans) et adulte (>2 ans) soit, respectivement, 1 an, 2 ans et >3 ans à la première période de mise bas). L'âge exact des individus est connu uniquement pour les individus capturés nouveau-né ou juvénile. Enfin, certains individus sont équipés de collier GPS avant d'être relâchés sur leur site de capture, pour étudier leurs mouvements et leur utilisation de l'espace. Les colliers représentent en moyenne 2% de la masse corporelle des chevrettes. Par ailleurs, depuis

2009 à Aurignac, le comportement des individus est noté durant l'ensemble de la procédure (capture, marquage, relâché), ce qui permet d'évaluer la réaction comportementale des individus à la manipulation et de les comparer sur un gradient de docilité (voir ci-dessous). Tous les évènements de captures et les protocoles ont été réalisés conformément aux lois françaises et européennes pour le bien-être animal et ont été approuvés par l'administration française.

2.2.2 Suivi GPS

A Aurignac, de 2003 à 2019, 249 chevrettes ont été équipées de collier GPS (Lotek 3300 et VECTRONIC Aerospace PLUS-1C) qui ont été programmés pour collecter les localisations des chevrettes toutes les 4h (00:00, 04:00, 08:00, 12:00, 16:00, 20:00) soit 6 positions par jour, de 2003 à 2004, et toutes les 6h (00:00, 06:00, 12:00, 18:00) soit 4 positions par jour, de 2005 à 2019, pendant environ un an. A Chizé, de 2003 à 2008, 18 chevrettes ont été équipées de collier GPS (Lotek 3300) et à Trois-Fontaines, de 2002 à 2019, 38 chevrettes ont été équipées de collier GPS (Lotek 3300). La programmation des colliers GPS étant très variable pour ces deux sites d'études, une localisation par fenêtre temporelle de 4h (00:00-04:00, 04:00-08:00, 08:00-12:00, 12:00-16:00, 16:00-20:00, 20:00-00:00) a été retenue, si elle existait, soit 6 positions par jour maximum pendant environ un an. Les localisations GPS aberrantes, qui génèrent des mouvements impossibles, identifiés en analysant les trajectoires des individus, ont été supprimées du jeu de données (soit 0,06% à Aurignac, 0,08% à Chizé et 0.06% à Trois-Fontaines). Dans le cadre de cette étude, seules les femelles avec au minimum deux suivis GPS durant la période de mise bas ont été sélectionnées pour évaluer la fidélité entre deux années distinctes (soit 11% à Aurignac, 72% à Chizé et 66% à Trois-Fontaines). La période de mise bas a été définie du 15 avril au 15 juin afin de couvrir l'ensemble des dates de mise bas possibles, celles-ci étant synchronisées autour de la mi-mai (Gaillard et al., 1993). Ainsi, le jeu de données est constitué de 28 chevrettes (64 obs) à Aurignac, de 13 chevrettes (36 obs) à Chizé et de 25 chevrettes (75 obs) à Trois-Fontaines.

2.2.3 Succès reproducteur annuel

Le succès reproducteur annuel a été évalué par observations directes des femelles à l'automne. A cette période, les faons ont survécu à la phase critique de l'été puisque 45% de la mortalité néonatale a lieu durant les 6 premières semaines de la vie d'un faon (Monestier et al., 2015). Il est considéré que l'ensemble des femelles donne naissance à au moins un faon entre avril

et juin. Ainsi, l'observation de femelles suitées ou non à l'automne permet d'estimer leur succès reproducteur annuel par le nombre de faons produits et élevés. Dans cette étude, le succès reproducteur a été considéré de manière binaire : égal à 0 pour un échec de la reproduction, si la femelle n'a pas élevé de faon vs égal à 1 pour un succès de la reproduction, si la femelle a élevé au moins un faon.

2.2.4 Traits de personnalité

Les données comportementales utilisées dans cette étude sont disponibles uniquement pour le site d'étude d'Aurignac (relevés des comportements individuels lors des captures & parcellaire).

La personnalité des chevrettes a été décrite selon deux proxys pour la témérité : la réponse comportementale à la capture et la probabilité d'être en milieu ouvert de jour. Ces deux métriques sont connues comme étant de bons descripteurs de la personnalité des chevreuils puisqu'elles diffèrent entre les individus et sont répétables : $r=0,47$ [0,24-0,66] pour la réponse comportementale à la capture (Bonnot et al., 2018) et $r=0,62\pm 0,02$ pour la probabilité d'être en milieu ouvert de jour (Gervais et al., 2020).

La capture et la manipulation représentent des événements stressants pour le chevreuil. Ainsi, la réponse comportementale à la capture des individus traduit leur docilité et leur réponse au stress (Bonnot et al., 2018; Carere et al., 2010). Tout au long de la capture, un système de score de 0 ou 1 est attribué pour les événements suivants : 1/ si l'individu lutte dans le filet, 2/ si l'individu se retourne dans la boîte de contention, 3/ si l'individu lutte et halète sur la table de manipulation, 4/ si l'individu s'allonge et gratte son collier au moment du lâché, 5/ si l'individu s'enfuit rapidement au moment du lâché. Un score moyen global entre 0 et 1 est ensuite calculé pour chaque individu pour établir un gradient de docilité, avec un score s'approchant de 1 correspondant aux individus moins dociles lors la de manipulation, considérés comme téméraires (Bonnot et al., 2018) et un score proche de 0 correspondant aux individus dociles qui se figent en réponse au stress (Carere et al., 2010) et considérés comme prudents.

Pour les chevreuils, les habitats ouverts représentent de forts risques de prédation et de dérangement humain durant la journée. Ainsi, la probabilité d'être en milieu ouvert de jour (POJ) des individus traduit leur propension à prendre des risques. Selon la formule (1), cette probabilité a été calculée à partir des localisations GPS enregistrées à 12h, réparties en deux catégories d'habitats : ouvert vs fermé, à l'aide du parcellaire de la zone d'étude. Les milieux fermés

correspondent aux habitats boisés et aux haies. A l'inverse, les milieux ouverts sont définis comme n'étant ni des bois ni des haies et correspondent en majorité aux prairies et cultures. Cet indice varie de 0 à 1 avec une probabilité s'approchant de 1 correspondant aux individus plus enclin à utiliser les milieux ouverts de jour, considérés comme téméraires, et une probabilité proche de 0 correspondant aux individus considérés comme prudents.

$$(1) \quad POJ = \frac{\text{Nombre de localisations en milieu ouvert à 12h}}{\text{Nombre de localisations total à 12h}}$$

2.3 Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées dans le logiciel *R* version 3.6.1.

2.3.1 Domaines vitaux en période de mise bas

Des domaines vitaux annuels en période de mise bas, définie du 15 avril au 15 juin, ont été estimés pour chaque chevrette, grâce à leurs coordonnées GPS, par la méthode des kernels fixes (Figure 3). Cette méthode permet d'estimer la fonction de distribution d'utilisation de l'espace (UD) par un animal, donnant la densité de probabilité qu'il se trouve à un point donné selon ses coordonnées géographiques (Fieberg and Kochanny, 2005). La zone minimale dans laquelle les chevrettes ont une probabilité d'être localisées de 50% a été déterminée (DV50), afin de se concentrer sur la zone la plus intensément exploitée du domaine vital de ces chevrettes, qui devrait faire l'objet de la plus forte sélection de l'habitat. Ces kernels ont été calculés grâce à la fonction *kernelUD* du package *adehabitatHR*. Le paramètre de lissage a été déterminé par la méthode ad hoc pour une fonction UD dont la distribution est normale bivariée et elle a été estimée sur une grille dont la taille a été paramétrée à 500.

2.3.2 Fidélité spatiale : indice de Bhattacharyya

La fidélité spatiale correspond à la fidélité d'un animal pour un espace donné, qui peut être évalué par diverses méthodes. Dans cette étude, la fidélité spatiale interannuelle des chevrettes en période de mise bas a été évaluée par le recouvrement de leurs domaines vitaux (à 50%) entre deux années de suivi, grâce à l'indice de Bhattacharyya (BA) (voir formule (2)). Les années de suivi n'étant pas toujours consécutives, le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (Δ Année) a été considéré, afin de pouvoir contrôler pour cet effet potentiel sur la fidélité. L'indice BA est défini comme le plus approprié pour évaluer le degré de similarité entre deux estimations

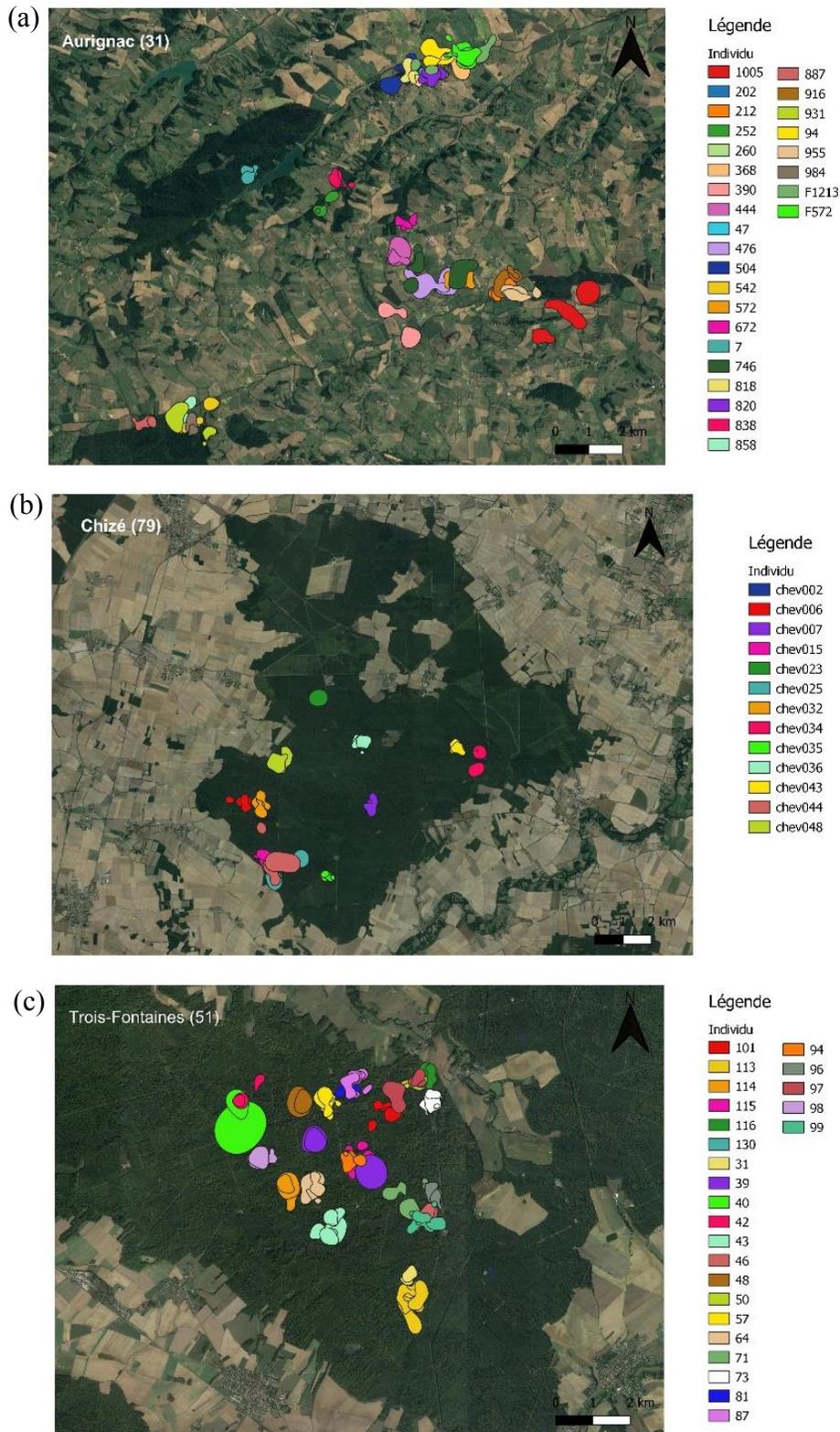


Figure 3. Domaines vitaux (DV50) en période de mise bas des chevrettes suivies à Aurignac (a), Chizé (b) et Trois-Fontaines (c). La surface moyenne des DV50 est de 13.0 ± 8.4 ha à Aurignac, 10.1 ± 7.4 ha à Chizé et 10.2 ± 8.4 ha à Trois-Fontaines.

d'UD (Fieberg and Kochanny, 2005) et a été calculé grâce à la fonction *kerneloverlaphr* du package *adehabitatHR*. Théoriquement, il est compris entre 0 et 1 avec 1 correspondant à deux UD strictement chevauchant (i.e. individu fidèle) et 0 correspond à une absence totale de chevauchement des deux UD (i.e. individu non fidèle) (Fieberg and Kochanny, 2005). Dans cette étude, l'indice BA est tronqué à 0.5 puisqu'il est calculé à partir du recouvrement des DV50 des chevrettes. Il a donc été recalibré en utilisant la fonction *rescale* du package *scales*, pour être compris entre 0 et 1 (Figure 4).

$$(2) \quad BA = \iint_{-\infty}^{\infty} \sqrt{UD_{A-\Delta\text{Année}}(x,y)} \times \sqrt{UD_A(x,y)} \, dx dy$$

avec $UD_{A-\Delta\text{Année}}(x,y)$, la distribution de probabilité d'utilisation de l'espace par un individu donné selon ses coordonnées GPS (x,y) à l'année $A-\Delta\text{Année}$

avec $UD_A(x,y)$, la distribution de probabilité d'utilisation de l'espace par ce même individu, à l'année A , selon ses coordonnées GPS (x,y)

2.3.3 Fidélité écologique : indice de composition d'habitats

La fidélité écologique correspond à la fidélité d'un animal pour des composantes environnementales. Elle a été évaluée en calculant un indice de similarité de composition en habitats des domaines vitaux à 50% entre deux années de suivi (pas toujours consécutives) à Aurignac. La composition en habitats des DV50 des chevrettes durant la période de mise a été déterminée grâce au parcellaire, selon 5 catégories : bois, haies, prairies, cultures printanières (e.g. blé, *Triticum sp.*, soja, *Glycine max*, colza, *Brassica napus*, luzerne, *Medicago sativa*) et cultures automnales (e.g. sorgho, *Sorghum bicolor*, tournesol, *Helianthus annuus*). Ces types d'habitats fournissent des ressources contrastées en termes de refuges et de ressources, en particulier, les prairies et les cultures sont riches mais plus risquées à la période de mise bas. Un indice de composition d'habitat (CH) a donc été calculé selon la formule (3). Cet indice est compris entre 0 et 1, avec 1 correspondant à une composition d'habitats identique (i.e. individu fidèle) et 0 correspondant à une composition d'habitats différente (i.e. individu non fidèle) (Figure 5).

$$(3) \quad CH = 1 - \frac{\sum_{i=1}^k |p_i - q_i|}{2}$$

avec p_i , la proportion du type d'habitat i dans le domaine vital p de l'individu X à l'année $A-\Delta\text{Année}$, q_i , la proportion du type d'habitat i dans le domaine vital q de l'individu X à l'année A , et k , le nombre d'habitats différents maximum dans p et q

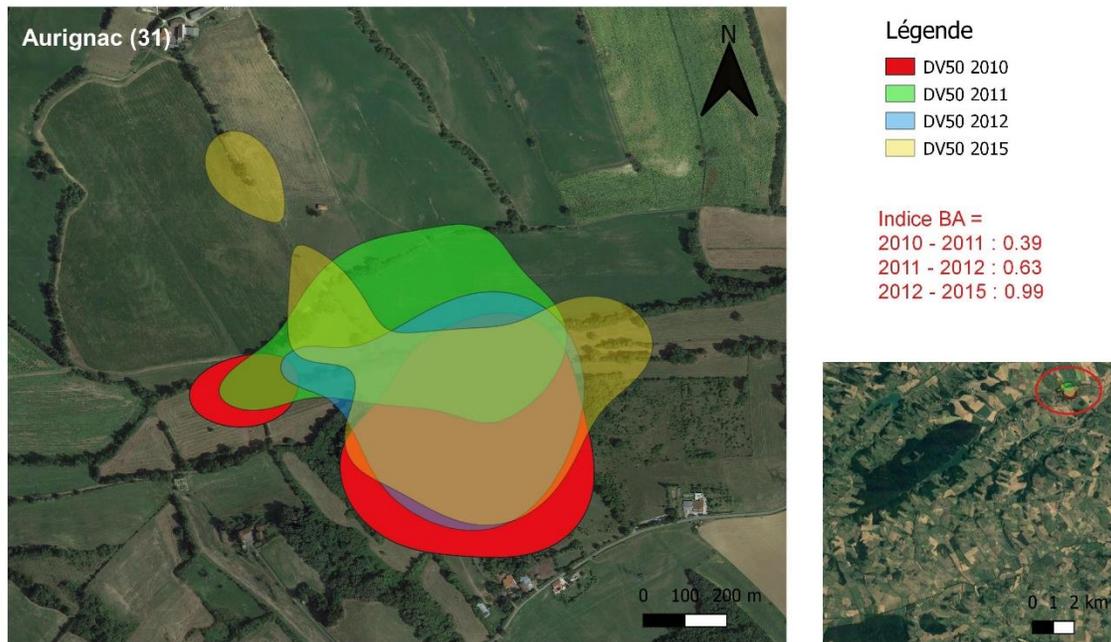


Figure 4. Exemple de recouvrement des domaines vitaux (DV50) en période de mise bas pour la chevrette F572 à Aurignac, et les indices de fidélité spatiale (BA) associés.

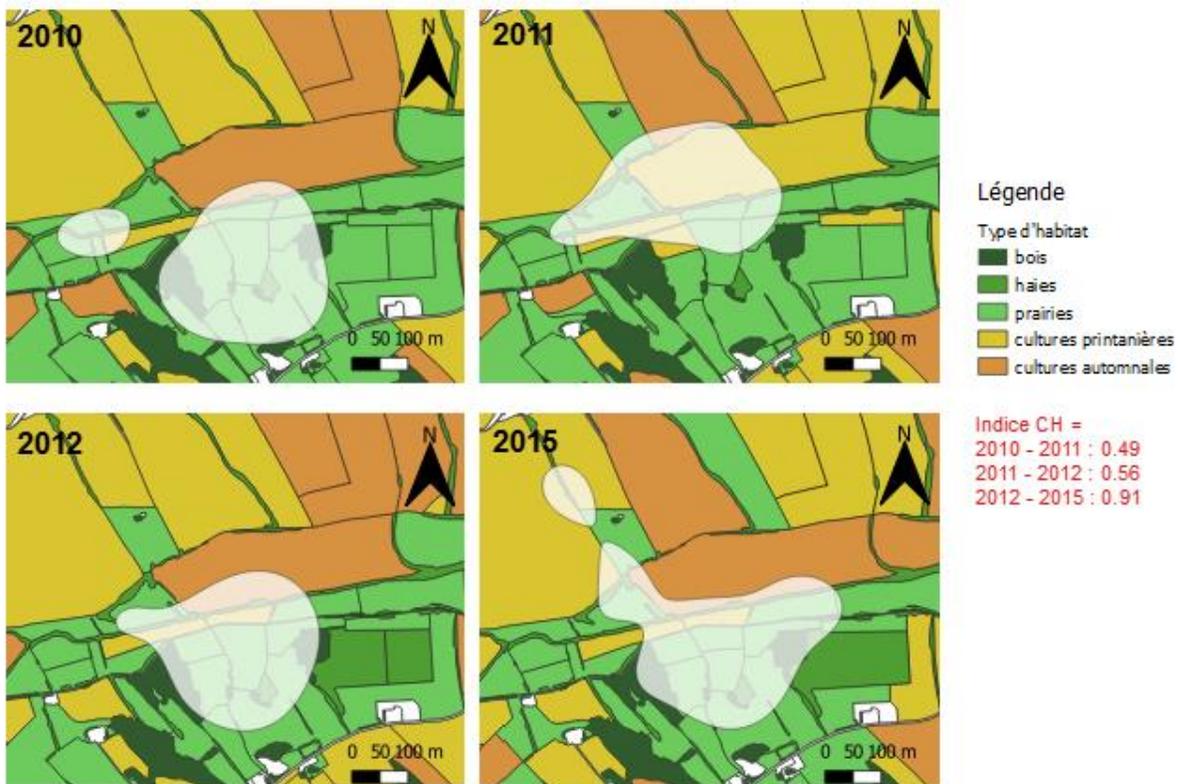


Figure 4. Exemple de composition en habitats des domaines vitaux (DV50) en période de mise bas pour la chevrette F572 à Aurignac, et les indices de fidélité écologique (CH) associés.

2.3.4 Construction et sélection de modèles

Tout d'abord, la corrélation entre l'indice BA et l'indice CH a été évaluée, par la méthode de corrélation de Pearson avec la fonction *cor.test* et le coefficient de détermination R^2 , afin de vérifier qu'ils ne sont pas redondants.

Le premier axe d'étude vise à déterminer comment varie la fidélité spatiale et la fidélité écologique des chevrettes selon leurs caractéristiques individuelles (H1). Les variables dépendantes sont donc l'indice BA et l'indice CH, toutes deux des variables quantitatives continues, comprises entre 0 et 1. Afin d'étudier l'effet du succès reproducteur (0 vs 1) et l'effet de l'âge (en classe : jeune, yearling, adulte ; et en numérique : varie de 1 à 13 ans), à l'année A- Δ Année, sur la fidélité spatiale et la fidélité écologique des chevrettes, ils constituent les variables explicatives d'intérêt à effet fixe pour évaluer les prédictions P1.A et P1.B, respectivement. A Aurignac seulement, afin d'étudier l'effet de la personnalité sur la fidélité spatiale et la fidélité écologique des chevrettes, la réponse comportementale à la capture (varie de 0 à 0.83 avec une moyenne de 0.43 ± 0.22), d'une part, et la probabilité d'être en milieu ouvert de jour (varie de 0 à 0.95 avec une moyenne de 0.51 ± 0.28), d'autre part, à l'année A, constituent les variables explicatives d'intérêt à effet fixe pour évaluer la prédiction P1.C. En raison de faibles effectifs, ces variables explicatives d'intérêt ont été évaluées dans des modèles séparés, afin de réduire leur complexité (Tableau 1, exemple de construction et sélection de modèles & Tableau 2, résumé des meilleurs modèles retenus pour chaque sous-jeu de modèles évalué, afin de synthétiser). Pour chaque modèle, deux variables explicatives contrôles à effet fixe ont été ajoutées pour prendre en compte leur effet potentiel sur les variations de la fidélité spatiale et de la fidélité écologique des chevrettes. Tout d'abord, les années de suivi n'étant pas toujours consécutives, le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (varie de 1 à 11 ans, médiane = 2 ans) a été considéré. La fidélité pourrait diminuer lorsque l'écart d'années entre deux suivis augmente. De plus, la fidélité pouvant être influencée par des facteurs environnementaux, tel que la qualité d'habitats, la surface moyenne des DV50 de deux suivis consécutifs (varie de 2.5 à 29.7 ha) a été prise en compte comme proxy de celle-ci (Gerber et al., 2019). Les domaines vitaux de grande taille reflètent une plus faible disponibilité de ressources (Tufto et al., 1996) ce qui pourrait diminuer la fidélité. Une variable explicative contrôle supplémentaire a été considérée dans le modèle évaluant l'effet du succès reproducteur sur la fidélité : la classe d'âge à l'année A- Δ Année (yearling et adulte), puisqu'il y a des différences de succès reproducteur entre les chevrettes yearlings et adultes

Tableau 1

Exemple de construction et sélection de modèles expliquant les variations de la fidélité spatiale des chevrettes en fonction du succès reproducteur et des variables contrôles

Variable dépendante	Variable explicative d'intérêt	Variables explicatives contrôles			Facteur aléatoire	N	Obs	K	AICc	Δ AICc	ω AICc
	SR	Δ Année	Δ Surface	CA							
Indice BA	+	-	+	-	Pop(Ind)	45	72	6	-0.51	0.00	0.61
	+	+	-	-				6	2.53	3.04	0.13
	+	-	-	-				5	3.18	3.68	0.10
	-	-	+	-				5	3.55	4.06	0.08
	-	+	-	-				5	5.28	5.78	0.03
	+	-	-	+				6	5.28	5.79	0.03
	-	-	-	-				4	7.61	8.12	0.01
	-	-	-	+				5	9.33	9.84	0.00

Résumé du sous-jeu de modèles évalués pour l'indice de fidélité spatiale (BA) en fonction du succès reproducteur (SR) à l'année A- Δ Année. Les autres variables explicatives contrôles sont le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (Δ Année), la surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis consécutifs (Δ Surface) et la classe d'âge à l'année A- Δ Année (CA). De plus, les individus inclus dans la population (Pop(Ind)) sont en facteur aléatoire. N désigne l'effectif, Obs désigne le nombre d'observations et K désigne le nombre de paramètres dans le modèle. Les variables explicatives inclus dans chaque modèle sont indiquées par un (+). La sélection de modèles se base sur le critère d'information d'Akaike de second ordre (AICc), la différence d'AICc par rapport au meilleur modèle (Δ AICc) et le poids de l'AICc (ω AICc) de chaque modèle. Le meilleur modèle retenu est indiqué en gras.

Tableau 2

Résumé des sélections de modèles expliquant les variations de la fidélité des chevrettes en fonction du succès reproducteur, de l'âge, de la personnalité et des variables contrôles

Variable dépendante	Variable explicative d'intérêt					Variables explicatives contrôles			Facteur aléatoire	N	Obs	K	AICc	$\delta AICc$	$\omega AICc$
	SR	CA	Age	RC	POJ	Δ Année	Δ Surface	CA							
Indice BA	+					-	+	-	Pop (Ind)	45	72	6	-0.51	8.12	0.61
		-				-	+			66	109	5	3.72	2.46	0.40
			+			-	-			54	94	5	1.45	4.69	0.47
				+		-	-		23	31	4	-3.18	0.26	0.32	
					-	-	-		28	36	3	-0.33	0.00	0.29	
						-	-		15	21	3	-20.32	0.00	0.34	
Indice CH	-					-	-	-	Ind	28	36	3	-28.27	0.00	0.54
		-				-	-			16	21	3	-17.72	0.00	0.52
			-			-	-			23	31	3	-32.30	0.00	0.47
				-		-	-			23	31	3	-32.30	0.00	0.47
					+	-	-			28	36	4	-30.05	1.78	0.44

Résumé des meilleurs modèles retenus selon le critère d'Akaike de second ordre (AICc) pour chaque sous-jeu de modèles évaluant l'indice de fidélité spatiale (BA) et l'indice de fidélité écologique (CH) en fonction du succès reproducteur (SR), de la classe d'âge (CA) et de l'âge (Age), à l'année A- Δ Année, ainsi que, de la réponse comportementale à la capture (RC) et de la probabilité d'être en milieu ouvert de jour (POJ), à l'année A. Les autres variables explicatives contrôles sont le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (Δ Année) et la surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis consécutifs (Δ Surface). De plus, les individus inclus dans la population (Pop(Ind)) sont en facteur aléatoire dans les trois premiers modèles retenus et seuls les individus (Ind) sont en facteur aléatoire dans les autres modèles retenus (uniquement la population d'Aurignac). N désigne l'effectif et Obs désigne le nombre d'observations pour chaque sous-jeu de données associés au sous-jeu de modèles évalué. K désigne le nombre de paramètres, $\delta AICc$ désigne la différence d'AICc par rapport au modèle nul et $\omega AICc$ désigne le poids de l'AICc des meilleurs modèles retenus pour chaque sous-jeu de modèles évalué. Les variables explicatives inclus dans chaque meilleur modèle retenu sont indiquées par un (+) et les zones grisées indique que la variable explicative n'a pas été évaluée dans le sous-jeu de modèles.

(Hewison, 1996). De plus, le jeu de données présente des observations répétées pour un même individu et pour une même population. Pour l'ensemble des modèles, l'identité des individus selon leur population a donc été incluse comme facteur aléatoire. Ainsi, des modèles linéaires généralisés mixtes ont été réalisés en utilisant une loi bêta, grâce à la fonction *glmmTMB*. La régression bêta nécessite une distribution des variables dépendantes dans l'intervalle]0,1[. L'indice BA, compris dans l'intervalle [0,1[, a été transformé, en utilisant l'équation (4) (Cribari-Neto and Zeileis, 2010).

$$(4) \quad BA = \frac{BA_j (Obs - 1) + 0.5}{Obs}$$

avec BA_j , la valeurs de l'indice de BA pour l'observation j (individu-année)
et Obs , la taille de l'échantillon correspondant au nombre d'observations

Afin de tester si les différences interindividuelles observées dans la fidélité pourraient avoir des conséquences sur la valeur adaptative des chevrettes (H2), deux proxys de la performance individuelle ont été considérés : le succès reproducteur annuel et la masse corporelle, à l'année A. Ils constituent donc deux variables dépendantes, qualitative binomiale pour le succès reproducteur (0 vs 1) et quantitatives continues pour la masse corporelle (varie de 17.7 à 27.5kg) qui suit une loi normale (test de shapiro : $p = 0.19$). Afin de tester les prédictions que la fidélité spatiale et la fidélité écologique influence le succès reproducteur (P2.A) et la masse corporelle (P2.B) des chevrettes, à l'année A, l'indice BA et l'indice CH (varient de 0 à 1) constituent les variables explicatives d'intérêt à effet fixe. Ils ont été évalués comme précédemment dans des modèles séparés, afin de réduire leur complexité (Tableau 3, exemple de construction et sélection de modèles & Tableau 4, résumé des meilleurs modèles retenus pour chaque sous-jeu de modèles évalué, afin de synthétiser). Pour chaque modèle, trois variables explicatives contrôles à effet fixe ont été évaluées pour prendre en compte leur effet potentiel sur le succès reproducteur annuel et la masse corporelle des chevrettes. Tout d'abord, le nombre d'années d'écart entre deux suivis et la surface moyenne des DV50 de deux suivis ont été pris en compte, comme dans les modèles précédents. La classe d'âge à l'année A (yearling ou adulte) a été considéré, puisqu'après deux ans d'âge (yearling), les chevreuils ont atteint environ 95% de leur masse corporelle (Gaillard et al., 2000) et le succès reproducteur des chevrettes devient indépendant de leur âge (Hewison, 1996). Enfin, puisque le succès reproducteur des chevrettes dépend de leur masse corporelle (Hewison et al., 1996; Andersen et al., 2000), celle-ci a été considérée en variable explicative contrôle à effet

Tableau 3

Exemple de construction et sélection de modèles expliquant les variations du succès reproducteur des chevrettes en fonction de la fidélité spatiale et des variables contrôles

Variable dépendante	Variable explicative d'intérêt	Variables explicatives contrôles				Facteur aléatoire	N	Obs	K	AICc	Δ AICc	ω AICc
	Indice BA	Δ Année	Δ Surface	CA	MC							
SR	-	-	-	-	-	Pop(Ind)	49	73	3	99.77	0.00	0.26
	-	-	-	-	+				4	100.73	0.96	0.16
	-	-	-	+	-				4	100.81	1.04	0.15
	-	+	-	-	-				4	101.91	2.14	0.09
	-	-	+	-	-				4	101.91	2.14	0.09
	+	-	-	-	-				4	101.92	2.15	0.09
	+	-	-	-	+				5	102.99	3.22	0.05
	+	-	-	+	-				5	103.09	3.32	0.05
	+	-	+	-	-				5	104.16	4.39	0.03
	+	+	-	-	-				5	104.17	4.40	0.03

Résumé du sous-jeu de modèles évalués pour le succès reproducteur (SR) à l'année A en fonction de l'indice de fidélité spatiale (BA). Les autres variables explicatives contrôles sont le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (Δ Année), la surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis consécutifs (Δ Surface), la classe d'âge (CA) et la masse corporelle (MC), à l'année A. De plus, les individus inclus dans la population (Pop(Ind)) sont en facteur aléatoire. N désigne l'effectif, Obs désigne le nombre d'observations et K désigne le nombre de paramètres dans le modèle. Les variables explicatives inclus dans chaque modèle sont indiquées par un (+). La sélection de modèles se base sur le critère d'information d'Aikake de second ordre (AICc), la différence d'AICc par rapport au meilleur modèle (Δ AICc) et le poids de l'AICc (ω AICc) de chaque modèle. Le meilleur modèle retenu est indiqué en gras.

Tableau 4

Résumé des sélections de modèles expliquant les variations des performances individuelles (succès reproducteur et masse corporelle) des chevrettes en fonction de la fidélité et des variables contrôles

Variable dépendante	Variable explicative d'intérêt		Variables explicatives contrôles				Facteur aléatoire	N	Obs	K	AICc	$\delta AICc$	$\omega AICc$
	Indice BA	Indice CH	Δ Année	Δ Surface	CA	MC							
SR	-		-	-	-	-	Pop(Ind)	49	73	3	99.77	0.00	0.26
		-	-	-	-	-	Ind	24	32	2	46.75	0.00	0.25
MC	-		-	-	+		Pop(Ind)	64	106	5	445.45	6.65	0.57
		-	-	-	+		Ind	28	36	4	150.84	7.56	0.67

Résumé des meilleurs modèles retenus selon le critère d'Akaike de second ordre (AICc) pour chaque sous-jeu de modèles évaluant le succès reproducteur (SR) et la masse corporelle (MC), à l'année A, en fonction de l'indice de fidélité spatiale (BA) et l'indice de fidélité écologique (CH). Les autres variables explicatives contrôles sont le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (Δ Année), la surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis consécutifs (Δ Surface), la classe d'âge (CA) et la masse corporelle (MC), à l'année A. De plus, les individus inclus dans la population (Pop(Ind)) sont en facteur aléatoire dans les modèles retenus avec l'indice BA et seuls les individus (Ind) sont en facteur aléatoire dans les modèles retenus avec l'indice CH (uniquement la population d'Aurignac). N désigne l'effectif et Obs désigne le nombre d'observations pour chaque sous-jeu de données associés au sous-jeu de modèles évalué. K désigne le nombre de paramètres, $\delta AICc$ désigne la différence d'AICc par rapport au modèle nul et $\omega AICc$ désigne le poids de l'AICc des meilleurs modèles retenus pour chaque sous-jeu de modèles évalué. Les variables explicatives inclus dans chaque meilleur modèle retenu sont indiquées par un (+) et les zones grisées indique que la variable explicative n'a pas été évaluée dans le sous-jeu de modèles.

fixe dans le modèle évaluant l'effet de la fidélité sur le succès reproducteur. De plus, l'identité des individus selon leur population a été incluse comme facteur aléatoire dans tous les modèles pour prendre en compte les observations répétées pour un même individu et une même population. Ainsi, des modèles linéaires généralisés mixtes avec une loi binomiale et un lien logit ont été utilisés pour étudier les variations du succès reproducteur, tandis que des modèles linéaires mixtes ont été évalués pour analyser les variations de la masse corporelle, grâce à la fonction *glmmTMB*.

La sélection de modèles a été réalisée grâce au critère d'information d'Akaike de second ordre (AICc) et compte-tenu des faibles effectifs de cette étude et de la faible puissance statistique, le modèle ayant le plus petit AICc a été retenu comme meilleur modèle (Tableau 1, 2, 3 & 4).

3 Résultats

La fidélité spatiale interannuelle à la période de mise bas varie entre]0;1[(Figure 6a-c), avec un indice BA moyen de 0.54 ± 0.28 , plus précisément de 0.45 ± 0.31 pour les 28 chevrettes d'Aurignac, de 0.61 ± 0.23 pour les 13 chevrettes de Chizé et de 0.58 ± 0.25 pour les 25 chevrettes de Trois-Fontaines. La fidélité écologique interannuelle à la période de mise bas varie de 0.48 à 0.99 (Figure 6d) avec un indice CH moyen de 0.75 ± 0.13 pour les 28 chevrettes d'Aurignac (non évaluée pour les autres populations ; voir Matériels et Méthodes). Par ailleurs, ces deux indices sont très faiblement corrélés ($r=0.16$ [-0.18,0.46] ($p=0.36$), $R^2=2,56\%$) puisque seulement 2.56% de la variabilité de l'indice BA est expliquée par l'indice CH, à Aurignac.

3.1 Caractéristiques individuelles influençant la fidélité spatiale

Le succès reproducteur à l'année A- Δ Année influence la fidélité spatiale des chevrettes puisqu'il est retenu dans le meilleur modèle, avec la surface moyenne des DV50 de deux suivis en variable contrôle (δ AICc de 8.12) (Tableau 1 & 2). Notamment, la fidélité spatiale interannuelle en période de mis bas est inférieure de presque 20% après un échec de la reproduction passée qu'après un succès (0.58 ± 0.04 après un succès vs 0.40 ± 0.06 après un échec, pour une surface moyenne du domaine vital de deux suivis de 11ha) (Figure 7).

L'âge à l'année A- Δ Année semble également jouer un rôle dans la fidélité spatiale des chevrettes puisqu'il est retenu dans le meilleur modèle lorsqu'il est considéré comme variable quantitative (δ AICc de 4.69), mais pas lorsqu'il est considéré comme variable qualitative (Tableau 2). Ainsi, la fidélité spatiale interannuelle en période de mis bas augmente lorsque l'âge des

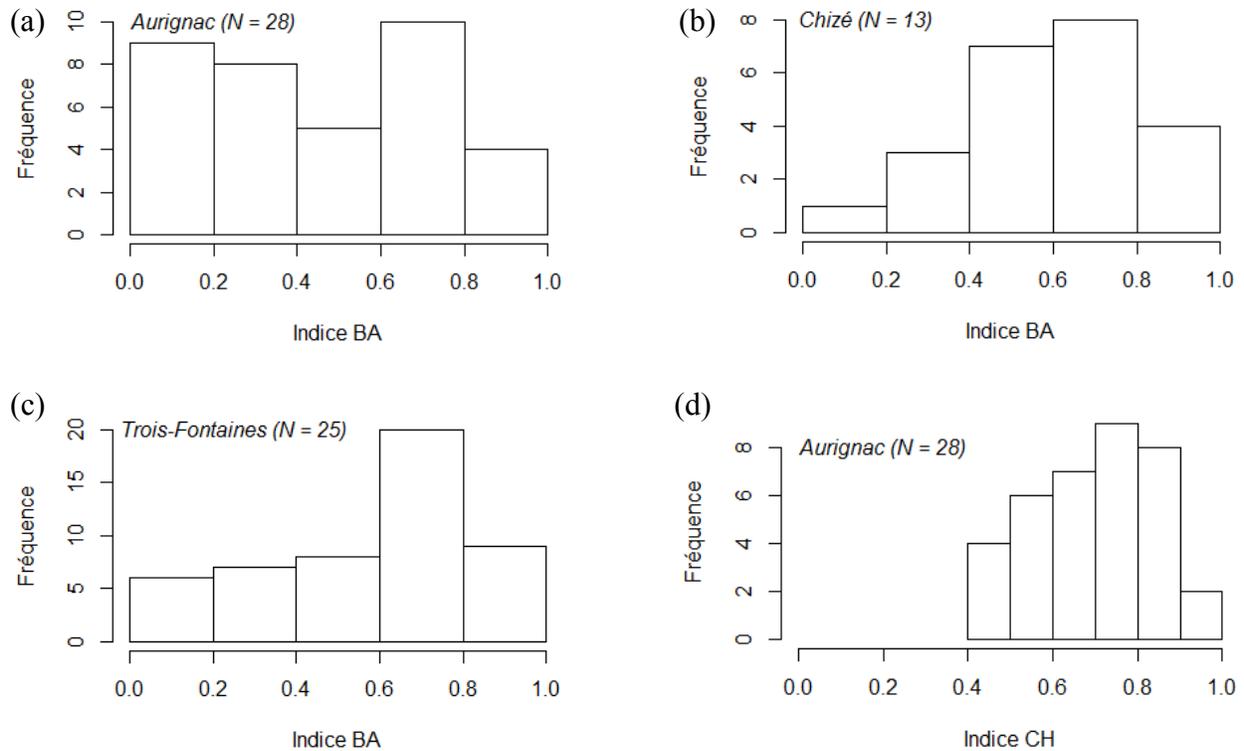


Figure 6. Distribution de l'indice de fidélité spatiale (BA) interannuelle en période de mise bas à Aurignac (a), à Chizé (b) et à Trois-Fontaines (c) ; et de l'indice de fidélité écologique (CH) interannuelle en période de mise bas à Aurignac (d). N désigne l'effectif.

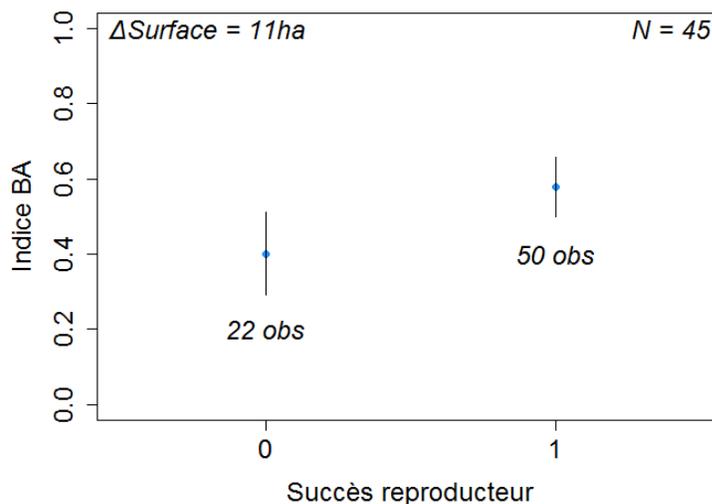


Figure 7. Indice de fidélité spatiale (BA) interannuelle en période de mise bas en fonction du succès reproducteur à l'année A- Δ Année (représentée pour une surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis ($\Delta Surface$) de 11ha), pour 45 chevrettes à Aurignac, Chizé et Trois-Fontaines. Obs désigne le nombre d'observations. Les barres d'erreur correspondent à l'intervalle de confiance à 95%.

chevrettes augmente (0.44 ± 0.05 pour les individus âgés de 1 an vs 0.74 ± 0.07 pour les individus âgés de 13 ans) (Figure 8).

Enfin, la fidélité spatiale des chevrettes varie en fonction de leur personnalité puisque la réponse comportementale à la capture à l'année A est retenue dans le meilleur modèle ($\delta AICc$ de 0.26), bien que ce ne soit pas le cas de la probabilité d'être en milieu ouvert de jour (Tableau 2). La fidélité spatiale interannuelle en période de mise bas est inférieure de 40% pour les individus avec une plus forte réponse comportementale à la capture, soient les plus téméraires, par rapport aux individus considérés plus prudents (0.22 ± 0.12 pour les individus avec un score proche de 1 vs 0.62 ± 0.15 pour les individus avec un score proche de 0) (Figure 9).

3.2 Caractéristiques individuelles influençant la fidélité écologique

Bien que le succès reproducteur et l'âge à l'année A- Δ Année ne semble pas influencer la fidélité écologique des chevrettes, la personnalité semble avoir un effet, en particulier la probabilité d'être en milieu ouvert de jour à l'année A qui est retenue dans le meilleur modèle ($\delta AICc$ de 1.78) (Tableau 2). La fidélité écologique interannuelle en période de mise bas est inférieure de 23% pour les individus avec une probabilité d'être en milieu ouvert de jour plus élevée, soient les plus téméraires, par rapport aux individus considérés plus prudents (0.62 ± 0.06 pour les individus avec une probabilité proche de 1 vs 0.85 ± 0.05 pour les individus avec une probabilité proche de 0) (Figure 10).

3.3 Conséquences de la fidélité sur la performance individuelle

Aucune conséquence de la fidélité spatiale et de la fidélité écologique sur le succès reproducteur ou la masse corporelle à l'année A des chevrettes n'a été montrée dans cette étude puisque ni l'indice BA, ni l'indice CH ne sont retenus dans les meilleurs modèles (Tableau 4).

4 Discussion & Perspectives

Le chevreuil est généralement considéré comme sédentaire, en particulier à l'âge adulte (Pettorelli et al., 2003). Dans cette étude, les chevrettes montrent une certaine plasticité comportementale dans leur degré de fidélité spatiale et de fidélité écologique interannuelle au domaine vital sélectionné à la période de mise bas, selon leurs caractéristiques individuelles (H1). Ainsi, les chevrettes pourraient être sédentaires à l'échelle du domaine vital annuel mais elles ajusteraient leur stratégie de fidélité interannuelle à la période de mise bas, où le compromis

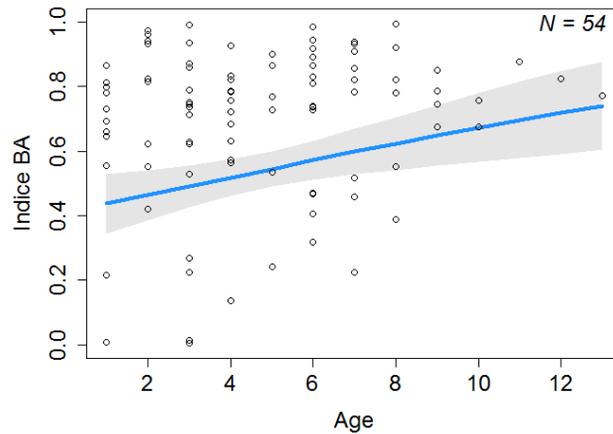


Figure 8. Indice de fidélité spatiale (BA) interannuelle en période de mise bas en fonction de l'âge à l'année A-ΔAnnée pour 54 chevrettes à Aurignac, Chizé et Trois-Fontaines. La zone grisée représente l'intervalle de confiance à 95%. Les points représentent les données brutes.

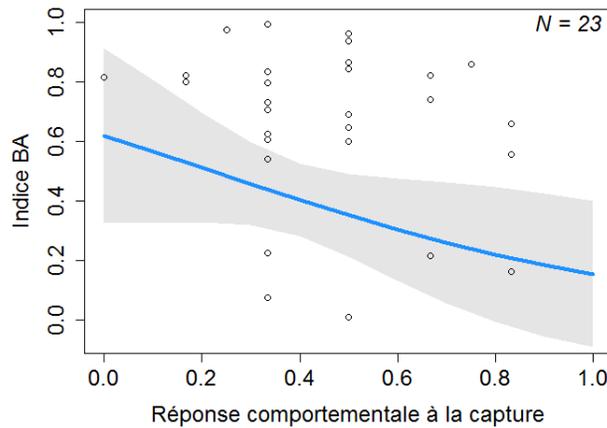


Figure 9. Indice de fidélité spatiale (BA) interannuelle en période de mise bas en fonction de la réponse comportementale à la capture à l'année A pour 23 chevrettes à Aurignac. La zone grisée représente l'intervalle de confiance à 95%. Les points représentent les données brutes.

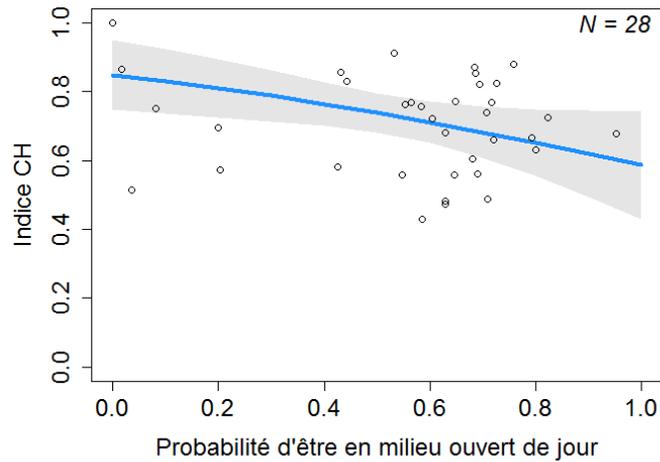


Figure 10. Indice de fidélité écologique (CH) interannuelle en période de mise bas en fonction de la probabilité d'être en milieu ouvert à l'année A pour les 28 chevrettes d'Aurignac. La zone grisée représente l'intervalle de confiance à 95%. Les points représentent les données brutes.

risques-ressources est plus fort, selon leur l'expérience de reproduction, leur âge et leur personnalité. Enfin, aucune conséquence de la fidélité interannuelle des chevrettes à leur domaine vital en période de mise bas, sur leur performance individuelle, n'a été observée (H2).

4.1 Les caractéristiques individuelles influençant la fidélité des chevrettes

Conformément à l'hypothèse de Switzer (1993), les chevrettes semblent adopter la stratégie win-stay ; lose-switch puisqu'après un échec de la reproduction passée, la fidélité spatiale interannuelle des chevrettes pour leur domaine vital en période de mise bas diminue (P1.A). Ce résultat est similaire à ce qui a été observé chez des hirondelles rustiques (Shields, 1984), puisque toutes les femelles qui subissent un échec de reproduction changent de domaine vital en période de nidification et de partenaire pour la prochaine reproduction. De même, la fidélité des femelles caribous des bois à leur domaine vital en période de reproduction, d'un été à l'autre, diminue après un échec de la reproduction précédente (Lafontaine et al., 2017). Les chevrettes auraient donc tendance à changer la position de leur domaine vital en période de mise bas, à la suite d'un échec de reproduction, potentiellement grâce à la mémorisation de la localisation associée à l'échec. Cependant, le changement de domaine vital implique des coûts de locomotion, d'établissement dans un nouvel environnement et de familiarité spatiale (Switzer, 1993). Ces coûts devraient être compensés par leur futur succès reproducteur, en particulier grâce à la sélection d'un domaine vital qui devrait être de meilleure qualité (Switzer, 1993). Il serait pertinent d'évaluer la qualité du domaine vital sélectionné à la suite d'un échec de la reproduction passé, en utilisant par exemple un indice de végétation NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) comme proxy pour la biomasse (Couriot et al., 2018).

Ensuite, il a été mis en évidence que la fidélité spatiale interannuelle des chevrettes pour leur domaine vital en période de mise bas augmente avec l'âge (P1.B). Cependant, cet effet n'est retenu que si l'âge est considéré numériquement et pas en classe, probablement du fait d'une meilleure puissance statistique. L'effet biologique de l'âge en classe sur le degré de fidélité spatiale des chevrettes peut aussi être masqué, en particulier puisque la classe adulte comprend toutes les chevrettes âgées de 3 ans et plus à la période de mise bas. De même, Schaefer et al. (2000) ont montré que les femelles caribous des bois migratrices deviennent plus fidèles spatialement à leur domaine vital hivernal avec l'âge. Les femelles plus âgées pourraient bénéficier d'une expérience plus grande dans le choix du domaine vital. En particulier l'apprentissage de la localisation des

ressources de qualité ou encore des refuges, permettrait aux chevrettes plus âgées de sélectionner des domaines vitaux de meilleure qualité pour assurer leur survie et leur reproduction à la période de mise bas. Par exemple, les tortues marines qui parcourent de longues distances de migration chaque année semblent rester fidèles aux mêmes patchs d'alimentation qui leur procurent une bonne condition corporelle plutôt que de s'alimenter dans des zones qu'elles ne connaissent pas (Shimada et al., 2019). De plus, Daunt et al. (2007) ont montré que les cormorans huppés (*Phalacrocorax aristotelis*) adultes plus expérimentés, nourrissent leur progéniture plus efficacement que les individus non expérimentés et augmentent donc leur succès reproducteur. Par ailleurs, Froy et al. (2018) ont mis en évidence que la surface des domaines vitaux de mouton de Soay (*Ovis aries*) et de cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) diminue avec l'âge et serait associé à une diminution de la probabilité de survie en lien avec une diminution des capacités locomotrices et sensorielles des individus plus âgés. D'autre part, Switzer (1993) suggère que les femelles voient leurs occasions de reproduction diminuer avec l'âge. Les coûts énergétiques liés au changement de domaine vital (énoncés précédemment) ne seraient donc pas compensés par le succès reproducteur et elles deviendraient plus fidèles avec l'âge. Ainsi, les chevrettes plus âgées pourraient devenir plus fidèles notamment en lien avec la sénescence en termes de survie et de reproduction qui intervient après l'âge de 7 ans (Gaillard et al., 2000). Par ailleurs, le compromis risques-ressources étant plus fort pour les femelles reproductrices en période de mise bas, l'ajustement des stratégies de fidélité pour leur domaine vital pourrait être important lors du passage de femelle non reproductrice à femelle reproductrice. Il serait donc intéressant de contrôler pour le statut reproducteur des chevrettes (nullipare, primipare ou encore multipare en considérant le nombre de tentatives de reproduction).

Enfin, la personnalité des chevrettes semble influencer leur fidélité interannuelle pour leur domaine vital en période de mise bas. En particulier, la réponse comportementale à la capture influence leur fidélité spatiale et la probabilité d'être en milieu ouvert de jour influence leur fidélité écologique. Il a été observé que les femelles considérées comme plutôt téméraires, indexés par une plus forte réponse comportementale au stress de la capture et une plus forte probabilité d'être en milieu ouvert de jour, sont moins fidèles par rapport aux femelles plus prudentes. Ce résultat confirme un effet de la personnalité sur la fidélité mais est contradictoire avec la prédiction P1.C selon laquelle les individus avec une personnalité téméraire devraient être plus routiniers et moins flexibles face à un environnement changeant (Koolhaas et al., 1999, Harris et al., 2019) et devraient

donc être plus fidèles, tel que cela a été observé chez les mouettes tridactyles (*Rissa tridactyla*) (Harris et al., 2019). Le plus fort degré de fidélité des chevrettes considérées comme prudentes pourraient refléter leur plus faible tolérance aux risques puisqu'elles devraient bénéficier d'une meilleure connaissance de la répartition spatiale des risques de prédation et des chemins potentiels de fuite (Gehr et al., 2020). Par ailleurs, la personnalité des chevrettes joue un rôle dans leur sélection d'habitat au sein d'un paysage hétérogène puisque les individus dont la personnalité diffère le long d'un gradient téméraire-prudent utilisent des types d'habitats le long d'un gradient ouvert-fermé (Bonnot et al., 2018). Les habitats ouverts constitués majoritairement de prairies et de cultures sont moins prévisibles, en termes de disponibilité de ressources et de refuges, d'une année à l'autre, par rapport aux habitats fermés constitués de bois et de haies. En effet, les types de cultures peuvent changer au sein d'une même parcelle entre années et les dates d'exploitation sont variables. Ainsi, la fidélité des chevrettes considérées comme prudentes, qui utilisent plus les habitats fermés, leur est peut-être favorable puisqu'elles ont une forte probabilité de rencontrer les mêmes disponibilités de ressources et de refuges d'une année à l'autre ; à l'inverse des chevrettes considérées comme téméraires qui utilisent plus les habitats ouverts. De plus, le rôle que joue la personnalité dans la sélection d'habitats pourrait expliquer l'influence de la probabilité d'être en milieu ouvert de jour sur la fidélité écologique, qui caractérise la fidélité d'un animal pour des composantes environnementales (Patrick and Weimerskirch, 2017). En particulier, les chevrettes sélectionnent fortement les bois et passent beaucoup de temps en lisière pour accéder à des ressources alimentaires riches (cultures et prairies) et à des habitats refuges (bois et haies) (Tufto et al., 1996). Ainsi, la proportion d'habitats risqués ou refuges sélectionnés par les chevrettes dépend de leur propension à prendre des risques et influence finalement leur fidélité écologique.

Des effectifs plus importants augmenteraient la puissance statistique, ce qui permettrait de comparer l'importance des différentes caractéristiques individuelles ensemble dans un même modèle. En particulier, l'effet de la personnalité sur la fidélité n'a été évalué qu'à Aurignac, par manque de données comportementales similaires à Chizé et à Trois-Fontaines. De même, la fidélité écologique n'a pu être évalué qu'à Aurignac qui présente plus d'hétérogénéité. Cependant, bien que les bois aient été considérés comme des habitats homogènes à Aurignac, ils présentent de l'hétérogénéité (Pettorelli et al., 2003), ce qui pourrait permettre de décrire des habitats différents à Chizé et à Trois-Fontaines et de mieux évaluer les effets des caractéristiques individuelles sur la fidélité écologique, voire de les comparer entre ces populations vivant dans des milieux contrastés.

4.2 Les conséquences de la fidélité sur la performance individuelle des chevrettes

Tout d'abord, il a été mis en évidence que la fidélité interannuelle des chevrettes pour leur domaine vital en période de mise bas ne semble pas influencer leur succès reproducteur annuel, contrairement à ce qui a été prédit (P2.A). Or, le succès reproducteur des chevrettes est notamment le résultat de la mortalité néonatale des faons qui dépend de plusieurs facteurs, en partie stochastique : la prédation par les renards, les fauches, les routes, les maladies, ou encore le climat (Monestier et al., 2015; Andersen et al., 2000). Le soin maternel qui dépend de la qualité de la mère en termes de condition corporelle (Andersen et al., 2000) ou encore de sa personnalité (Monestier et al., 2015) influence fortement le succès reproducteur. Par exemple, les faons de chevrettes considérées comme téméraires ont une plus forte probabilité de survie en milieu ouvert et les faons de chevrettes considérées comme prudentes ont une plus forte probabilité de survie en milieu fermé (Monestier et al., 2015). De plus, pour subvenir à leurs propres besoins en termes de ressources et à ceux de leurs faons, les chevrettes ajustent la taille de leur domaine vital selon le nombre de faons élevés et selon la couverture végétale qui constitue un refuge pour les faons (Tufto et al., 1996). Par ailleurs, McLoughlin et al. (2007) ont montré que la qualité du domaine vital, en termes de composition d'habitats, des chevrettes à la période de mise bas détermine leur succès reproducteur, en particulier puisqu'elles sont des « income breeder ». Ainsi, la qualité du domaine vital des chevrettes semble être un meilleur indicateur de leur succès reproducteur (McLoughlin et al., 2007) que la fidélité spatiale et la fidélité écologique.

Ensuite, la fidélité interannuelle des chevrettes pour leur domaine vital en période de mise bas ne semble pas non plus influencer leur masse corporelle en hiver, contrairement à ce qui a été prédit (P2.B). La masse corporelle est un très bon proxy de la qualité phénotypique des chevrettes puisqu'un individu avec une masse corporelle élevée a une meilleure probabilité de survie (Gaillard et al., 2000) et un meilleur succès reproducteur (Andersen et al., 2000, Hewison, 1996). Les chevrettes de bonne qualité devraient être plus performantes pour sélectionner les habitats riches et devraient donc rester dans ces habitats riches pour lesquels elles seraient familières avec la localisation des ressources, mais cela n'a pas été vérifié dans cette étude. Pettorelli et al. (2002) ont mis en évidence que les variations de la masse corporelle des chevrettes adultes sont influencées à 40% par les conditions environnementales l'année de naissance de l'individu (effet cohorte) et par la qualité d'habitats. En particulier, les faons ont une meilleure croissance probablement lorsque la densité de population au moment de la naissance est faible. Ainsi, la

fidélité ne semble pas être un bon indicateur de la masse corporelle des chevrettes, contrairement à la qualité du domaine vital sélectionné par les chevrettes selon leur cohorte (Pettorelli et al. 2002).

La fidélité spatiale a été étudiée dans trois populations de chevreuils soumis à des contraintes écologiques différentes en termes de pression de prédation et de disponibilité de ressources selon le climat, la densité de population ou encore les pressions anthropiques, nulles à Chizé et Trois-Fontaines et fortes à Aurignac. En effet, à Aurignac, les chevrettes sont soumises aux activités agricoles ou encore aux réseaux routiers qui influencent leur succès reproducteur et leur survie. Il serait donc intéressant d'évaluer l'impact de ces différentes contraintes, selon les populations, sur les stratégies de fidélité des chevrettes et les conséquences sur leur performance individuelle, grâce à des effectifs plus importants.

4.3 Conclusion

Cette étude montre que les chevrettes varient dans leur degré de fidélité interannuelle au domaine vital sélectionné pour la mise bas selon leurs caractéristiques individuelles, en particulier pour la fidélité spatiale. La fidélité spatiale des chevrettes serait influencée par leur expérience de reproduction selon la stratégie 'win-stay ; lose-switch'. Les chevrettes seraient plus fidèles spatialement avec l'âge, probablement grâce à l'expérience puis à la sénescence. De plus, les chevrettes considérées comme prudentes, avec une plus faible propension à la prise de risques, seraient plus fidèles spatialement et écologiquement en lien avec une plus forte utilisation d'habitats fermés plus prévisibles. Cependant, les différences interindividuelles de la fidélité spatiale et de la fidélité écologique ne semblent pas avoir de conséquences sur la performance individuelle des chevrettes, notamment en termes de succès reproducteur annuel et de masse corporelle. Ainsi, bien que les stratégies de fidélité spatiale et de fidélité écologique jouent probablement un rôle dans la gestion du compromis risques-ressources ; la sélection d'un domaine vital de qualité plutôt que la fidélité à un domaine vital spécifique semble influencer plus largement la valeur adaptative des chevrettes. En perspective de cette étude, évaluer comment le compromis risques-ressources, qui varie au fil des saisons, influence les stratégies de fidélité des chevrettes au cours d'une année permettrait d'approfondir l'étude des conséquences de la fidélité sur la performance individuelle des chevrettes. Enfin, ces résultats soutiennent l'importance des suivis à long terme sur l'étude des comportements spatiaux des animaux et de leurs caractéristiques individuelles dans une problématique d'écologie comportementale.

5 Bibliographie

Andersen, R., Gaillard, J.-M., Linnell, J., and Duncan, P. (2000). Factors affecting maternal care in an income breeder, the European Roe deer. *Journal of Animal Ecology* 69, 672–682.

Block, W., and Brennan, L. (1993). The Habitat Concept in Ornithology. In *Current Ornithology*, pp. 35–91.

Bonnot, N., Goulard, M., Hewison, A., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Chaval, Y., and Morellet, N. (2018). Boldness-mediated habitat use tactics and reproductive success in a wild large herbivore. *Animal Behaviour* 145, 107–115.

Burt, W.H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24, 346–352.

Carere, C., Caramaschi, D., and Fawcett, T. (2010). Covariation between personalities and individual differences in coping with stress: Converging evidence and hypotheses. *Current Zoology* 56.

Couriot, O., Hewison, A., Said, S., Cagnacci, F., Chamaille-Jammes, S., Linnell, J., Mysterud, A., Peters, W., Urbano, F., Heurich, M., et al. (2018). Truly sedentary? The multi-range tactic as a response to resource heterogeneity and unpredictability in a large herbivore. *Oecologia* 187, 1–14.

Cribari-Neto, F., and Zeileis, A. (2010). Beta Regression in R. *Journal of Statistical Software* 34, 1–24.

Daunt, F., Wanless, S., Harris, M., Money, L., and Monaghan, P. (2007). Older and wiser: improvements in breeding success are linked to better foraging performance in European Shags. *Functional Ecology* 21.

Fieberg, J., and Kochanny, C. (2005). Research and management viewpoint - Quantifying home-range overlap: The importance of the utilization distribution. *Journal of Wildlife Management* 69, 1346–1359.

Froy, H., Börger, L., Regan, C., Morris, A., Morris, S., Pilkington, J., Crawley, M., Clutton-Brock, T., Pemberton, J., and Nussey, D. (2018). Declining home range area predicts reduced late-life survival in two wild ungulate populations. *Ecology Letters* 21.

Gaillard, J.-M., Delorme, D., Jean-Michel, J., and Tatin, D. (1993). Timing and Synchrony of Births in Roe Deer. *Journal of Mammalogy* 74, 738–744.

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Delorme, D., and Jorgenson, J. (2000). Body mass and individual fitness in female ungulates: Bigger is not always better. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 267, 471–477.

Gehr, B., Bonnot, N., Heurich, M., Cagnacci, F., Ciuti, S., Hewison, A., Gaillard, J.-M., Ranc, N., Premier, J., Vogt, K., et al. (2020). Stay home, stay safe-Site familiarity reduces predation risk in a large herbivore in two contrasting study sites. *Journal of Animal Ecology*.

Gerber, B., Hooten, M., Peck, C., Rice, M., Gammonley, J., Apa, A., and Davis, A. (2019). Extreme site fidelity as an optimal strategy in an unpredictable and homogeneous environment. *Functional Ecology*.

Gervais, L., Hewison, A., Morellet, N., Bernard, M., Merlet, J., Cargnelutti, B., Chaval, Y., Pujol, B., and Quéméré, E. (2020). Pedigree-free quantitative genetic approach provides evidence for heritability of movement tactics in wild roe deer. *Journal of Evolutionary Biology* 33.

Harris, S.M., Descamps, S., Sneddon, L., Bertrand, P., Chastel, O., and Patrick, S. (2019). Personality predicts foraging site fidelity and trip repeatability in a marine predator. *Journal of Animal Ecology* 89.

Hewison, A. (1996). Variation in the fecundity of roe deer in Britain: Effects of age and body weight. *Acta Theriologica* 41, 187–198.

Koolhaas, J.M., Korte, S.M., Boer, S., Vegt, B., Reenen, C., Hopster, H., Jong, I., Ruis, M.A.W., and Blokhuis, H. (1999). Coping styles in animals: Current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23, 925–935.

Lafontaine, A., Drapeau, P., Fortin, D., and St-Laurent, M.-H. (2017). Many Places Called Home: the Adaptive Value of Seasonal Adjustments in Range Fidelity. *The Journal of Animal Ecology* 86.

Lima, S., and Dill, L. (1990). Behavioral Decisions Made under the Risk of Predation: A Review and Prospectus. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie - CAN J ZOOL* 68, 619–640.

McArthur, C., Banks, P., Boonstra, R., and Forbey, J. (2014). The dilemma of foraging herbivores: dealing with food and fear. *Oecologia* 176.

McLoughlin, P., Gaillard, J.-M., Boyce, M., Bonenfant, C., Messier, F., Duncan, P., Delorme, D., Moorter, B., Said, S., and Klein, F. (2008). Lifetime reproductive success and composition of the home range in large herbivore. *Ecology* 88, 3192–3201.

Merkle, J., Fortin, D., and Morales, J. (2014). A memory-based foraging tactic reveals an adaptive mechanism for restricted space use. *Ecology Letters* 17, 924–931.

Monestier, C., Morellet, N., Gaillard, J.-M., Cargnelutti, B., Vanpé, C., and Hewison, A. (2015). Is a proactive mum a good mum? A mother's coping style influences early fawn survival in roe deer. *Behavioral Ecology* 26.

Patrick, S., and Weimerskirch, H. (2017). Reproductive success is driven by local site fidelity despite stronger specialisation by individuals for large scale habitat preference. *Journal of Animal Ecology* 86.

Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Laere, G., Duncan, P., Kjellander, P., Liberg, O., Delorme, D., and Maillard, D. (2002). Variations in adult body mass in roe deer: The effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 269, 747–753.

Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Maillard, D., Laere, G., and Delorme, A. (2003). Age and density modify the effects of habitat quality on survival and movements of Roe Deer. *Ecology* 84, 3307–3316.

Piper, W. (2011). Making habitat selection more “familiar”: A review. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65, 1329–1351.

Réale, D., Reader, S., Sol, D., McDougall, P., and Dingemanse, N. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 82, 291–318.

Schaefer, J., Bergman, C., and Luttich, S. (2000). Site fidelity of female caribou at multiple spatial scales. *Landscape Ecology* 15, 731–739.

Shields, W.M. (1984). Factors Affecting Nest and Site Fidelity in Adirondack Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *The Auk* 101, 780–789.

Shimada, T., Limpus, C., Hamann, M., Bell, I., Esteban, N., Groom, R., and Hays, G. (2019). Fidelity to foraging sites after long migrations. *The Journal of Animal Ecology* 89.

Sih, A. (1980). Optimal Behavior: Can Foragers Balance Two Conflicting Demands? *Science* (New York, N.Y.) 210, 1041–1043.

Switzer, P. (1993). Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology* 7, 533–555.

Tufto, J., Linnell, J., and Andersen, R. (1996). Habitat Use and Ecological Correlates of Home Range Size in a Small Cervid: The Roe Deer. *Journal of Animal Ecology* 65, 715–724.

Annexe

Tableau 1

Construction et sélection de modèles expliquant les variations de la fidélité en fonction du succès reproducteur et des variables contrôles

Variable dépendante	Variable explicative d'intérêt	Variables explicatives contrôles			Facteur aléatoire	N	Obs	K	AICc	Δ AICc	ω AICc
	SR	Δ Année	Δ Surface	CA							
Indice BA	+	-	+	-	Pop(Ind)	45	72	6	-0.51	0.00	0.61
	+	+	-	-				6	2.53	3.04	0.13
	+	-	-	-				5	3.18	3.68	0.10
	-	-	+	-				5	3.55	4.06	0.08
	-	+	-	-				5	5.28	5.78	0.03
	+	-	-	+				6	5.28	5.79	0.03
	-	-	-	-				4	7.61	8.12	0.01
	-	-	-	+				5	9.33	9.84	0.00
Indice CH	-	-	-	-	Individu	15	21	3	-20.32	0.00	0.34
	-	+	-	-				4	-20.21	0.11	0.33
	+	+	-	-				5	-17.38	2.95	0.08
	-	-	+	-				4	-17.28	3.04	0.08
	+	-	-	-				4	-17.27	3.05	0.07
	-	-	-	+				4	-17.24	3.09	0.07
	+	-	+	-				5	-13.81	6.51	0.01
	+	-	-	+				5	-13.77	6.55	0.01

Résumé des modèles évalués pour l'indice de fidélité spatiale (BA) et l'indice de fidélité écologique (CH) en fonction du succès reproducteur (SR) à l'année A- Δ Année. Les autres variables explicatives contrôles sont le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (Δ Année), la surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis consécutifs (Δ Surface) et la classe d'âge (CA) à l'année A- Δ Année. De plus, les individus inclus dans la population (Pop(Ind)) sont en facteur aléatoire dans les modèles avec l'indice BA et seuls les individus sont en facteur aléatoire dans les modèles avec l'indice CH (uniquement la population d'Aurignac). N désigne l'effectif, Obs désigne le nombre d'observations et K désigne le nombre de paramètres dans le modèle. Les variables explicatives inclus dans chaque modèle sont indiquées par un (+). La sélection de modèles se base sur le critère d'information d'Akaike de second ordre (AICc), la différence d'AICc par rapport au meilleur modèle (Δ AICc) et le poids de l'AICc (ω AICc) de chaque modèle. Les meilleurs modèles retenus pour chaque variable dépendante sont indiqués en gras.

Tableau 2

Construction et sélection de modèles expliquant les variations de la fidélité en fonction de la classe d'âge et des variables contrôles

Variable dépendante	Variable explicative d'intérêt	Variables explicatives contrôles		Facteur aléatoire	N	Obs	K	AICc	Δ AICc	ω AICc
	CA	Δ Année	Δ Surface							
Indice BA	-	-	+	Pop(Ind)	66	109	5	3.72	0.00	0.40
	-	+	-				5	5.34	1.62	0.18
	+	-	+				7	5.81	2.09	0.14
	-	-	-				4	6.18	2.46	0.12
	+	+	-				7	6.31	2.59	0.11
	+	-	-				6	7.56	3.85	0.06
Indice CH	-	-	-	Individu	28	36	3	-28.27	0.00	0.54
	-	+	-				4	-25.86	2.41	0.16
	-	-	+				4	-25.79	2.49	0.16
	+	-	-				5	-24.74	3.54	0.09
	+	+	-				6	-22.10	6.17	0.02
	+	-	+				6	-21.86	6.41	0.02

Résumé des modèles évalués pour l'indice de fidélité spatiale (BA) et l'indice de fidélité écologique (CH) en fonction de la classe d'âge (CA) à l'année A- Δ Année. Les autres variables explicatives contrôles sont le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (Δ Année) et la surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis consécutifs (Δ Surface). De plus, les individus inclus dans la population (Pop(Ind)) sont en facteur aléatoire dans les modèles avec l'indice BA et seuls les individus sont en facteur aléatoire dans les modèles avec l'indice CH (uniquement la population d'Aurignac). N désigne l'effectif, Obs désigne le nombre d'observations et K désigne le nombre de paramètres dans le modèle. Les variables explicatives inclus dans chaque modèle sont indiquées par un (+). La sélection de modèles se base sur le critère d'information d'Akaike de second ordre (AICc), la différence d'AICc par rapport au meilleur modèle (Δ AICc) et le poids de l'AICc (ω AICc) de chaque modèle. Les meilleurs modèles retenus pour chaque variable dépendante sont indiqués en gras.

Tableau 3

Construction et sélection de modèles expliquant les variations de la fidélité en fonction de l'âge et des variables contrôles

Variable dépendante	Variable explicative d'intérêt	Variables explicatives contrôles		Facteur aléatoire	N	Obs	K	AICc	Δ AICc	ω AICc
	Age	Δ Année	Δ Surface							
Indice BA	+	-	-	Pop(Ind)	54	94	5	1.45	0.00	0.47
	+	-	+				6	2.78	1.34	0.24
	+	+	-				6	3.57	2.12	0.16
	-	-	+				5	5.75	4.31	0.05
	-	-	-				4	6.14	4.69	0.04
	-	+	-				5	6.99	5.54	0.03
Indice CH	-	-	-	Individu	16	21	3	-17.22	0.00	0.52
	-	+	-				4	-15.44	2.28	0.16
	+	-	-				4	-15.16	2.56	0.14
	-	-	+				4	-14.65	3.07	0.11
	+	+	-				5	-12.52	5.20	0.04
	+	-	+				5	-11.82	5.90	0.03

Résumé des modèles évalués pour l'indice de fidélité spatiale (BA) et l'indice de fidélité écologique (CH) en fonction de l'âge à l'année A- Δ Année. Les autres variables explicatives contrôles sont le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (Δ Année) et la surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis consécutifs (Δ Surface). De plus, les individus inclus dans la population (Pop(Ind)) sont en facteur aléatoire dans les modèles avec l'indice BA et seuls les individus sont en facteur aléatoire dans les modèles avec l'indice CH (uniquement la population d'Aurignac). N désigne l'effectif, Obs désigne le nombre d'observations et K désigne le nombre de paramètres dans le modèle. Les variables explicatives inclus dans chaque modèle sont indiquées par un (+). La sélection de modèles se base sur le critère d'information d'Akaike de second ordre (AICc), la différence d'AICc par rapport au meilleur modèle (Δ AICc) et le poids de l'AICc (ω AICc) de chaque modèle. Les meilleurs modèles retenus pour chaque variable dépendante sont indiqués en gras.

Tableau 4

Construction et sélection de modèles expliquant les variations de la fidélité en fonction de la réponse comportementale à la capture et des variables contrôles

Variable dépendante	Variable explicative d'intérêt	Variables explicatives contrôles		Facteur aléatoire	N	Obs	K	AICc	Δ AICc	ω AICc
	RC	Δ Année	Δ Surface							
Indice BA	+	-	-	Individu	23	31	4	-3.18	0.00	0.32
	-	-	-				3	-2.92	0.26	0.28
	-	-	+				4	-1.39	1.80	0.13
	+	-	+				5	-1.02	2.16	0.11
	+	+	-				5	-0.54	2.65	0.08
	-	+	-				4	-0.45	2.73	0.08
Indice CH	-	-	-				3	-32.30	0.00	0.47
	+	-	-				4	-30.46	1.84	0.19
	-	+	-				4	-29.65	2.64	0.13
	-	-	+				4	-29.65	2.65	0.13
	+	-	+				5	-27.66	4.64	0.05
	+	+	-				5	-27.61	4.69	0.05

Résumé des modèles évalués pour l'indice de fidélité spatiale (BA) et l'indice de fidélité écologique (CH) en fonction de la réponse comportementale à la capture (RC) à l'année A. Les autres variables explicatives contrôles sont le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (Δ Année) et la surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis consécutifs (Δ Surface). De plus, les individus sont en facteur aléatoire dans tous les modèles (uniquement la population d'Aurignac). N désigne l'effectif, Obs désigne le nombre d'observations et K désigne le nombre de paramètres dans le modèle. Les variables explicatives inclus dans chaque modèle sont indiquées par un (+). La sélection de modèles se base sur le critère d'information d'Akaike de second ordre (AICc), la différence d'AICc par rapport au meilleur modèle (Δ AICc) et le poids de l'AICc (ω AICc) de chaque modèle. Les meilleurs modèles retenus pour chaque variable dépendante sont indiqués en gras.

Tableau 5

Construction et sélection de modèles expliquant les variations de la fidélité en fonction de la probabilité d'être en milieu ouvert de jour et des variables contrôles

Variable dépendante	Variable explicative d'intérêt	Variables explicatives contrôles		Facteur aléatoire	N	Obs	K	AICc	Δ AICc	ω AICc
	POJ	Δ Année	Δ Surface							
Indice BA	-	-	-	Individu	28	36	3	-0.33	0.00	0.29
	-	-	+				4	-0.18	0.51	0.23
	+	-	+				5	0.71	1.04	0.17
	+	-	-				4	0.76	1.09	0.17
	-	+	-				4	1.92	2.25	0.09
	+	+	-				5	3.32	3.65	0.05
Indice CH	+	-	-	Individu	28	36	4	-30.05	0.00	0.44
	-	-	-				3	-28.27	1.78	0.18
	+	+	-				5	-27.91	2.14	0.15
	+	-	+				5	-27.34	2.71	0.11
	-	+	-				4	-25.86	4.19	0.05
	-	-	+				4	-25.79	4.26	0.05

Résumé des modèles évalués pour l'indice de fidélité spatiale (BA) et l'indice de fidélité écologique (CH) en fonction de la probabilité d'être en milieu ouvert de jour (POJ) à l'année A. Les autres variables explicatives contrôles sont le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (Δ Année) et la surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis consécutifs (Δ Surface). De plus, les individus sont en facteur aléatoire dans tous les modèles (uniquement la population d'Aurignac). N désigne l'effectif, Obs désigne le nombre d'observations et K désigne le nombre de paramètres dans le modèle. Les variables explicatives inclus dans chaque modèle sont indiquées par un (+). La sélection de modèles se base sur le critère d'information d'Akaike de second ordre (AICc), la différence d'AICc par rapport au meilleur modèle (Δ AICc) et le poids de l'AICc (ω AICc) de chaque modèle. Les meilleurs modèles retenus pour chaque variable dépendante sont indiqués en gras.

Tableau 6

Construction et sélection de modèles expliquant les variations de la performance individuelle (succès reproducteur et masse corporelle) en fonction de la fidélité spatiale et des variables contrôles

Variable dépendante	Variable explicative d'intérêt	Variables explicatives contrôles				Facteur aléatoire	N	Obs	K	AICc	Δ AICc	ω AICc
	Indice BA	Δ Année	Δ Surface	CA	MC							
SR	-	-	-	-	-	Pop(Ind)	49	73	3	99.77	0.00	0.26
	-	-	-	-	+				4	100.73	0.96	0.16
	-	-	-	+	-				4	100.81	1.04	0.15
	-	+	-	-	-				4	101.91	2.14	0.09
	-	-	+	-	-				4	101.91	2.14	0.09
	+	-	-	-	-				4	101.92	2.15	0.09
	+	-	-	-	+				5	102.99	3.22	0.05
	+	-	-	+	-				5	103.09	3.32	0.05
	+	-	+	-	-				5	104.16	4.39	0.03
	+	+	-	-	-				5	104.17	4.40	0.03
MC	-	-	-	+		64	106	5	445.45	0.00	0.57	
	+	-	-	+				6	446.82	1.37	0.29	
	+	+	-	-				6	450.43	4.98	0.05	
	-	+	-	-				5	450.72	5.26	0.04	
	-	-	-	-				4	452.10	6.65	0.02	
	+	-	-	-				5	452.26	6.80	0.02	
	-	-	+	-				5	454.08	8.63	0.01	
	+	-	+	-				6	454.47	9.02	0.01	

Résumé des modèles évalués pour la masse corporelle (MC) et le succès reproducteur (SR) à l'année A en fonction de l'indice de fidélité spatiale (BA). Les autres variables explicatives contrôles sont le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (Δ Année), la surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis consécutifs (Δ Surface), la classe d'âge (CA) et la masse corporelle (MC) à l'année A. De plus, les individus inclus dans la population (Pop(Ind)) sont en facteur aléatoire dans tous les modèles. N désigne l'effectif, Obs désigne le nombre d'observations et K désigne le nombre de paramètres dans le modèle. Les variables explicatives inclus dans chaque modèle sont indiquées par un (+). La sélection de modèles se base sur le critère d'information d'Akaike de second ordre (AICc), la différence d'AICc par rapport au meilleur modèle (Δ AICc) et le poids de l'AICc (ω AICc) de chaque modèle. Les meilleurs modèles retenus pour chaque variable dépendante sont indiqués en gras.

Tableau 7

Construction et sélection de modèles expliquant les variations de la performance individuelle (succès reproducteur et masse corporelle) en fonction de la fidélité écologique et des variables contrôles

Variable dépendante	Variable explicative d'intérêt	Variables explicatives contrôles				Facteur aléatoire	N	Obs	K	AICc	Δ AICc	ω AICc
	Indice CH	Δ Année	Δ Surface	CA	MC							
SR	-	-	-	-	-	Individu	24	32	2	46.75	0.00	0.25
	-	-	-	-	+				3	47.24	0.49	0.20
	-	-	-	+	-				3	48.04	1.29	0.13
	+	-	-	-	-				3	48.73	1.98	0.09
	+	-	-	-	+				4	48.91	2.16	0.09
	-	-	+	-	-				3	49.17	2.42	0.07
	-	+	-	-	-				3	49.20	2.44	0.07
	+	-	-	+	-				4	50.23	3.48	0.04
	+	-	+	-	-				4	51.35	4.59	0.03
	+	+	-	-	-				4	51.36	4.60	0.03
MC	-	-	-	+		28	36	4	150.84	0.00	0.67	
	+	-	-	+				5	152.62	1.78	0.27	
	-	+	-	-				4	157.11	6.27	0.03	
	-	-	-	-				3	158.40	7.56	0.02	
	+	+	-	-				5	159.68	8.85	0.01	
	-	-	+	-				4	160.81	9.98	0.00	
	+	-	-	-				4	160.91	10.07	0.00	
	+	-	+	-				5	163.51	12.67	0.00	

Résumé des modèles évalués pour la masse corporelle (MC) et le succès reproducteur (SR) à l'année A en fonction de l'indice de fidélité écologique (CH). Les autres variables explicatives contrôles sont le nombre d'années d'écart entre deux suivis consécutifs (Δ Année), la surface moyenne des domaines vitaux de deux suivis consécutifs (Δ Surface), la classe d'âge (CA) et la masse corporelle (MC) à l'année A. De plus, les individus sont en facteur aléatoire dans tous les modèles (uniquement la population d'Aurignac). N désigne l'effectif, Obs désigne le nombre d'observations et K désigne le nombre de paramètres dans le modèle. Les variables explicatives inclus dans chaque modèle sont indiquées par un (+). La sélection de modèles se base sur le critère d'information d'Akaike de second ordre (AICc), la différence d'AICc par rapport au meilleur modèle (Δ AICc) et le poids de l'AICc (ω AICc) de chaque modèle. Les meilleurs modèles retenus pour chaque variable dépendante sont indiqués en gras.