

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

VARIATION INTER-INDIVIDUELLE DE LA DISTANCE DE FUITE ET SES  
CONSÉQUENCES SUR LA DISTRIBUTION DES GIRAFES DU NIGER (*GIRAFFA*  
*CAMELOPARDALIS PERALTA*)

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
VINCENT LEFEBVRE-AUGER

JUIN 2012

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## AVANT-PROPOS

Nous avons choisi de présenter ce mémoire de maîtrise sous la forme d'un article scientifique ayant pour titre « Individual flight initiation distance profile is related to habitat characteristics in giraffes living in a human-disturbed habitat ». Il sera soumis à la revue scientifique *Animal Conservation*. Les auteurs seront Vincent Lefebvre-Auger (UQAM), Caroline Grou (UQAM), Jean-Patrick Suraud (UCBL), Hervé Fritz (UCBL) et Denis Réale (UQAM). La récolte de données, la rédaction ainsi que les analyses statistiques des résultats pour l'élaboration de cet article et mémoire, ont été effectuées par Vincent Lefebvre-Auger sous supervision de Denis Réale. Caroline Grou a participé à la collecte d'une partie des données et Jean-Patrick Suraud a également collaboré par un apport de données.

Je tiens à remercier Denis Réale, mon directeur de recherche, pour son encadrement, support et ses précieux conseils sur ce projet tant au niveau de sa conceptualisation, mise en œuvre que sa finalité sur papier. Je tiens également à remercier Caroline Grou pour son aide incommensurable sur le terrain et tout ce qui a englobé la phase de réalisation de ce projet en Afrique. J'aimerais également remercier Jean-Patrick Suraud pour sa grande générosité d'accueil au Niger et un partage de données sans lequel ce projet ne serait pas aussi complet. Ce projet n'aurait pu se concrétiser sans la participation de plusieurs organismes nigériens dont le ministère de la faune, pêche et pisciculture, l'ONG de l'ASGN (Association pour la Sauvegarde des Girafes du Niger) et les guides de l'AVEN (Association pour la Valorisation de l'Écotourisme au Niger). Finalement j'aimerais aussi remercier Pedro Peres-Neto, Pierre Drapeau et William Vickery pour leurs évaluations et commentaires pertinents pour la rédaction de mon proposé de recherche ainsi que la version finale de ce mémoire.

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	ii
LISTE DE FIGURES.....	v
LISTE DE TABLEAUX.....	vi
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	vii
RÉSUMÉ.....	viii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Différents type de perturbations et réponses.....	1
1.2 Considération de la variation entre individus.....	2
1.3 Différences constantes et personnalité.....	4
1.4 Notions de personnalité.....	5
1.5 Indices comportementaux et distance de fuite.....	8
1.6 La situation de la girafe du Niger : un cas d'étude en conservation.....	12
1.7 Objectif.....	13
CHAPITRE I	
INDIVIDUAL FLIGHT INITIATION DISTANCE PROFILE IS RELATED TO HABITAT CHARACTERISTICS IN GIRAFFES LIVING IN A HUMAN DISTURBED HABITAT.....	15
1.1 ABSTRACT.....	15
1.2 INTRODUCTION.....	16
1.3 METHODS.....	19
1.3.1 Study site and population.....	19
1.3.2 Data collection.....	20
1.3.3 Flight initiation distance.....	20
1.3.4 Distance to road and village.....	21
1.3.5 Analyses .....	22
1.4 RESULTS.....	24
1.4.1 Flight Initiation Distance.....	24
1.4.2 Impact of distance to road and village on FID.....	29
1.4.3 Individual FID and distances from roads and village .....	29
1.5 DISCUSSION.....	34
1.5.1 Flight initiation distance.....	34
1.5.2 Extrinsic effects .....	35

1.5.3 Intrinsic effects .....	35
1.5.4 Individual Consistency.....	36
1.5.5 Fearfulness, sex, and the avoidance of human sources of disturbance.....	38
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	42
APPENDICE A	
CARTE DE LA DISTRIBUTION DES GIRAFES.....	46
BIBLIOGRAPHIE.....	48

## LISTE DE FIGURES

Figure	Page
1.1. Modèle tiré de Koolhaas <i>et al.</i> (2010) affichant les modes d'accommodations (axe horizontal) et de réactivité au stress (axe verticale) sur deux dimensions indépendantes. Quatre types de comportement (timide, paniqué, docile et hardis) en résultent selon le cadran dans lequel l'animal se trouve.....	7
1.2. Modèle d'Ydenberg et Dill (1986) de la distance de fuite (D) qui varie en fonction du coût associé à rester (B) ou prendre la fuite (C). L'augmentation du coût associé à prendre la fuite (situation <i>i</i> ) diminue la distance de fuite ( $DCH < DCL$ ). Tandis qu'une augmentation du coût à rester sur place (situation <i>ii</i> ) augmente la distance de fuite ( $DBH > DBL$ ).....	10
1.1. Positive relationship of the Alert Distance (AD) and Flight Initiation Distance (FID), log-transformed, in West African Giraffes (n=160). Data are from year 2006 model.....	26
1.2. Effect of age on Flight Initiation Distance (FID) in West African Giraffes. Adult (n=118) showed shorter FID than sub-adult (n=26) and young (n=16). No differences were seen between the young and sub-adult. Data are from year 2006 model. Significant difference are represented by change in letter (a and b) and were estimated using 95% confidence intervals obtained running the MCMCsamp procedure posterior to running the model with the lmer procedure.....	27
1.3. Effect of sex on Flight Initiation Distance (FID) in West African Giraffes. Males (n=27) showed shorter FID than females (n=57). Data are from year 2008 model. Significant differences are represented by change in letter (a and b) and were estimated using 95% confidence intervals obtained running the MCMCsamp procedure posterior to running the model with the lmer procedure.....	28
1.4. Relation between distance of nearest road, paved road (both square-root transformed), villages (respectively from left to right) and individual mean of flight initiation distance from 2006 data ( $FID_m$ ) in female (top) and male (bottom) West African giraffes. Mixed-model analysis was used with individual identity as a random effect. Significance of relationship (positive only in female) were estimated using 95% confidence intervals obtained running the MCMCsamp procedure posterior to running the model with the lmer procedure.....	32
A.1. Carte de la zone girafe au Niger incluant la localisation des groupes de girafes pour les années 2006 à 2009 ainsi que les routes, villages et la végétation.....	47

## LISTE DE TABLEAUX

Tableau	Page
1.1. Effects of extrinsic and intrinsic factors on flight initiation distance (FID) (log transformed) in West African giraffes. Mixed-model analysis was used with individual identity as a random effect. Fixed effects were alert distance (AD) (log transformed), sex, age, group size, habitat (open or closed), the presence of young, reproductive state (female gestating or not), date, year, time of day (am or pm) and their two-way interactions. Two-way interactions, group size, habitat, presence of young, gestating female, date and time of day were not significant and thus were rejected from the model. 95% confidence intervals were obtained running the MCMCsamp procedure posterior to running the model with the lmer procedure....25	
1.2. Effects of extrinsic and intrinsic factors on distance of nearest road, paved road (both square-root transformed) and villages in West African giraffes. Mixed-model analysis was used with individual identity as a random effect. Fixed effects were individual mean of flight initiation distance from 2006 data ( $FID_m$ ), sex, age, group size, the presence of young, reproductive state (female gestating or not) date, time of day (am or pm) and their two-way interactions. Two-way interactions except between $FID_m$ and sex, age, group size, the presence of young, gestating female, date, and time of day were not significant and thus were rejected from the model. 95% confidence intervals were obtained running the MCMCsamp procedure posterior to running the model with the lmer procedure.....31	
1.3. Effects of extrinsic and intrinsic factors on distance of nearest road, paved road (both square-root transformed) and villages in female West African giraffes. Mixed-model analysis was used with individual identity as a random effect. Fixed effects were age, group size, the presence of young, reproductive state (female gestating or not), date, time of day (am vs. pm), individual mean flight initiation distance from 2006 data ( $FID_m$ ) and their two-way interactions. Two-way interactions age, gestating female, date, and time of day were not significant and thus were rejected from the model. 95% confidence intervals were obtained running the MCMCsamp procedure posterior to running the model with the lmer procedure.....33	

## LISTE DES ABRÉVIATIONS

AD	Distance d'alerte (Alert Distance)
a.m.	Avant-midi
ASGN	Association pour la Sauvegarde des Girafes du Niger
AVEN	Association pour la Valorisation de l'Écotourisme au Niger
C.I.	Confidence interval
df	Degrees of Freedom
<i>et al.</i>	Et autres (du latin <i>et alii</i> )
ex.	Exemple
FID	Distance de fuite (Flight Initiation Distance)
FID <sub>m</sub>	Distance de fuite Moyenne individuelle (average FID by individual)
ICD	Individual Consistent Differences
ID	individual identity
<i>i.e.</i>	C'est-à-dire (du latin <i>id est</i> )
km	Kilomètre
lmer	Linear mixed-effect model
LRT	Log-likelihood Ratio Test
m	Mètre
MCMC	Markov chain Monte Carlo
n	Nombre
ONG	Organisme Non Gouvernemental
p.m.	Après-midi
S.E.	Standard Error
sec	Seconde
<i>vs</i>	En opposition à (du latin <i>versus</i> )



## RÉSUMÉ

À une période où les contacts entre humains et animaux sauvages augmentent régulièrement, il est nécessaire de comprendre les conséquences de ces interactions sur l'écologie des populations animales, que se soit à court ou à long terme. Les perturbations sont de nature diverse et leurs impacts le sont tout autant. La variation dans la réponse des individus peut avoir des répercussions sur leur distribution, leur utilisation de l'habitat, leur reproduction et ultimement leur survie. Cette variation peut être causée par des facteurs environnementaux, mais également par des traits intrinsèques aux individus (ex. : qui démontrent des différences constantes à travers le temps entre les individus (indices de tempérament)). Quelques études récentes laissent supposer que certains traits de comportement en relation avec la tolérance des animaux humains pourraient expliquer une distribution spatiale non aléatoire des individus dans un habitat présentant une variation des perturbations anthropiques. Dans le but de vérifier cette hypothèse, nous avons utilisé la distance de fuite (FID), qui est utilisée en biologie de la conservation pour évaluer l'impact de la présence humaine sur les populations d'animaux sauvages. Nous avons évalué si les individus montraient des différences constantes de FID à travers le temps, à l'aide de mesures répétées en 2006 (160 observations sur 88 individus) et 2008 (84 observations sur 65 individus), dans la dernière population de girafes de l'Afrique de l'Ouest (*Giraffa camelopardalis peralta*) localisée au Niger. La distance de fuite variait selon le sexe, l'âge et la distance d'alerte des individus. De plus, les individus montraient des différences de FID permanentes, la répétabilité étant supérieure à l'intérieur de la même année ( $r = 0.45$  en 2006,  $r = 0.43$  en 2008) que lorsque les données étaient rassemblées sur les deux années ( $r = 0.22$ ). Nous avons ensuite utilisé la distance de fuite moyenne pour chaque individu ( $FID_m$ ) comme indice de tempérament (de peur) pour expliquer la distribution des girafes en relation avec la présence humaine. Nous avons utilisé les coordonnées GPS (en incluant les données de recensement des années 2007, 2008 et 2009) pour mesurer les distances entre la localisation des groupes de girafes et 1) la route la plus proche (incluant la route goudronnée principale et les routes secondaires faites de latérites), 2) la route goudronnée principale, 3) le village le plus proche. Ces distances sont utilisées ici comme des indices du niveau de perturbation par les humains. La distance de fuite moyenne individuelle ( $FID_m$ ), de l'année 2006, était positivement associée à ces trois distances chez les femelles. D'autres facteurs comme la présence de jeunes dans le groupe et la taille du groupe semblent également affecter leur distribution. Nos résultats supportent l'hypothèse selon laquelle les individus ayant une plus ou moins forte tolérance aux humains diffèrent dans leur probabilité d'être observés près de zones à forte affluence humaine. Ces résultats pourraient avoir des implications importantes tant pour l'écologie que la conservation des populations animales, spécialement dans un contexte où les perturbations anthropiques mondiales sont en croissance.

Mots-clés : *Giraffa camelopardalis peralta*, distance de fuite, constance, variation inter-individuelle, distribution, perturbation, présence humaine.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les contacts entre humains et animaux sauvages augmentent régulièrement. L'impact de la présence anthropique a été observé sur plusieurs espèces dont l'ours (*Ursus arctos*) (Mattson, Blanchard and Knight, 1992; White Jr, Kendall and Picton, 1999), le mouflon (*Ovis canadensis*) (Oehler *et al.*, 2005; Bleich *et al.*, 2008), l'oie à bec court (*Anser brachyrhynchus*) (Gill, Sutherland and Watkinson, 1996) et le Manchot de Humboldt (*Spheniscus magellanicus*) (Ellenberg *et al.*, 2006)). Il est nécessaire de comprendre les conséquences de ces interactions, à court et long terme, sur l'écologie des populations animales.

### I.1 Différents type de perturbations et réponses

Les origines des perturbations sont diverses (ex.: destruction de l'habitat pour l'augmentation de la surface agricole ou résidentielle; activité minière; routes; tourisme faunique; et autres activités récréatives tel que la randonnée, le vélo ou la motoneige). Ces différentes sources de perturbations peuvent avoir différentes répercussions sur la faune sauvage. L'effet peut être aussi direct que la mortalité occasionnée par les collisions avec des véhicules sur les routes (Forman and Alexander, 1998). Aux États-Unis durant les dernières décennies, les accidents de la route ont causé davantage de mortalité que la chasse chez les vertébrés (Forman et Alexander, 1998). De la même manière, la survie des jeunes aux sites de nidification chez certaines espèces d'oiseaux peut diminuer par la présence de touristes (Müllner, Linsenmair et Wikelski, 2004). L'impact peut être parfois plus sournois et affecter certains comportements tels que la dispersion, la migration et la reproduction (Anthony et Blumstein, 2000). Par exemple, une baisse de la reproduction a été constatée par Nellemann *et al.* (2003) chez une population de rennes (*Rangifer tarandus tarandus*) occupant des sites perturbés par la construction d'un projet hydroélectrique. Un évitement des zones de coupes forestières et de leur périphérie a été observé chez les femelles caribous (*Rangifer tarandus*) (Schaefer et Mahoney, 2007). Les auteurs de cette étude ont également observé une modification dans la route de migration des caribous en lien avec la construction d'un projet hydroélectrique

(Mahoney et Schaefer, 2002). En modifiant la route de migration ou les sites d'alimentation pour des sites alternatifs de moins bonne qualité ou en augmentant le risque de prédation, les perturbations anthropiques peuvent diminuer la population effective et ainsi affecter la viabilité de la population (Anthony et Blumstein, 2000).

La présence humaine peut modifier l'accessibilité aux ressources pour la faune (Olson, Gilbert et Squibb, 1997). Par exemple dans cette étude, certains ours brun (*Ursus arctos*) évitaient de s'alimenter dans certaines rivières en raison d'activités humaines. Elle peut également diminuer le temps alloué à s'alimenter ou à se reposer en échange d'une vigilance accrue (Duchesne, Côté et Barrette, 2000). La vigilance et la fuite sont des réponses fréquemment observées et utilisées pour mesurer les perturbations anthropiques (Frid et Dill, 2002; Taylor et Knight, 2003; Peters et Otis, 2006). Elles ont notamment été utilisées à des fins de conservation pour suggérer des zones tampon (Fox et Madsen, 1997) et des distances de recul minimales (Rodgers et Smith, 1995). Certains chercheurs se sont penchés sur les effets physiologiques de la présence humaine. Creel et Fox (2002) ont mesuré un niveau de glucocorticoïdes plus élevé dans les fèces de Wapiti (*Cervus elaphus*) et de loup (*Canis lupus*) en relation avec une présence accrue de motoneige. L'augmentation de la fréquence cardiaque a été mesurée en présence d'humains chez certaines espèces de manchots (Holmes, Giese et Kriwoken, 2005; Ellenberg, Mattern et Seddon, 2009). Par ces différents mécanismes, l'aptitude phénotypique des individus peut être affectée et avoir des répercussions sur la survie des populations. La réponse aux perturbations anthropiques est une importante composante du domaine de la conservation et de plus en plus de chercheurs croient qu'un apport de connaissances en comportement animal est essentiel à ce domaine (Sutherland, 1998; Caro, 1999; Anthony et Blumstein, 2000; McDougall et al., 2006).

## 1.2 Considération de la variation entre individus

La majorité des études en conservation se concentrent au niveau des populations, des communautés ou des espèces. De façon générale, peu d'intérêt est porté à la variation qui

peut exister entre les individus. Le même phénomène s'observe en écologie comportementale où la variation interindividuelle a souvent été vue comme du bruit autour de la moyenne (Wilson, 1998; Dall, Houston et McNamara, 2004). Cependant l'importance écologique des différences entre individus gagne en intérêt (Bolnick *et al.*, 2003) et ces différences pourraient également avoir des répercussions sur notre façon d'envisager la biologie de la conservation. Par exemple, on connaît peu de choses sur la différence de sensibilité entre individus à des perturbations anthropiques (McDougall *et al.*, 2006) telles que les routes, les habitations et les activités touristiques. La réponse des individus peut varier en fonction de plusieurs facteurs tels que le sexe (Olson et Gilbert, 1994), l'âge (Olson, Gilbert et Squibb, 1997), l'état de reproduction et la condition physique, mais aussi révéler des différences génétiques ou d'expériences individuelles. Martin et Réale (2008) ont observé que les tamias (*Tamias striatus*) plus dociles et explorateurs occupaient les zones avec une présence accrue de touristes. La distribution des individus serait possiblement influencée par des caractères intrinsèques aux individus. Les chouettes chevêches des terriers (*Athene cunicularia*) qui avaient une distance de fuite plus élevée de façon constante, un indicateur de peur (ou hardiesse) intrinsèque chez les animaux (Ydenberg et Dill, 1986), nichent plus loin de la route que les chouettes qui fuient à des distances plus courtes (Carrete et Tella, 2010). Ainsi il y a un lien entre les caractéristiques de personnalité de chaque animal et la façon dont il est affecté par la présence et les contacts avec les humains, cependant dans la plupart des cas, il est difficile de savoir si la personnalité affecte la réponse aux humains ou si les contacts fréquents entre un animal et les humains modifient ses comportements (Réale *et al.*, 2007; Ellenberg, Mattern et Seddon, 2009). La présence de variation interindividuelle dans certains traits de comportement, tels que l'agressivité, la curiosité ou la crainte risque d'affecter la distribution des individus et leurs déplacements, et ce plus particulièrement dans un habitat qui est hautement modifié par l'activité anthropique et où humains et animaux se rencontrent fréquemment. La relation entre certains traits (agressivité, hardiesse ou sociabilité) et la dispersion a été observée chez différentes espèces (Fraser *et al.*, 2001; Dingemanse *et al.*, 2003; Cote et Clobert, 2007). Une variation dans la dispersion et l'utilisation de l'habitat peut avoir des répercussions sur leur alimentation, leur reproduction, leur survie et donc ultimement leur aptitude phénotypique (Mattson, Blanchard et Knight, 1992; Lord, Waas et Innes, 1997; Olson, Gilbert et Squibb, 1997; Lacy et Martins, 2003). Boon, Réale et Boutin

(2008) ont observé un impact de la personnalité sur l'utilisation de l'espace et la survie chez l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*). Olson *et al.* (1997) ont observé une différence dans l'utilisation des ressources alimentaires de certains ours bruns qui retardent leur arrivée à la rivière à saumon en raison d'une moins grande tolérance à la présence humaine. Les individus n'ont pas nécessairement tous la même capacité d'habituation (Olson, Gilbert et Squibb, 1997). Ce phénomène a été observé chez les marmottes (Runyan et Blumstein, 2004), où certaines fuyaient plus rapidement après plusieurs rencontres alors que d'autres ne changeaient pas ou même ralentissaient leur temps de réponse. Le tamia rayé a toutefois démontré une habituation lors de tests de « holeboard » (Martin et Réale, 2008b). Quoiqu'une habituation à la présence humaine puisse augmenter l'accessibilité aux ressources, elle peut également être liée à un taux de mortalité plus élevé (Mattson, Blanchard et Knight, 1992).

### I.3 Différences constantes et personnalité

L'étude du tempérament pourrait ainsi s'avérer utile afin de mieux comprendre l'impact des perturbations anthropiques sur les populations d'animaux sauvages et mieux assurer leur pérennité (Anthony et Blumstein, 2000). Lors d'un programme de réintroduction, Bremner-Harisson *et al.* (2004) ont observé un taux de mortalité plus élevé chez les renards (*Vulpes velox*) ayant un tempérament plus hardi. Une sélection pourrait avoir lieu en faveur des renards moins hardis et possiblement affecter d'autres traits en raison de possibles liens génétiques entre ces différents traits (Sih *et al.*, 2004; Réale *et al.*, 2007). Ce trait de personnalité serait important à considérer lors de la reproduction d'animaux en captivité à des fins de réintroduction. La perte d'une partie d'une population animale peut se traduire par une perte de diversité génétique. Cette diminution de variation génétique peut entraîner à son tour en une perte de potentiel adaptatif aux divers changements rapides de l'environnement, dont ceux induits par les humains (Lacy, 1997). Afin d'assurer la pérennité des populations animales sauvages, il est donc important de préserver la variation génétique pour conserver ce potentiel adaptatif (Lande, 1988; Lacy, 1997). Les différences interindividuelles peuvent ainsi avoir une grande implication pour l'écologie, l'évolution et la conservation des

populations animales (Bolnick *et al.*, 2003). La prise en compte du niveau individuel dans l'étude du comportement pourrait donc bénéficier à la biologie de la conservation (McDougall *et al.*, 2006).

Nous allons résumer dans un premier temps quelques notions de l'approche individuelle utilisées en comportement animal, puis s'intéresser à l'utilisation d'indices comportementaux pour comprendre la variation dans la réponse aux perturbations anthropique et ses conséquences, dans un contexte d'une population animale en étroit contact avec la présence anthropique dans l'optique d'en améliorer les outils de conservation.

#### I.4 Notions de personnalité

Les différences constantes entre individus dans la réponse comportementale et/ou physiologique à un défi ou une situation stressante, c'est ce qui est appelé « mode d'accommodation » (« coping style ») (Koolhaas *et al.*, 1999), tempérament (Réale *et al.*, 2007), personnalité (Gosling, 2001) ou encore syndrome comportemental (Sih *et al.*, 2004). Un syndrome comportemental est une suite de traits comportementaux et/ou de traits hormonaux corrélés (Sih *et al.*, 2004). Ces corrélations seraient causées par l'existence de mécanismes communs (génétiques et neuro-physiologiques) impliqués dans l'expression de chaque comportement, ce qui limiterait une évolution indépendante de chaque trait (Koolhaas *et al.*, 2010). Du fait de ces corrélations comportementales, certains comportements dans la nature pourraient ne pas atteindre le niveau optimal prévu par les théories adaptatives classiques. Par exemple, certaines larves de salamandre (*Ambystome barbouri*) présentent une forte activité en absence et en présence de prédateurs, ce qui ne semble pas adaptatif (Sih, Kats and Maurer, 2003). Le maintien de la variation d'activité dans la population de salamandres peut s'expliquer par une plasticité phénotypique limitée du comportement et de niveaux optimaux opposés en présence et en absence de prédateurs (Sih *et al.*, 2004). Quoique les processus, proximaux, neurobiologiques en cause restent encore à approfondir, certaines hormones et neurotransmetteurs, comme la sérotonine, la vasopressine et



l'oxytocine semblent avoir un rôle déterminant, entre autre dans l'agressivité (Koolhaas *et al.*, 2010). Une forte activité vasopressinergique et oxytocinergique dans les mêmes régions du cerveau semble avoir des effets opposés qui seraient en lien avec un comportement respectivement plus proactif et agressif, ou à l'inverse, plus timide et réactif. Les individus proactifs interagissent avec la source de stress de façon à changer la situation tandis que les individus réactifs évitent la situation. Par exemple, lors de l'introduction d'une électrode délivrant un faible choc électrique, au contact, dans la cage de différents rats (*Rattus norvegicus*), les individus proactifs enfouissent l'électrode sous les copeaux alors que les individus réactifs se réfugient dans un coin de la cage afin d'éviter l'électrode (Koolhaas *et al.*, 1999). Koolhaas *et al.* (2010) ont ajouté à leur concept le niveau de réactivité au stress pour donner un modèle final décrivant un continuum de réponse quatre extrêmes de comportement (figure I.1).

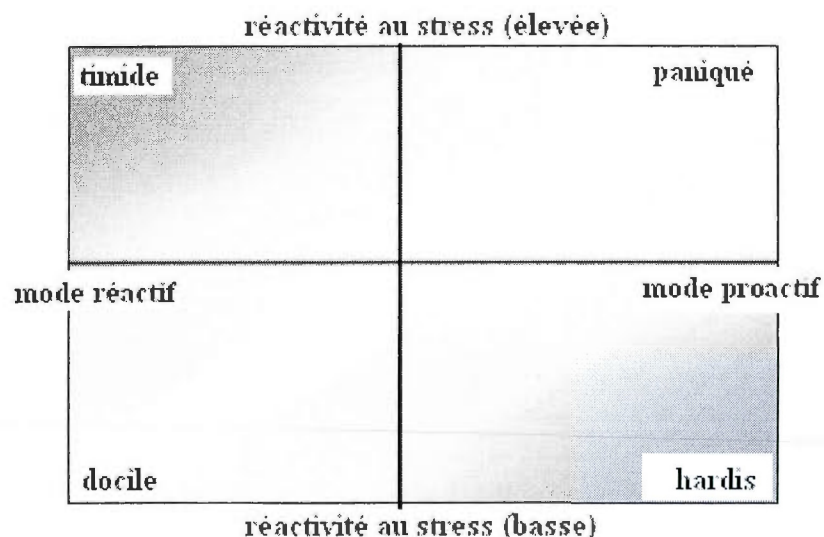


Figure I.1. Modèle tiré de Koolhaas *et al.* (2010) affichant les modes d'accommodations (axe horizontal) et de réactivité au stress (axe verticale) sur deux dimensions indépendantes. Quatre types de comportement (timide, paniqué, docile et hardis) en résultent selon le cadran dans lequel l'animal se trouve.

Les notions de personnalité et de tempérament sont souvent utilisées dans le même contexte et la distinction entre les deux semble arbitraire (Réale *et al.*, 2007). Réale *et al.* (2007) définissent plus précisément le tempérament (et la personnalité) comme le phénomène de différences individuelles de comportement qui sont constantes dans le temps et/ou entre les situations. Les deux seront donc considérés comme des synonymes pour cette étude. Les différences constantes de personnalité ont été observées chez bon nombre d'espèces animales, tant en captivité que dans la nature (Boissy et Bouissou, 1995; Réale *et al.*, 2000; Dingemanse *et al.*, 2002; Réale *et al.*, 2007; Carere, Caramaschi et Fawcett, 2010; Dingemanse *et al.*, 2010). Le caractère de permanence temporelle des traits de personnalité est souvent lié à une héritabilité de ces traits (Dingemanse *et al.*, 2002; Van Oers *et al.*, 2004). Les raisons de la persistance à travers les générations de cette plasticité phénotypique limitée restent encore peu comprises (Dall, Houston et McNamara, 2004), quoique de plus en



plus de modèles et explications adaptatives ont vu le jour au cours des dernières années (McElreath et Strimling, 2006; Wolf et al., 2007; McNamara et al., 2009). Wolf *et al.* (2007) expliquent qu'un compromis entre traits d'histoire de vie pourrait expliquer l'évolution de différents traits de personnalité. Selon les travaux de Dingemanse *et al.* (2004), des fluctuations environnementales (telle que la quantité ou qualité des ressources) pourraient créer une variation des pressions de sélection et ainsi expliquer la présence de différentes personnalités dans une population. Une variation du risque de prédation pourrait également être une cause possible (Bell, 2005; Dingemanse *et al.*, 2007). Ces derniers ont observé que les syndromes comportementaux variaient entre deux populations d'épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) en fonction de la présence et l'absence de prédateurs (Dingemanse *et al.*, 2007).

La personnalité peut avoir un impact sur d'importants aspects écologiques comme l'aptitude phénotypique (Réale et Festa-Bianchet, 2003), la dispersion (Dingemanse et al., 2003; Cote et Clobert, 2007) et la survie (Boon, Réale et Boutin, 2008), tous des facteurs importants dans la biologie des espèces (Anthony et Blumstein, 2000).

### 1.5 Indices comportementaux et distance de fuite

De nombreux traits phénotypiques ont été utilisés pour étudier la personnalité tels que la hardiesse (« boldness ») et l'exploration (Réale et al., 2000; Carere et al., 2005; Martin et Réale, 2008b). La réaction à une situation potentiellement menaçante (crainte ou peur) peut également être considérée comme un trait de tempérament (Boissy, 1995; Ward *et al.*, 2004). Dans ce contexte de réaction à une menace, la distance de fuite (FID pour « flight initiation distance ») est utilisée par de nombreux chercheurs en conservation pour mesurer l'impact des perturbations anthropiques sur les animaux sauvages (Rodgers et Smith, 1995; Fernandez-Juricic, Jimenez et Lucas, 2001; Fernandez-Juricic, Jimenez et Lucas, 2002; Fernandez-Juricic et al., 2005). La distance de fuite se définit comme la distance à laquelle un animal prend la fuite face à une menace qui s'approche (Hediger, 1964). Une FID élevée peut être considérée comme un indice de crainte ou de peur et inversement une faible FID

révélerait une tendance à prendre des risques ou une grande tolérance aux humains (Ydenberg et Dill, 1986; Boissy, 1995; Stankowich et Blumstein, 2005; Carrete et Tella, 2010). Cette réponse de fuite est comparable qu'elle soit face à l'approche humaine ou à un prédateur (Frid et Dill, 2002). Quoique cet indice ait beaucoup été utilisé en biologie de la conservation, peu d'études ont examiné les différences interindividuelles de FID (Runyan et Blumstein, 2004; Carrete et Tella, 2010).

La plupart des études sur la distance de fuite suivent le modèle économique d'Ydenberg et Dill (1986) qui prévoit que la distance de fuite devrait varier en fonction du coût à rester sur place (risque de capture) et du coût pour l'animal associé à quitter la parcelle dans laquelle il se trouve (figure I.2). Dans une situation où le coût associé à fuir (C) est élevé pour un même coût à rester (B), l'animal devrait prendre la fuite à plus courte distance (figure I.2 situation *i*), tandis que pour un même coût associé à la fuite (C), si le coût de rester est élevé (B), la distance de fuite devrait être augmentée (figure I.2 situation *ii*) (Ydenberg et Dill, 1986). Cooper et Frederick (2007) ont développé un modèle optimal qui inclut la possibilité de maximiser son aptitude phénotypique, ce qui pourrait influencer la distance de fuite. En d'autres termes, la distance de fuite devrait diminuer quand le coût associé à la fuite augmente (incluant les opportunités d'augmenter son aptitude phénotypique) et/ou quand le coût associé à demeurer diminue (Cooper Jr et Frederick, 2007).

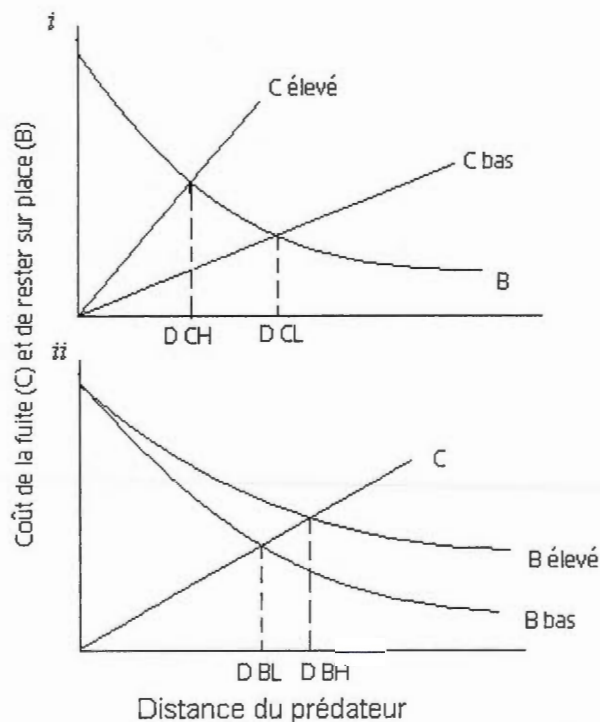


Figure I.2. Modèle d'Ydenberg et Dill (1986) de la distance de fuite ( $D$ ) qui varie en fonction du coût associé à rester ( $B$ ) ou prendre la fuite ( $C$ ). L'augmentation du coût associé à prendre la fuite (situation  $i$ ) diminue la distance de fuite ( $D_{CH} < D_{CL}$ ). Tandis qu'une augmentation du coût à rester sur place (situation  $ii$ ) augmente la distance de fuite ( $DBH > DBL$ ).

De nombreux facteurs, environnementaux et individuels, peuvent affecter la décision de prendre la fuite à l'approche d'une menace potentielle (voir la méta-analyse de Stankowich et Blumstein, 2005 ainsi que Stankowich, 2008). D'une part l'habitat (De Boer *et al.*, 2004), la taille du groupe (Fernandez-Juricic, Jimenez et Lucas, 2002), le temps de la journée (Taylor et Knight, 2003) et le nombre de prédateurs (Geist *et al.*, 2005) sont des facteurs environnementaux qui peuvent affecter la distance à laquelle un animal va prendre la fuite. La disponibilité et la qualité de sites alternatifs peuvent également influencer la décision de prendre la fuite (Ydenberg et Dill, 1986). D'autre part, des facteurs individuels comme la condition physique de l'individu (Beale et Monaghan, 2004), le sexe (Bender, Beyer et Haufler, 1999) et l'âge (Walther, 1969) des individus peuvent également modifier la distance

de fuite. La distance de fuite est également affectée par la distance d'alerte (Cardenas et al., 2005; Adams et al., 2006; Stankowich et Coss, 2006). La distance d'alerte se définit comme la distance à laquelle un animal devient vigilant (regarde ou fixe) face à une menace qui s'approche (Stankowich et Coss, 2006). Elle peut être considérée comme environnementale, par exemple, dans une situation où la structure du paysage rend la visibilité plus ou moins difficile. Elle peut également constituer un facteur individuel, car certains individus sont intrinsèquement plus vigilants que d'autres (Fortin *et al.*, 2004).

Seules quelques études ont vérifié la présence de variation entre individus et la constance intra-individuelle dans la distance de fuite avec des résultats opposés. Récemment, Carrete et Tella (2010) ont observé une forte répétabilité ( $r = 0.84-0.92$ ) dans la distance de fuite chez la chouette chevêche de terrier. Phénomène qui a été également observé quoique de moindre ampleur ( $r = 0.19$ ) par Kilgour, Melville et Greenwood (2006) chez les bovins d'élevage. Recarte *et al.* (1998) ont également observé une variation inter-individuelle dans la réponse de fuite chez les daims (*Dama dama*). À l'inverse, Runyan et Blumstein (2004) n'ont pas observé de différences constantes de FID entre les individus chez les marmottes (*Marmota flaviventris*), mais un faible échantillonnage pourrait expliquer cette absence de répétabilité (Carrete et Tella, 2010). Cependant, ils ont observé une variation interindividuelle dans l'habituation des marmottes face à l'approche humaine (Runyan et Blumstein, 2004).

L'existence de différences interindividuelles répétables de la distance de fuite est la condition nécessaire pour considérer cette mesure comme un indice de personnalité intrinsèque de l'individu. Cet indice pourrait donc être utilisée comme une alternative aux méthodes de mesure de personnalité qui nécessitent captures et manipulations (Martin et Réale, 2008b). Ainsi, avec des grands mammifères comme les ongulés, un test de distance de fuite pourrait être facilement utilisé notamment pour mesurer les différences interindividuelles de tolérance face à la présence humaine (Kilgour, Melville et Greenwood, 2006). Avec des coordonnées GPS de ces mêmes individus, il serait possible de tester si la différence de tolérance vis à vis des humains affecte la distribution spatiale des girafes se traduisant notamment pas des



différences de proximité à des zones fortement fréquentées par les humains telles que les routes ou les villages.

#### 1.6 La situation de la girafe du Niger : un cas d'étude en conservation

La population de girafes du Niger (*Giraffa camelopardalis peralta*) est la dernière population sauvage de l'Afrique de l'ouest (Ciofolo, 1995; Caister, Shields et Gosser, 2003), seule représentante de sa sous-espèce (Hassanin *et al.*, 2007) et a été récemment classée menacée par l'UICN (Union International pour la Conservation de la Nature) (IUCN, 2011). Les girafes du Niger vivent dans une région rurale, qui bien qu'ayant été officiellement nommée zone de transition de la réserve de la biosphère du parc du W situé plus au sud, ne bénéficie pas de mesures particulières et est densément peuplée 55.3 habitants / km<sup>2</sup> (Leroy *et al.*, 2009). Le nombre de girafes a diminué au cours du 20<sup>e</sup> siècle (Ciofolo, 1995). Cette diminution est due aux sécheresses des années 80 ainsi qu'à la chasse (Ciofolo, 1995; Caister, Shields et Gosser, 2003). Depuis le début des années 1990, des recensements ont permis de suivre l'évolution de cette population dont le nombre est passé de 50 en 1990 (Garba, 2000), à 164 en 2007 (Suraud, 2008), puis à 220 en 2009 (Suraud, 2011). La majorité des girafes se trouvent dans une zone de 876 km<sup>2</sup> comprise entre 13°11' et 13°23' de latitude Nord et entre 2°30' et 2°22' de longitude Est (Nouhou, 2005). À l'intérieur de cette zone, les girafes effectuent une migration saisonnière (mai et novembre) entre deux habitats: le Dallol Bosso et la région de Kouré, à l'exception d'un groupe qui migre dans une région plus au nord (Fandou) durant la saison des pluies, entre juin et octobre (Le Pendu et Ciofolo, 1999; Ciofolo et Le Pendu, 2002). Le domaine vital individuel des girafes du Niger serait en moyenne d'environ 40 km<sup>2</sup> en saison des pluies (Le Pendu et Ciofolo, 1999).

Du fait de la haute densité d'habitants et des activités agricole et pastorale intensives, les autorités se questionnent sur le devenir de cette population. Les girafes vivent à proximité de nombreuses routes et villages. Elles sont donc en contacts permanents avec les populations locales, que se soit avec les cultivateurs dans leurs champs, les éleveurs qui font paître leur

troupeau lors de la transhumance, les paysans qui se déplacent entre les villages (Ciofolo, 1995; Le Pendu et Ciofolo, 1999) et la croissante présence de touristes. La présence de routes principales (goudronnées) ou secondaires (latérites) dans la zone augmente les possibilités de contacts. De plus, la présence humaine et les perturbations qui lui sont associées risquent d'augmenter avec le temps en raison d'une croissance démographique locale des plus élevées au monde : 3,6% à 5,4 % (Nouhou, 2005). Selon les observations effectuées par Le Pendu et Ciofolo (1999), les girafes n'abîment pas les cultures et ne montrent pas de conflits avec l'activité pastorale. Les cultivateurs rapportent toutefois des dommages aux cultures d'haricots et manguiers (Leroy *et al.*, 2009) et récemment Suraud (2011) montre des signes de la présence de girafes, la nuit, prêt des greniers à grains. La dégradation et la fragmentation de l'habitat augmentent avec la croissance démographique. Une diminution de 68% de la végétation a été observée entre 1975 et 2002 (Nouhou, 2005). Ceci a pour conséquence d'augmenter la fréquence de rencontre entre girafes et humains. Il serait donc utile de comprendre la réponse des girafes à cette croissante présence humaine.

## I.7 Objectif

L'objectif de ce mémoire est de mieux comprendre l'implication de la variation interindividuelle de la sensibilité girafes envers les humains (mesuré ici avec la distance de fuite) dans la distribution des individus dans un milieu hautement perturbé et occupé par l'humain. La réaction des girafes à l'approche humaine n'est pas beaucoup documentée à l'exception d'Hediger (1964) qui rapporte des distances de fuite variant entre 200 pas et 150 verges en fonction des conditions. La situation des girafes du Niger se prête bien à une telle étude car les individus girafes sont facilement identifiables grâce au patron de taches particulier à chaque individu (Foster, 1966). Dans la zone girafes, l'habitat relativement ouvert permet de mesurer facilement la distance de fuite des individus. Dans un premier temps, nous avons vérifié, à l'aide de modèles mixtes linéaires, la présence de différences interindividuelles et de constance intra-individuelle dans la distance de fuite chez les girafes du Niger considérant les autres facteurs pouvant l'influencer (taille du groupe, présence de jeunes dans le groupe, distance d'alerte, statut reproducteur, proximité humaine, habitat, âge

et le sexe). Dans un deuxième temps, toujours à l'aide de modèles mixtes linéaires, nous avons vérifié si la proximité des zones fréquentées par les humains (distance des villages et routes) était associée à la variation interindividuelle de la distance de fuite en considérant d'autres facteurs individuels tel que le sexe, l'âge, le statut reproducteur et environnementaux (présence de jeunes dans le groupe et taille du groupe).

# CHAPITRE I: INDIVIDUAL FLIGHT INITIATION DISTANCE PROFILE IS RELATED TO HABITAT CHARACTERISTICS IN GIRAFFES LIVING IN A HUMAN DISTURBED HABITAT

Vincent Lefebvre-Auger, Caroline Grou, Jean-Patrick Surraud, Hervé Fritz and Denis Réale

En préparation pour le journal Animal Conservation

## 1.1 Abstract

We Assess individual differences in the response of wildlife to human disturbances, by estimating the consistency of individual differences in flight response to human approach in a wild giraffe population occupying a highly human-disturbed landscape and evaluating its relationship with habitat use as a function of levels of human disturbance. We first measured repeatability of flight initiation distance (FID) in the West African Giraffe (*Giraffa camelopardalis peralta*) in Niger in 2006 and 2008, controlling for intrinsic and environmental effects. We then calculated the distances between giraffe GPS locations measured over a 4 year period and the closest roads and villages. Using the mean FID by individual ( $FID_m$ ) as an index of fear of humans, we tested if the  $FID_m$  could explain the variation in individual distribution in relation with human proximity. After correcting for age, sex and alert distance effects, individual consistency in FID was lower between years ( $r = 0.22$ ) than within each year ( $r = 0.45$  for 2006 and  $r = 0.43$  for 2008). Nonetheless, using data from 2006,  $FID_m$  explained a significant part of variation in the distribution of female giraffes in relation to human presence (distance to nearest road and village), after correcting for the presence of young and group size. Individual consistent differences in fear of humans affects the distribution and habitat choice of giraffes in a human-disturbed landscape. These differences may have a potential impact on the future evolutionary changes if the giraffe population. These results highlight the need to take into account the individual dimension in human-wildlife interactions in wildlife management and conservation.

Keywords *Giraffa camelopardalis peralta*, flight initiation distance, consistency, inter-individual variation, personality, human disturbance, distribution



## 1.2 Introduction

With the continuously increasing human population worldwide, human interactions with wild animals are becoming more and more inevitable. Through urbanization, agriculture, recreational or tourist activities, humans can have both direct and indirect impacts on wildlife. Impacts can be life threatening as road kills (Forman and Alexander, 1998) or affect several facets of animal behaviour or life history, like migration (Mahoney and Schaefer, 2002), reproduction (Nellemann *et al.*, 2003) or foraging (White Jr, Kendall and Picton, 1999). Variation between individuals of the same population is often seen in response to human presence or disturbance (Olson, Gilbert and Squibb, 1997; Schaefer and Mahoney, 2007). These differences in sensitivity to humans could be attributed to effects such as gender, age, physical or reproductive states or could also result from life-history or genetic differences. Individuals could also react differently to anthropogenic disturbance according to their personality which can be defined as individual differences in behaviour that are consistent across time and situations (Réale *et al.*, 2007; Sih *et al.*, 2010).

Behavioural ecologists consider that animal conservation could benefit from a better understanding of the implications of individual consistent differences in behaviour on different aspects of conservation such as reintroduction and human disturbance (McDougall *et al.*, 2006; Carrete and Tella, 2010). Individual consistent differences (ICD) in aggressiveness, exploration or willingness to take risk could affect their abilities to cope with human presence. For example, consistent differences between individuals in exploration and docility affect the distribution of chipmunks (*Tamias striatus*) in relation with the degree of human presence (Martin and Réale, 2008a). Another study (Carrete and Tella, 2010) showed that burrowing Owls (*Athene cunicularia*) individual susceptibility toward humans measured by flight initiation distance explained nests distribution in this species; individuals more sensitive to the presence of human avoided the more disturbed areas.

By influencing distribution or habitat use, ICD could affect important aspects of the ecology of a wild species, such as the reduction of long-term energetic gain (White Jr, Kendall and

Picton, 1999), population dynamics and evolution in human disturbed area. For example less tolerant individuals may avoid higher quality habitats if humans are occupying them. As a result there could be some selection towards an increase in tolerance in the population leading to increasing human-wildlife conflicts. Ultimately these differences will have consequences on the conservation of wild animal populations confronted to human-disturbed habitats.

Many tools have been used to assess the impact of anthropogenic stressors (Tarlow and Blumstein, 2007). One of them is the flight initiation distance (FID), the distance at which an animal starts fleeing when approached by a human. FID is considered an index of animal fearfulness or willingness to take risk toward a potential threat or predator (Ydenberg and Dill, 1986; Frid and Dill, 2002; Blumstein, 2006), and has thus been proposed as a tool in wildlife conservation to estimate wildlife disturbance by humans (Carney and Sydeman, 1999; Tarlow and Blumstein, 2007), to set up set-back distances (Rodgers and Smith, 1995), and to define buffer zones (Fernandez-Juricic *et al.*, 2005). FID has received a great deal of interest for factors that could affect it (see Stankowich and Blumstein, 2005; Stankowich, 2008). This index has also been compared between species (Blumstein *et al.*, 2005) and populations (Martínez-Abraín *et al.*, 2008). Individual variation in FID starts to receive some interests, studies having found contradictory results (i.e. no repeatability: Runyan and Blumstein, 2004; high repeatability: Recarte, Vincent and Hewison, 1998; Kilgour, Melville and Greenwood, 2006; Carrete and Tella, 2010). Individual consistency in fearfulness measured by FID could affect the distribution and habitat use of individuals in a highly human-disturbed habitat (Martin and Réale, 2008a; Carrete and Tella, 2010) and individual variation in urban invasiveness (Carrete and Tella, 2011).

Here we test if individual differences in fear of humans (i.e. FID) in the last population of free-roaming West African giraffe (*Giraffa camelopardalis peralta*) in Niger could explain individual difference in spatial distribution in relation to human presence. Over the last 20 years, that population experienced constant contacts with local populations (Ciofolo, 1995; Le Pendu and Ciofolo, 1999) and increasing number of interactions with tourists. In the meantime, the area covered by the tiger bush, the giraffes' most favourable habitat, has

decreased considerably as a result of wood exploitation and desertification (Nouhou, 2005; Leroy *et al.*, 2009). This situation has led to an increasing number of human-giraffes conflicts (Leroy *et al.*, 2009). We first estimate the repeatability of FID based on repeated FID tests on 111 giraffes during the summer 2006 and 2008. We also obtained 1533 GPS locations of giraffes between 2006 and 2009, and test if individual fearfulness to humans was positively related to distance from the roads or villages. The question of the link between FID and distances to human sources of disturbance could be interpreted in two ways. First, one can assume that a giraffe will react strongly to the approach of a human observer when in a risky situation. In this case, we can expect that a single FID measure will be affected by the location of the giraffe relative to the source of disturbance during the test. Alternatively, one can assume that giraffes with different intrinsic fear levels will vary in the extent they avoid the sources of human disturbance. In this case, we should expect a positive relationship between the average FID value of an individual (when FID is repeatable) and the distance at which we observed the individual giraffe from the source of disturbance.

## 1.3 Methods

### 1.3.1 Study site and population

The Niger's giraffe population (*Giraffa camelopardalis peralta*) is the last free-roaming population in all of West Africa (Ciofolo, 1995; Caister, Shields and Gosser, 2003). The number of giraffes and its distribution has greatly diminished in the 19th century due mostly to habitat loss and excessive hunting (Ciofolo, 1995). Furthermore, these giraffes were subject to poaching until 2000 despite measures taken by the government of Niger (Le Pendu, Ciofolo and Gosser, 2000; Caister, Shields and Gosser, 2003). However, conservation measures taken during the 1990s have allowed the population to recover. As a result the population has increased from 63 individuals in 1996 (Le Pendu and Ciofolo, 1999) to 188 in 2009, at the maximum rate of increase possible for a mammal of this size (Suraud 2011). Nonetheless, these giraffes experience constant disturbances by humans caused by the high density of local populations and the recent developments in tourism (Ciofolo, 1995; Le Pendu and Ciofolo, 1999; Leroy et al., 2009). This small population is the last representative of the sub-species *peralta*, and *G. camelopardalis peralta* is now listed as endangered by the IUCN (IUCN, 2011).

The study area (13° N, 002° E) covers about 900 km<sup>2</sup> (Nouhou, 2005) and contains no natural predators of the giraffes. Within this zone, giraffes undergo a seasonal migration between two habitats: the Dallol Bosso and the region of Kouré or Fandou (Le Pendu and Ciofolo, 1999; Ciofolo and Le Pendu, 2002). During the dry season, between October and May, giraffes are mostly found in the Dallol Bosso area. Because of the presence of waterholes all year round in this area, the Dallol Bosso is also characterised by important agricultural activities, i.e. millet (*Pennisetum glaucum*), cowpea (*Vigna unguiculata*), mango (*Mangifera indica*), doum palms (*Hyphaene thebaïca*) and cassava (*Manihot esculenta*). During the rainy season between June and September, giraffes migrate to the West in the region of Kouré or to the North-West at Fandou, both of these areas are characterized by a vegetation structure known

as the tiger bush, so named because the alternation of vegetation and soil on satellite images resembles a tiger's coat (Ciofolo, 1995; Le Pendu and Ciofolo, 1999).

### 1.3.2 Data collection

We conducted FID tests from June 7<sup>th</sup> to July 21<sup>st</sup> 2006 and from July 3<sup>rd</sup> to August 19<sup>th</sup> 2008. We located giraffes from a car or motorcycle, with the help of a guide from the Association for the Valorization of Ecotourism in Niger (AVEN). West African giraffes are characterized by a fusion-fission type of social organization, and therefore groups are unstable and change very regularly (Le Pendu, Ciofolo and Gosser, 2000). For the purpose of this study, giraffes within 100 m of each other were considered to belong to the same group (Bryan and Darren, 2009). Individuals were identified using a photo-identification method based on individual unique coat patterns (Foster, 1966). We noted the number of individuals as well as the sex and the age class of every group member. The individuals were classified in four age categories: newborns (< 6 months), juveniles (6-18 months), sub-adults (18 months-4 years), and adults (> 4 years) (Le Pendu and Ciofolo, 1999). We also noted the structure of the habitat used by the giraffes (open vs. closed habitat), depending of the density of the vegetation. We finally noted when females were gestating or when they were accompanied by a calf.

### 1.3.3 Flight initiation distance

We then randomly selected a focal subject among the group members, to avoid always choosing individuals at the periphery or at center of the group. One of us (V. L-A.) then started the approach at a distance  $\geq 60$  m from the focal individual to minimize the effect of the starting distance on FID (Blumstein, 2003). The subject was approached by walking at a slow and steady pace of 1 m/sec. The distances between the observer and the focal individual were measured with a Leica DISTO<sup>TM</sup> A3 telemeter, with a precision of 3 mm for 100 m



distance. In the absence of flight response we stopped the approach at 4 m from the focal individual (except one case at 3.85 m). In 2006, we first noted the distance at which the giraffe glanced or stared in the direction of the observer, which corresponded to the alert distance (AD hereafter). The observer then kept approaching the giraffe until it fled and noted the FID at which the giraffe started to move away from him. In 2008, flags were dropped at starting point, AD and FID and distances measured afterward. The tests were carried out in the morning (between 7:30 a.m. and 12:00 p.m.) and in the afternoon (12:00 p.m. to 6:30 p.m.). We only ran tests on giraffes that were foraging. A period of 24 hours minimum was observed between two successive tests (mean of 10 days within the same year) on the same individual. In total 243 tests on 111 individuals (160 on 88 individuals in 2006 and 84 on 65 in 2008) were performed (mean number of tests per giraffe = 2; range = 1-7).

#### 1.3.4 Distance to road and village

Group locations were collected with a GPS (Garmin Rino 120) at the center of the group after the FID test was executed although the center was noted at first encounter with the group. We also considered group locations (in which each individual was identified) from yearly censuses (June to September 2007, 2008 and 2009). A total of 1533 locations was collected (mean of 14 by individuals; range = 2-32). We chose to use group location instead of individual location because individuals are constantly moving and most of them change location after a FID test and for the possibility of using census data. We calculated the distance from the group to the nearest village and road using ArcGIS 9.3. We also measured the distance to the principal and only paved road in the giraffe area (where most of the traffic occurs) and the distance to the nearest road including paved and secondary lateritic roads. Landscape data (roads and villages) were collected using GPS in the field and matched with Google earth satellite imagery and compared with other cartographic data (Nouhou, 2005).

### 1.3.5 Analyses

The FID and AD data were log<sub>10</sub>-transformed to normalize the distribution of their residuals (Shapiro-Wilk), and the homoscedasticity of the residuals was established with the examination of their distribution (Fry, 1993). The distance to paved and nearest road was square-root transformed for the same reason. We used linear mixed-effect models, with individual identities as a random effect (Réale et al., 2007; Carrete and Tella, 2010) to assess individual consistency in FID. Few newborns were tested so we combined newborns and juveniles in the same category (referred to as young thereafter). The affiliation of the young to the mother was impossible in most cases and prevented us from comparing females with and without an offspring in our analyses. We thus included the effect of young in the group on the FID of the focal giraffe. We included the following fixed effects in the model: sex, age, habitat structure (open or closed), alert distance, group size, the presence of young in the group, reproductive state (female gestating or not), date (number of days since first test), time of day (am vs. pm), year and their two-way interactions. The advantage of using the linear mixed-effect models is that it compensates for the effects of imbalance in the distribution of samples amongst factors (Pinheiro and Bates, 2000; Schafer and Yucel, 2002). The significance of random effects (individual effect) was assessed by using a likelihood ratio test (exactLRT) between the two models, with and without the random effect, and the significance of the fixed effects was evaluated by using the 95% confidence intervals (C.I.) from Markov chain Monte Carlo (MCMC) imputations (Schafer and Yucel, 2002). Significance is obtained ( $\alpha = 0.05$ ) when the intervals obtained in the model (coefficient  $\pm$  S.E.) and with 5000 imputations (95% C.I. lower and upper) did not include 0. Consistency was estimated by the repeatability of FID, the proportion of total variance that was caused by individual differences (i.e. individual variance), once the fixed effects were taken into account (Réale, 2007; Carrete and Tella, 2010). All statistics were performed using R 2.12.0 (R Development Core Team, 2011).

We also assessed the possible impact of the distance to the paved road, nearest road and nearest village on FID by comparing two models with FID as the independent variable and

the individual mean distance (to road, paved road or village) and the deviation of each measure around that mean as fixed effects (van de Pol and Wright, 2009). In the first model we included the individual identities (ID) as a random effect (random intercept). In the second model we added, to the individual identities, the interaction between ID and the deviation of each measure around the mean distance to road and to the village (i.e. random slope and intercept). We then compared the two models using a likelihood ratio test.

We then assessed the impact of inter-individual variation in FID on the spatial distribution of the giraffes in relation to human disturbances. For this we ran different models with the distance to the paved road, to the nearest road, and to the nearest village as a function of the average FID value per individual ( $FID_m$ ) as a measure of fear of humans as a fixed effect. We also included as fixed effects sex, age, habitat structure, group size, the presence of young in the group, reproductive state, date, time of day, and their two-way interactions. The models were analysed in the same way as the FID model. Tests were done with FID data for the years 2006 and 2008 together. We also ran the analyses using 2006 and 2008 separately since there were methodological changes for measuring FID between the two years (distances was measured during the approach in 2006 and after the approach in 2008).



## 1.4 Results

### 1.4.1 Flight Initiation Distance

FID varied from 3.85 to 51.23 m (mean  $\pm$  SE =  $18.75 \pm 9.61$  m), and Alert distance from 7.26 to 197.44 m (mean  $\pm$  SE =  $38.39 \pm 31.15$ ). When 2006 and 2008 were put together, FID showed relatively low repeatability ( $r = 0.22$ ), after accounting for significant fixed effects, but individual effects were significant (LRT = 10.857,  $P < 0.001$ ). When the two years were analysed separately, FID showed higher repeatability ( $r = 0.45$  for 2006 and  $r = 0.43$  for 2008). After correcting for significant fixed effects, individual effects were significant in 2006 (LRT = 20.6559,  $P < 0.001$ ) and 2008 (LRT = 5.1787,  $P = 0.011$ ).

Alert distance (AD) was the only fixed effect that was significant in all the models (table 1.1). FID was strongly and positively correlated with AD (figure 1.1). Age was significant in the model for 2006-2008 together and 2006 alone, but not for 2008 alone (table 1.1). In the two positive cases, adults fled at a shorter distance than sub-adults and young, but the difference between sub-adults and young was not significantly different (figure 1.2). Sex was significant in 2008 and for years 2006-2008 together (table 1.1). Males fled at shorter distances than females (figure 1.3). In the model including data from year 2006-2008 together, FID was significantly lower in 2008 than in 2006 (table 1.1). Group size, reproductive state, presence of young in the group, date, habitat structure, time of day and their two-way interactions did not show any significant effect on the FID because their intervals obtained in lmer model (coefficient  $\pm$  S.E.) and MCMCsamp of 5000 imputations (95% C.I. lower and upper) included 0.

Table 1.1. Effects of extrinsic and intrinsic factors on flight initiation distance (FID) (log transformed) in West African giraffes. Mixed-model analysis was used with individual identity as a random effect. Fixed effects were alert distance (AD) (log transformed), sex, age, group size, habitat (open or closed), the presence of young, reproductive state (female gestating or not), date, year, time of day (am or pm) and their two-way interactions. Two-way interactions, group size, habitat, presence of young, gestating female, date and time of day were not significant and thus were rejected from the model. 95% confidence intervals were obtained running the MCMCsamp procedure posterior to running the model with the lmer procedure.

Models Fixed effects	Coefficient $\pm$ SE	95% C.I.	
		(lower)	(upper)
2006			
AGE <sup>a</sup> (sub-adult)	0.274 $\pm$ 0.097	0.105	0.469
AGE <sup>a</sup> (young)	0.251 $\pm$ 0.087	0.109	0.404
AD	0.651 $\pm$ 0.050	0.599	0.820
2008			
SEX <sup>b</sup>	-0.366 $\pm$ 0.119	-0.600	-0.151
AD	0.430 $\pm$ 0.090	0.251	0.613
2006-2008			
AGE <sup>a</sup> (sub-adult)	0.195 $\pm$ 0.088	0.041	0.356
AGE <sup>a</sup> (young)	0.193 $\pm$ 0.082	0.055	0.219
SEX <sup>b</sup>	-0.187 $\pm$ 0.062	-0.291	-0.077
YEAR <sup>c</sup>	-0.304 $\pm$ 0.066	-0.472	-0.196
AD	0.560 $\pm$ 0.049	0.481	0.680

Category of reference: a = adult; b = female; c = 2006.

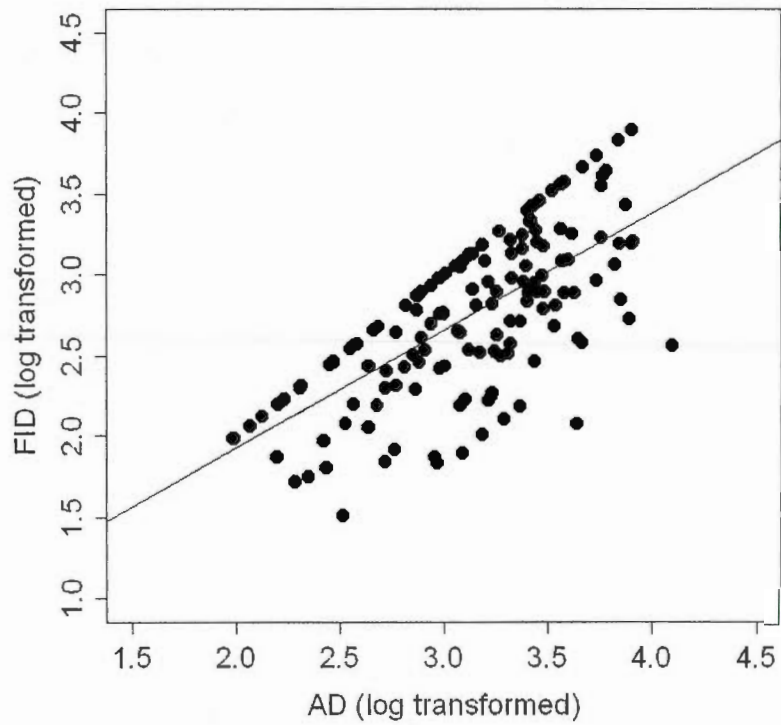


Figure 1.1. Positive relationship of the Alert Distance (AD) and Flight Initiation Distance (FID), log-transformed, in West African Giraffes (n=160). Data are from year 2006 model.

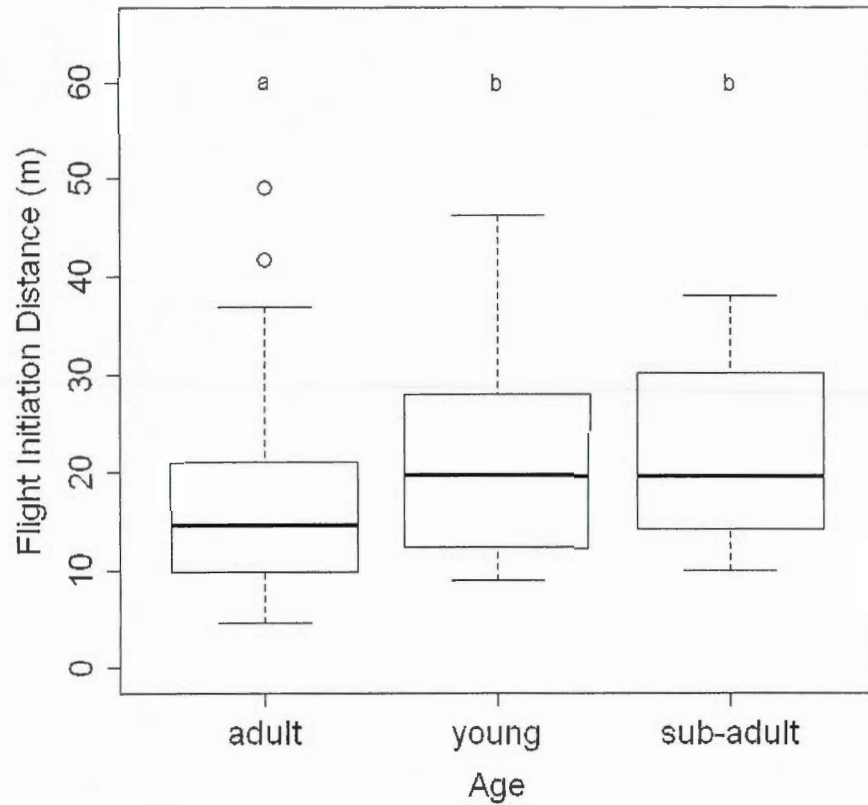


Figure 1.2. Effect of age on Flight Initiation Distance (FID) in West African Giraffes. Adult (n=118) showed shorter FID than sub-adult (n=26) and young (n=16). No differences were seen between the young and sub-adult. Data are from year 2006 model. Significant difference are represented by change in letter (a and b) and were estimated using 95% confidence intervals obtained running the MCMCsamp procedure posterior to running the model with the lmer procedure.

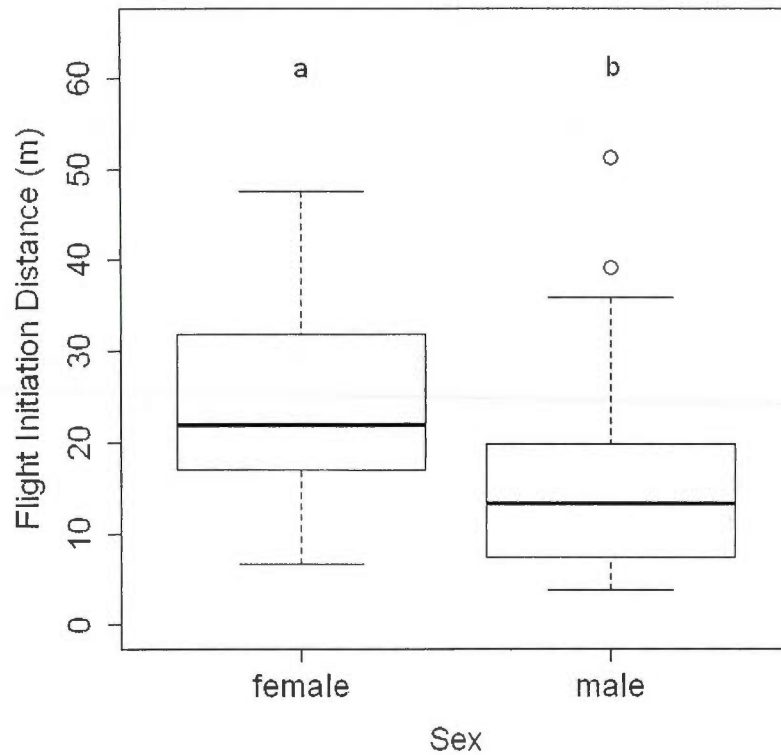


Figure 1.3. Effect of sex on Flight Initiation Distance (FID) in West African Giraffes. Males (n=27) showed shorter FID than females (n=57). Data are from year 2008 model. Significant differences are represented by change in letter (a and b) and were estimated using 95% confidence intervals obtained running the MCMCsamp procedure posterior to running the model with the lmer procedure.

#### 1.4.2 Impact of distance to road and village on FID

We could not detect any significant effect of distance to the paved road, and to the nearest road and village on FID. There was no significant differences between the model with individual identities as the only random effect (assuming identical slopes and different intercepts among individuals) and the model that assumed individual differences in both slope and intercepts (distance to the major paved road: LRT = 0.002; d.f. = 1; P = 0.999); nearest road: LRT = 0.489; d.f. = 1; P = 0.783; nearest village: LRT = 1.040; d.f. = 1; P = 0.595).

#### 1.4.3 Individual FID and distances from roads and village

Since FID was consistent and differed between individuals we used the average FID per individual ( $FID_m$ ) as an index of individual willingness to take risk (or fear) and included it as a fixed effect in the model for distance to the paved road, the nearest road and the nearest village. Since repeatability was lower using 2006-2008 together, we also tried the models using  $FID_m$  calculated from 2006 data alone. We used 2006 because sample size was larger than 2008 (160 tests on 88 individuals in 2006 and 84 tests on 65 individuals in 2008).

When  $FID_m$  was calculated with data from year 2006-2008 together,  $FID_m$  had no significant effect on the three indices of distance. The results hereafter are all using  $FID_m$  calculated with 2006 data only.

Distance to the main paved road varied between 7.10 m and 13476.00 m (mean  $\pm$  SE =  $2738.00 \pm 2773.66$  m). Distance to the nearest road (including secondary lateritic road) varied between 3.74 m and 13320.00 m (mean  $\pm$  SE =  $2281.01 \pm 2633.96$  m). The nearest village was located at a distance of 0.00 and 6177.00 m from the giraffe group (mean  $\pm$  SE =  $2906.00 \pm 1014.44$  m).

The distances to the three sources of human disturbance (i.e. the paved road, the nearest road and village) were all significantly affected by the sex, year and  $FID_m$ , and by the two-way interaction between  $FID_m$  and sex (table 1.2). Individuals who fled earlier stayed at longer distances from any human disturbance source. However the interaction between  $FID_m$  and sex revealed an effect of  $FID_m$  in females only (see figure 1.4 and table 1.3). Males stayed closer to the sources of disturbance than females. A lot of spatial heterogeneity was observed in the relation between  $FID_m$  and distance to road and village in both males and females (figure 1.4). Distances to the nearest road and village increased with years, and distance to the paved road declined between 2006 and 2009. The other two-way interactions were not significant and thus were rejected from the model.

We did the same model with females and males separately and only female showed positive relationship between  $FID_m$  and distance to nearest village, nearest road and paved road (figure 1.4 and table 1.3). Females also showed higher distances to paved and nearest road when one, or more, young giraffes were in the group (table 1.3). A negative relationship between group size and distance to the nearest village was also found (table 1.3). Two-way interactions, age, gestating female, date, and time of day were not significant and thus were rejected from the model.

Table 1.2. Effects of extrinsic and intrinsic factors on distance of nearest road, paved road (both square-root transformed) and villages in West African giraffes. Mixed-model analysis was used with individual identity as a random effect. Fixed effects were individual mean of flight initiation distance from 2006 data ( $FID_m$ ), sex, age, group size, the presence of young, reproductive state (female gestating or not) date, time of day (am or pm) and their two-way interactions. Two-way interactions except between  $FID_m$  and sex, age, group size, the presence of young, gestating female, date, and time of day were not significant and thus were rejected from the model. 95% confidence intervals were obtained running the MCMCsamp procedure posterior to running the model with the lmer procedure.

Models	Coefficient $\pm$ SE	95% C.I.	
		(lower)	(upper)
<b>Fixed effects</b>			
<b>Nearest road</b>			
$FID_m$	0.371 $\pm$ 0.208	0.023	0.716
SEX <sup>a</sup>	5.555 $\pm$ 2.859	0.819	10.248
YEAR <sup>b</sup>	10.645 $\pm$ 1.863	7.201	14.599
$FID_m$ :SEX <sup>a</sup>	-0.537 $\pm$ 0.314	-1.079	-0.002
<b>Paved road</b>			
$FID_m$	0.362 $\pm$ 0.204	0.017	0.718
SEX <sup>a</sup>	5.218 $\pm$ 2.814	0.497	10.059
YEAR <sup>b</sup>	-5.2157 $\pm$ 2.454	-10.362	-0.718
$FID_m$ :SEX <sup>a</sup>	-0.575 $\pm$ 0.307	-1.082	-0.029
<b>Nearest village</b>			
$FID_m$	12.325 $\pm$ 5.484	2.452	22.704
SEX <sup>a</sup>	119 $\pm$ 75.825	-20.337	257.889
YEAR <sup>b</sup>	256.37 $\pm$ 90.121	84.789	439.176
$FID_m$ :SEX <sup>a</sup>	-14.927 $\pm$ 8.309	-30.576	-0.027

Category of reference: a= female; b= 2006



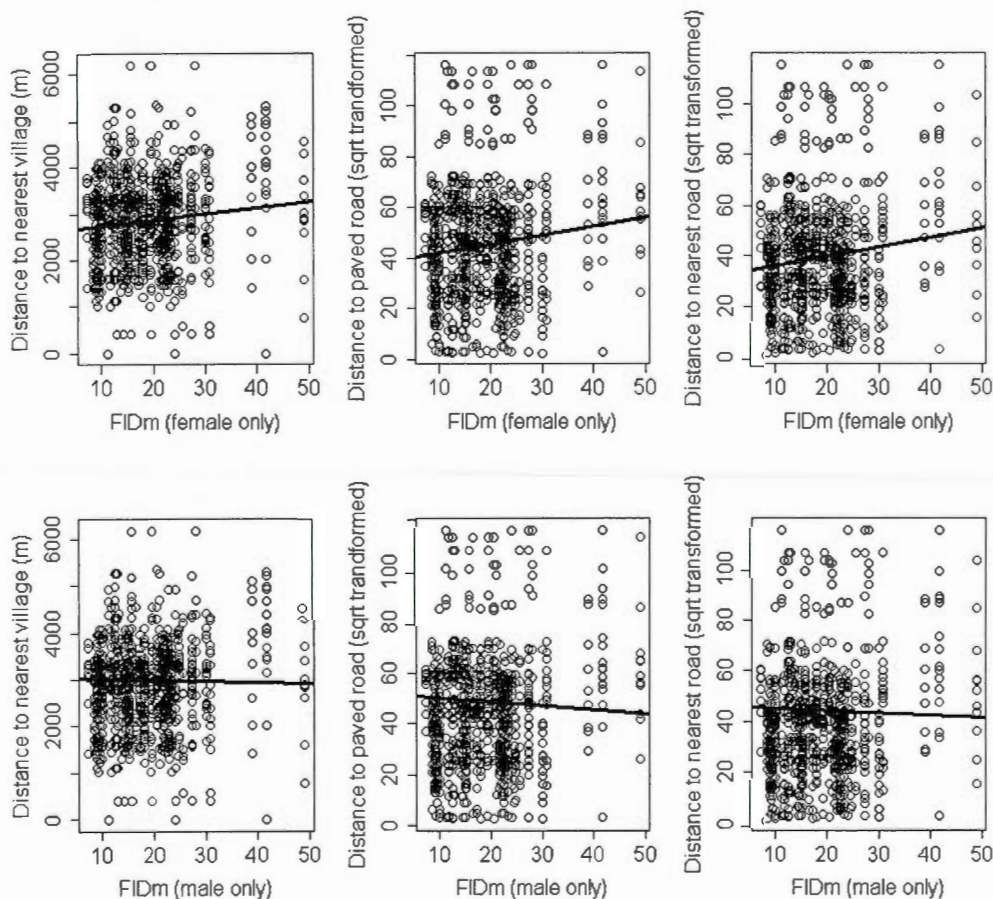


Figure 1.4. Relation between distance of nearest road, paved road (both square-root transformed), villages (respectively from left to right) and individual mean of flight initiation distance from 2006 data ( $FID_m$ ) in female (top) and male (bottom) West African giraffes. Mixed-model analysis was used with individual identity as a random effect. Significance of relationship (positive only in female) were estimated using 95% confidence intervals obtained running the MCMCsamp procedure posterior to running the model with the lmer procedure.

Table 1.3. Effects of extrinsic and intrinsic factors on distance of nearest road, paved road (both square-root transformed) and villages in female West African giraffes. Mixed-model analysis was used with individual identity as a random effect. Fixed effects were age, group size, the presence of young, reproductive state (female gestating or not), date, time of day (am vs. pm), individual mean flight initiation distance from 2006 data ( $FID_m$ ) and their two-way interactions. Two-way interactions age, gestating female, date, and time of day were not significant and thus were rejected from the model. 95% confidence intervals were obtained running the MCMCsamp procedure posterior to running the model with the lmer procedure.

Models	Coefficient $\pm$ SE	95% C.I.	
		(lower)	(upper)
Fixed effects			
Nearest road			
YEAR <sup>a</sup>	5.373 $\pm$ 2.063	1.340	9.534
Presence of young	5.152 $\pm$ 1.775	1.367	8.410
$FID_m$	0.386 $\pm$ 0.218	0.052	0.763
Paved road			
YEAR <sup>a</sup>	-5.62 $\pm$ 2.114	-9.69	-1.452
Presence of young	3.191 $\pm$ 1.84	-0.39	6.867
$FID_m$	0.376 $\pm$ 0.209	0.008	0.700
Nearest village			
YEAR <sup>a</sup>	248.225 $\pm$ 102.074	35.920	438.545
Group size	-13.749 $\pm$ 5.650	-24.383	-2.301
$FID_m$	12.186 $\pm$ 5.232	2.574	21.796

Category of reference: a = 2006

## 1.5 Discussion

### 1.5.1 Flight initiation distance

In this study we could detect both intrinsic and extrinsic effects on flight initiation distances in West African giraffes. The giraffes' flight response to human approach has not been documented extensively. Hediger (1964) reported FID varying around 137 m according to the conditions. Our results indicate that giraffes in the Niger population could show very small alert (as low as 7.26 m) and flight distances (as low as 3.85 m). This very low flight distance (i.e. high tolerance) may result from the absence of predators, and the low poaching pressures in that population during the last decades. Hunting has been shown to increase FID (Bender, Beyer and Haufler, 1999; De Boer et al., 2004), and animal populations that live in areas of high human density, where humans may no longer be associated with a threat, showed a reduction of their flight initiation distances (Stankowich and Blumstein, 2005; Martínez-Abraín et al., 2008; Stankowich, 2008). It thus appears that Niger giraffes have habituated to the constant presence of humans and frequent encounters and as a result show very low FID relative to other giraffe populations. This could explain FID being lower in 2008 than 2006 and could be due to a general habituation phenomena in response to growing tourism (Recarte, Vincent and Hewison, 1998) and the absence of predator.

Overall our results on flight initiation distances follow the predictions from the economic model of Ydenberg and Dill (1986), with vulnerability increasing FID in general. FID was positively correlated with alert distance, was affected by age (younger giraffes flew faster), sex (female flew faster) and varied between years (diminishing with time). We also detected a strong individual consistency in FID (repeatability higher than 0.40) within the same year.

### 1.5.2 Extrinsic effects

The decision to flee was strongly influenced by the moment at which the giraffe detected an approaching threat (alert distance), which supports results from previous studies on other species (Cardenas et al., 2005; Adams et al., 2006; Stankowich and Coss, 2006). The absence of individual consistency in AD was verified (result not shown) to ascertain its independence with FID and that AD was an extrinsic effects. Social factors did not seem to play a strong role on FID. We did not observe any significant effect of group size on FID, which confirms results from a previous study on ungulates (Stankowich and Coss, 2006), although this factor can vary from one situation to another (see Stankowich, 2008). This may be explained by differences in definition of a group. Groups of giraffes were defined by distances between individuals varying from 100 m to 1 km (Le Pendu et al., 2000; Cameron and Du Toit, 2005). Giraffes 1 km apart might not influence flight decisions as much as giraffe 50 m away. It's possible that 100 m (used in this research) is too wide to affect decision making.

The presence of young individuals in the group also did not affect flight initiation distances of individual giraffes. Louis and LeBerre (2000) noticed that the presence of juveniles in the group increased both AD and FID in alpine marmots (*Marmota marmota*). Ciuti et al. (2008) also showed that the presence of lambs in a group increased FID in bighorn sheep (*Ovis musimon*). It is possible that the presence of young does not affect vigilance or escape responses of the giraffe but rather that the presence of a female's own offspring could increase her flight response. However, we lacked the precise pedigree information to test this hypothesis.

### 1.5.3 Intrinsic effects

Male's shorter FID compared to females supported the prediction of the economic model that relates FID with vulnerability (Ydenberg and Dill, 1986). Females may feel more vulnerable

or at higher risk due to sexual size dimorphism, male being larger than female (Dagg and Foster, 1976). We observed that males tend to flee at shorter distance than females. Sexual selection toward bolder males could have favoured smaller FID in males (Godin and Dugatkin, 1996). That would support Cooper and Frederick's (2007) model in which males could lower their FID to increase potential fitness benefit. In other species, factors such as territoriality or dominance could shorten male FID. Stankowich and Coss (2006) observed such an effect in Columbian black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). Often females showed greater FID than males in ungulate species (Stankowich, 2008).

Ydenberg and Dill's model (1986) predicts that young are more vulnerable to predation and thus should show the longest FID, followed by sub-adults and by adults. This was the case in our study, even though sub-adults and young did not differ significantly in their FID. Height and body size might be an important factor affecting flight response as smaller individuals are more vulnerable to predation or can be surprised more often by the observer than tall, adult individuals. Moreover, young and sub-adults could also show longer FID because they lack the experience and habituation of adult giraffes to humans. Alternatively, following Cooper and Frederick's (2007) optimality model, adults could reduce their FID to gain fitness benefits, such as mating opportunities that younger giraffes do not have yet. The lack of effect in 2008 is possibly due to a small number of young ( $n=7$ ) and sub-adults ( $n=8$ ) compared to adults ( $n=69$ ) (respectively, 26, 16 and 118 in 2006); the effect may thus have been hidden by the information on adults.

#### 1.5.4 Individual Consistency

Individual consistency in anti-predator decisions (Runyan and Blumstein, 2004) or in reaction to human disturbance (Martin and Réale, 2008a; Carrete and Tella, 2010) has rarely been tested. We found strong repeatability of FID within the same year, once the effects of age, sex and alert distance were removed. These results are consistent with Carrete and Tella (2010) but not with those obtained by Runyan and Blumstein (2004), who could not find any



individual consistency in FID, in yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). However, these authors observed a significant effect of individual ID on habituation to FID tests. Given that in our study relatively few individuals were tested more than twice, we could not test inter-individual variation in habituation, although we saw lower FID in 2008 that could suggest that individuals did habituate to the tests. Nevertheless, our results suggest that there is an individual component on the giraffes' flight decisions following a threat. These individual differences seem to be maintained over the course of a summer and to a lower extent on a longer-term of two years, and could be explained by heritable differences in fearfulness (Boake, 1989), by maternal effects (Mousseau and Fox, 1998), by early and permanent environment effects, or by differences in personal experience. For example, the level of fear of an individual can depend on the hormonal environment it experiences during embryonic development, or could be influenced by its mother's own reaction towards humans. Alternatively, an individual's state (i.e. its body condition, its ability to escape, or its own experience) may affect its flight decisions in a durable way. The diminution of repeatability with longer time intervals is in agreement with results of the review by Bell *et al.* (2009), who observed more consistent behaviour over a short period of time compared to longer intervals between observations. With more time, more possible factors could affect decision making. For example, stressful experience could modify flight decision negatively. For example some giraffes may have experienced at some point of their life a conflicting situation with humans (e.g. being chased or armed by local farmer or a car) and may then be more vigilant and flee earlier in the presence of humans at proximity. The absence of such negative stimuli could influence some individuals to let tourists get closer without incident. We could particularly assume that in this context, the least fearful individuals that easily approach human populated areas may increase their chance to experience conflicting situations with humans, which in turn may create negative feedback loops with an increase in fearfulness following a bad experience. This would result in a decrease in repeatability with time. Change in body condition and reproductive state could also affect the decision to flee. The low number of FID tests by individuals in 2008 (mean = 1.3 tests by individuals) could be responsible for a lower repeatability estimate. The methodological change in FID measurements between the two years (while approaching in 2006 and afterwards in 2008) could have affected repeatability.

### 1.5.5 Fearfulness, sex, and the avoidance of human sources of disturbance

We did not see any effect of the distance to paved road, nearest road and villages on FID. We could thus assume that it is not the current situation or environment during a FID test that affects the flight reaction of an individual, but rather to its individualistic response with regard to levels of fear of humans.

No effect of mean individual flight initiation distance ( $FID_m$ ) was seen on distance to the road and villages using FID data from both years (2006 and 2008). This is possibly related to its lower repeatability and could have been caused by large variation among individuals between years. Nonetheless, using  $FID_m$  from 2006 only, we observed an interestingly significant effect of willingness to take risk (or fearfulness) on the spatial distribution of female giraffes in relation to human sources of disturbance. Our measure of fearfulness appeared to be related to a greater avoidance of highly frequented roads and villages, in females only. This could suggest that females are more consistent in their behaviour than males. Flight initiation distance repeatability was higher in females when we tried FID model separately for each sex (female  $r=0.49$  in 2006,  $0.63$  in 2008 and  $0.24$  for 2006 and 2008 together; male  $r=0.41$ ,  $0.26$  and  $0.21$  respectively). Differences in behavior consistency between the sexes has been reported in other studies (Bell, Hankison and Laskowski, 2009; Schuett and Dall, 2009). However the difference between the sexes has generally been found to be in the opposite way, males being more consistent than females.

Although the presence of young in the group did not seem to affect female flight decision, the presence of young seems to be related to females staying further away from roads but not villages. Possibly, roads represent bigger threats (more deadly) for female giraffes and their young than villages. Lower car traffic was observed in or around villages and tends to be limited to the main paved or secondary roads (V. L.-A. personal observations).

Our results support previous observations (Martin and Réale, 2008a; Carrete and Tella, 2010) and suggest a non-random distribution of individuals in relation to their susceptibility toward human disturbance. The latter authors also observed that inter-individual variation in FID in birds was related to their urban invasiveness (Carrete and Tella, 2011). Boldness and



superficial exploration have been found to be positively related to one another (Fraser *et al.*, 2001) and could explain why individuals with small FID approach human sources of disturbance more than individuals with a high FID.

A lot of heterogeneity was seen in spatial distribution in both male and female giraffes regarding proximity to human presence (see figure 1.4). It means that although female giraffes are less willing to take risks (or more afraid of human) (see figure 1.3) and usually stay further from roads and villages they still venture near it. That means that giraffe globally use the same habitat but differ in their tendency to avoid great proximity to these human infrastructures. We could explain that by the social constraints with giraffe's being a social species with a fusion-fission group system that put constraints on individuals. A giraffe would need to follow the group if it does not want to be left alone in its personal choice of habitat, being constrained to approach and to stay near human infrastructures. Leadership in fusion-fission grouping is rarely 100 % (Fischhoff *et al.*, 2007; Lewis, Wartzok and Heithaus, 2011) and that could explain why we did not find contrasting results. Habitat fragmentation and low availability of good habitat, caused by major reduction of the tiger bush (Nouhou, 2005) and a growing human population in the region (Leroy *et al.*, 2009), could constrain individuals to stay in the same core area, limiting detection of inter-individual differences in habitat selection (see distribution map annexe 1). In the same way, the lack of relationship in males could be explained by a differential preference to certain resources, like food (Caister, Shields and Gosser, 2003) linked with differential distribution of this resource, affecting their distribution and habitat selection. Caister, Shields and Gosser (2003) found that lactating females preferred different habitats than males and non-nursing females during the dry season. They also observed that females with young tended to choose plant species with lower tannin. Lacking information on micro-habitat data, we could not test this alternative hypothesis. We used group localization instead of individuals and had a limited number of data in time (few daily data per individual). With more individual GPS localizations we could have benefited from finer information, but we still found an effect that goes with our predictions. A GPS collars project was tried but was not successful (Suraud, 2011).

Our results suggest that the presence of individual differences in willingness to take risk affects the spatial distribution of individuals in a human-disturbed habitat, at least in females. That could have serious short- and long-term consequences for the conservation of an endangered population. On the one hand, individuals differing in their degree of avoidance of human disturbance may also occupy habitats of different quality and thus experience different feeding opportunities (Olson and Gilbert, 1994; Olson, Gilbert and Squibb, 1997), long-term energy gain (White Jr, Kendall and Picton, 1999), reproductive success (Müllner, Linsenmair and Wikelski, 2004) and survival (Mattson, Blanchard and Knight, 1992). On the other hand, in a highly fragmented habitat where animals are constrained to use the habitat left, individuals with a high fearfulness may be disturbed more often and be affected in their time and energetic budget, which in turn will affect their fitness. Furthermore, an absence of flight reaction does not guarantee that humans do not harm the animal. For example, in response to a stressful situation individuals increase levels of corticosteroid hormones (Romero and Wikelski, 2002), and fearful individuals may be those with the highest cortisol release (Koolhaas *et al.*, 1999). High cortisol level can lead to different pathologies and affect vulnerability towards diseases (Koolhaas *et al.*, 1999). These impacts can translate into demographic changes with important consequences on the maintenance of the population over the long term, especially when the population is small. Over a longer-term, lower fitness in highly fearful individuals may select for an increase in boldness in the population. As a result, giraffes may increase the frequency of their visits to areas of economic importance for humans (e.g. agricultural fields or seed storage place near villages) and thus increase the frequency of conflict between humans and giraffes. Once again this may affect the demography of the population. Another source of indirect change in the population is related to the association between fearfulness and life history strategies. In many species bold aggressive individuals are generally also fast living individuals with reproduction concentrated over a short time (Biro and Stamps, 2008; Réale *et al.*, 2010). Thus any selection pressure favoring high boldness may lead to evolutionary changes towards a faster pace-of-life in the population. Such response to selection may also reduce the genetic diversity of the population and thus its adaptative potential in face of future environmental changes. This situation is particularly alarming in the current perspective of fast growing

levels of human disturbance (tourism, destruction of habitat for agriculture) and climate change (Smith *et al.*, 2001).

The inter-individual consistency in FID suggests that this trait has the potential to evolve following a change in selection pressures related to a change in the predator community or in the disturbance by humans. It also indicates that, in the same way as species differ in their sensitivity to humans (Fernandez-Juricic *et al.*, 2005), some individuals are intrinsically more sensitive to human disturbance than others. This factor may have important consequences on how disturbances affect the distribution, habitat use, accessibility to resources, dynamics and evolution of a wild animal population and should be considered in wildlife management. For example the more sensitive individuals could be used when calculating buffer zone or set-back distances (Rodgers and Smith, 1995). In the giraffe's case, tourists could approach more or less depending on the sensitivity of the individuals facing them.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans cette étude, nous voulions d'abord vérifier la présence de différences interindividuelles constantes dans la distance de fuite, utilisée ici comme un indice de peur ou de tolérance à la présence humaine. Nous avons ensuite comme objectif de mesurer l'impact de ces différences individuelles sur la distribution spatiale et l'utilisation de l'habitat dans un milieu fortement perturbé par l'humain. Nous avons pu réaliser cela au Niger sur les individus de la dernière et petite ( $n < 200$ ) population sauvage de girafes de la sous-espèce *peralta* (Hassanin *et al.*, 2007). Ceci représentait une occasion unique car l'aire de répartition de cette population comprend de nombreux villages, plusieurs routes ainsi qu'une présence croissante de touristes, ce qui en fait une population aux prises avec de constants contacts avec les humains. De plus, la destruction grandissante de leur habitat (Nouhou, 2005) semble accroître le nombre de conflits entre girafes et agriculteurs (Suraud, 2001). Les agriculteurs ont commencé à se plaindre que les girafes mangent dans leurs greniers à grains (Suraud, 2011).

Durant mon projet de maîtrise, nous voulions également caractériser le micro-habitat utilisé par les girafes afin de tester l'hypothèse alternative d'une sélection de sites et une utilisation de l'espace prédominés par d'autres facteurs, comme la composition des espèces végétales (Caister, Shields et Gosser, 2003) ou la localisation des mares d'eau (Julian, 2009). Malheureusement nous n'avons pu récolter les données nécessaires afin de vérifier cette hypothèse. Durant l'hiver avant notre période de terrain, des diplomates Canadiens ont été enlevés au Niger, suivi par d'autres enlèvements de touristes au début du printemps. Le ministère des affaires étrangères du Canada a émis des avertissements et recommandé aux Canadiens d'éviter tout voyage au Niger. Le ministère de l'éducation et l'Université du Québec à Montréal nous a donc interdit d'y aller craignant pour notre sécurité. Un coup d'état et le renversement du gouvernement a suivi à l'automne, ce qui a fait perdurer les avertissements du ministère des affaires étrangères. Tout cela nous a empêché d'aller sur le terrain pour récolter plus de données de distance de fuite, de localisations précise de individus dans l'environnement et surtout des données sur la caractéristiques du micro-habitat sur l'ensemble de l'aire de répartition des girafes. Des données sur la répartition des différentes

espèces végétales, mare d'eau et topographie. Avec un échantillonnage exhaustif des caractéristiques du micro-habitat, plus de localisations de chaque individu, il aurait été possible de mieux cerner les différents facteurs qui régissent la distribution et l'utilisation de l'habitat chez les girafes du Niger. Nous aurions pu, par la suite, faire des prédictions d'occupation du territoire et cerner certains aspects cruciaux pour la préservation dans le futur de cette population et ainsi faire des recommandations précises pour les organismes sur place. L'utilisation de colliers GPS, qui serait un outil potentiellement très utile, a été tentée par Suraud (2011) mais les girafes n'ont pas bien supporté les colliers et ils ont été retirés assez rapidement. De plus, cette méthode reste coûteuse et nécessite une équipe spécialisée. Il serait intéressant d'ajouter ces données à celles de notre étude, malgré le fait qu'elles portent sur un nombre restreint d'individus femelles durant la saison sèche.

Nonobstant, par des mesures répétées dans le temps, nous avons observé que les individus différaient de façon constante dans leurs distances de fuite et que cela expliquait leur distribution en relation avec la présence humaine dans leur habitat, du moins chez les femelles. Donc simplement dit, les girafes plus « craintives » évitent les zones peuplées (village et routes) et vice versa. L'absence de cette relation chez les mâles pourrait être camouflée par des facteurs qui prédomineraient dans la sélection de sites, tels que la disponibilité des ressources alimentaires (Caister, Shields et Gosser, 2003). Ceci pourrait toutefois avoir un impact écologique. Par exemple, les mâles semblent favoriser certaines espèces de plantes de façon constante (Caister, Shields et Gosser, 2003). Si la localisation de ces plantes est à la proximité d'une forte présence humaine, les individus doivent faire face à une situation stressante, le stress encouru pourrait affecter leur santé et leur susceptibilité aux maladies, via certains effets physiologiques ou hormonaux (Koolhaas et al., 1999; Romero et Wikelski, 2002). Une possibilité serait de prélever régulièrement de fèces de girafes et d'en analyser les contenus en glucocorticoïdes (Creel *et al.*, 2002).

Les girafes diffèrent dans leur réaction face à l'approche humaine, ce qui pourrait laisser penser que certains individus pourraient être affectés davantage que d'autres. Cela pourrait créer une pression de sélection directionnelle, spécialement dans un contexte de perturbations

anthropiques croissantes et alors affecter l'évolution de cette population ou d'autres présentant une situation similaire. Ceci pourrait constituer une piste de recherche intéressante en mesurant le taux de certaines hormones, comme les glucocorticoïdes (Romero et Wikelski, 2002).

Les femelles, dont la distribution est affectée par une peur (intrinsèquement stable) face à la présence humaine, risquent de subir d'importantes conséquences lors d'une croissance des perturbations anthropiques tant par la pression touristique, qui s'approche très près des girafes (observations personnelles) que par une destruction de leur habitat. Les contacts risquent de devenir de plus en plus inévitables. Les individus plus « peureux » risquent de fuir plus souvent les humains. Cela pourrait affecter le budget d'activité, la fréquence et la durée des déplacements, et possiblement diminuer l'acquisition de ressources des girafes plus sensibles. Ces changements pourraient avoir un impact sur différents aspects comme leur croissance et leur aptitude phénotypique.

Les girafes femelles ont également certaines préférences alimentaires qui varient également selon le statut reproducteur (Caister, Shields et Gosser, 2003). Il serait intéressant de voir comment ces spécificités alimentaires temporelles interagissent avec notre indice de tolérance humaine. L'étude de Caister, Shields et Gosser (2003) a été réalisée lors de la saison sèche alors que la nôtre a été réalisée durant la saison des pluies. Les girafes occupent des régions avec différentes caractéristiques (ex.: densité de population humaine, végétation, topographie et hydrologie), ce qui ajoute une liste de facteurs pouvant interagir. Une récolte de données (FID, localisation GPS et caractéristiques de l'habitat) tout au long de l'année et sur plusieurs années pourraient fournir une réponse plus globale et beaucoup d'autres questions.

Les différences constantes dans la distance de fuite entre individus, observées dans notre étude, viennent supporter les résultats obtenus par d'autres recherches (Kilgour, Melville et Greenwood, 2006; Carrete et Tella, 2010) et nous indiquent qu'il serait important de considérer l'identité des individus lors de futures études sur la distance de fuite, notamment pour éviter des effets de pseudo-réplication. Ainsi notre étude a des retombées sur l'étude

fondamentale du comportement et sur la conservation de la faune sauvage et favorise l'implication d'étude du comportement dans le domaine de la conservation.



APPENDICE A

CARTE DE LA DISTRIBUTION DES GIRAFES

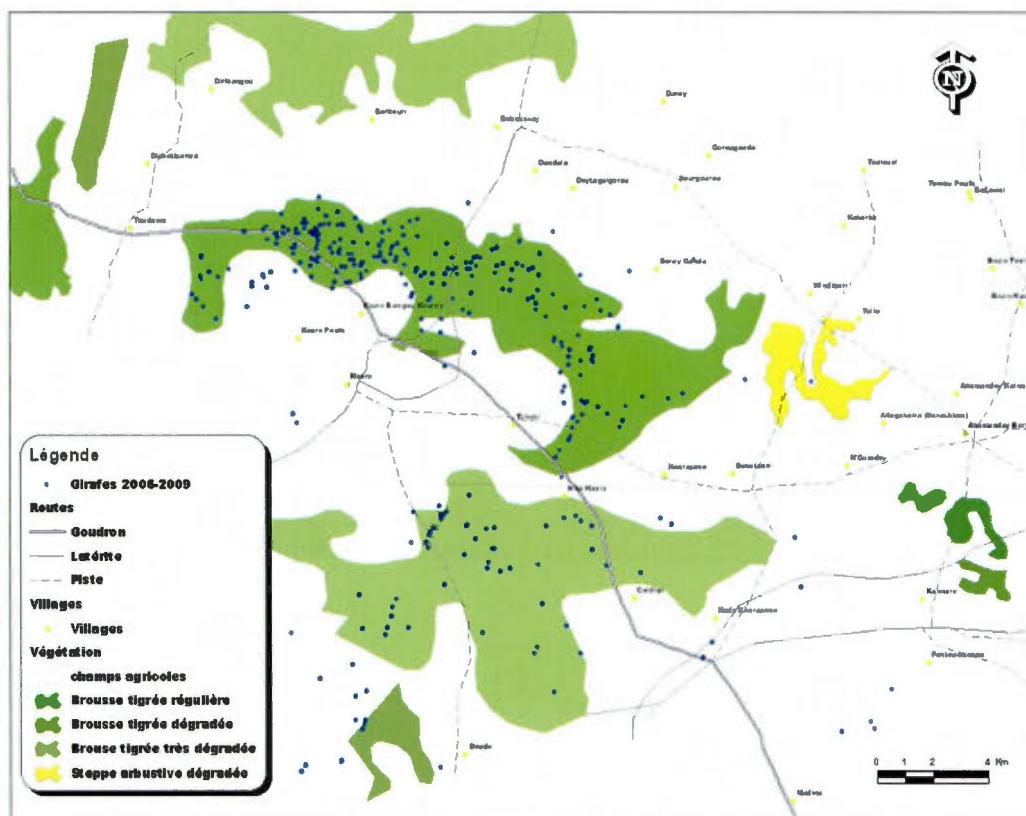


Figure A.1. Carte de la zone girafe au Niger incluant la localisation des groupes de girafes pour les années 2006 à 2009 ainsi que les routes, villages et la végétation.

## BIBLIOGRAPHIE

- Adams, J. L., K. W. Camelio, M. J. Orique et D. T. Blumstein 2006. "Does information of predators influence general wariness?" *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60(5): 742-747.
- Anthony, L. L. et D. T. Blumstein 2000. "Integrating behaviour into wildlife conservation: The multiple ways that behaviour can reduce N(e)." *Biological Conservation* 95(3): 303-315.
- Beale, C. M. et P. Monaghan 2004. "Behavioural responses to human disturbance: A matter of choice?" *Animal Behaviour* 68(5): 1065-1069.
- Bell, A. M. 2005. "Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*)." *Journal of Evolutionary Biology* 18(2): 464-473.
- Bell, A. M., S. J. Hankison et K. L. Laskowski 2009. "The repeatability of behaviour: a meta-analysis." *Animal Behaviour* 77(4): 771-783.
- Bender, L. C., D. E. Beyer, Jr. et J. B. Haufler 1999. "Effects of Short-Duration, High-Intensity Hunting on Elk Wariness in Michigan." *Wildlife Society Bulletin* 27(2): 441-445.
- Bleich, V. C., J. H. Davis, J. P. Marshal, S. G. Torres et B. J. Gonzales 2008. "Mining activity and habitat use by mountain sheep (*Ovis canadensis*)." *European Journal of Wildlife Research*: 1-9.
- Blumstein, D. T. 2003. "Flight-initiation distance in birds is dependent on intruder starting distance." *Journal of Wildlife Management* 67(4): 852-857.
- Blumstein, D. T. 2006. "Developing an evolutionary ecology of fear: How life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds." *Animal Behaviour* 71(2): 389-399.
- Blumstein, D. T., E. Fernández-Juricic, P. A. Zollner et S. C. Garity 2005. "Inter-specific variation in avian responses to human disturbance." *Journal of Applied Ecology* 42(5): 943-953.
- Boake, C. R. B. 1989. "Repeatability: Its role in evolutionary studies of mating behavior." *Evolutionary Ecology* 3(2): 173-182.
- Boissy, A. 1995. "Fear and fearfulness in animals." *Quarterly Review of Biology* 70(2): 165-191.
- Boissy, A. et M. F. Bouissou 1995. "Assessment of individual differences in behavioural reactions of heifers exposed to various fear-eliciting situations." *Applied Animal Behaviour Science* 46(1-2): 17-31.
- Bolnick, Daniel I., R. Svanbäck, James A. Fordyce, Louie H. Yang, Jeremy M. Davis, C. D. Hulsey et Matthew L. Forister 2003. "The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization." *The American Naturalist* 161(1): 1-28.
- Boon, A. K., D. Réale et S. Boutin 2008. "Personality, habitat use, and their consequences for survival in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*." *Oikos* 117(9): 1321-1328.
- Bryan, S. et P. C. Darren 2009. "Necks and networks: a preliminary study of population structure in the reticulated giraffe (*Giraffa camelopardalis reticulata*)." *African Journal of Ecology* 47(3): 374-381.

- Caister, L. E., W. M. Shields et A. Gosser 2003. "Female tannin avoidance: A possible explanation for habitat and dietary segregation of giraffes (*Giraffa camelopardalis peralta*) in Niger." *African Journal of Ecology* 41(3): 201-210.
- Cameron, E. Z. et J. T. Du Toit 2005. "Social influences on vigilance behaviour in giraffes, *Giraffa camelopardalis*." *Animal Behaviour* 69(6): 1337-1344.
- Cardenas, Y. L., B. Shen, L. Zung et D. T. Blumstein 2005. "Evaluating temporal and spatial margins of safety in galahs." *Animal Behaviour* 70(6): 1395-1399.
- Carere, C., D. Caramaschi et T. W. Fawcett 2010. "Covariation between personalities and individual differences in coping with stress: Converging evidence and hypotheses." *Current Zoology* 56(6): 728-740.
- Carere, C., P. J. Drent, L. Privitera, J. M. Koolhaas et T. G. G. Groothuis 2005. "Personalities in great tits, *Parus major*: Stability and consistency." *Animal Behaviour* 70(4): 795-805.
- Carney, K. M. et W. J. Sydeman 1999. "A Review of Human Disturbance Effects on Nesting Colonial Waterbirds." *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology* 22(1): 68-79.
- Caro, T. 1999. "The behaviour-conservation interface." *Trends in Ecology & Evolution* 14(9): 366-369.
- Carrete, M. et J. L. Tella 2010. "Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: A new hypothesis on disturbance-induced habitat sele." *Biology Letters* 6(2): 167-170.
- Carrete, M. et J. L. Tella 2011. "Inter-individual variability in fear of humans and relative brain size of the species are related to contemporary urban invasion in birds." *PLoS ONE* 6(4).
- Ciofolo, I. 1995. "West Africa's last giraffes: The conflict between development and conservation." *Journal of Tropical Ecology* 11(4): 577-588.
- Ciofolo, I. et Y. Le Pendu 2002. "The feeding behaviour of giraffe in Niger." *Mammalia* 66(2): 183-194.
- Cooper Jr, W. E. et W. G. Frederick 2007. "Optimal flight initiation distance." *Journal of Theoretical Biology* 244(1): 59-67.
- Cote, J. et J. Clobert 2007. "Social personalities influence natal dispersal in a lizard." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274(1608): 383-390.
- Ciuti, S., A. Pipia, F. Ghiandai, S. Grignolio et M. Apollonio 2008. "The key role of lamb presence in affecting flight response in Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*)." *Behavioural Processes* 77(3): 408-412.
- Creel, S., J. E. Fox, A. Hardy, J. Sands, B. Garrott et R. O. Peterson 2002. "Snowmobile activity and glucocorticoid stress responses in wolves and elk." *Conservation Biology* 16(3): 809-814.
- Dall, S. R. X., A. I. Houston et J. M. McNamara 2004. "The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective." *Ecology Letters* 7(8): 734-739.
- De Boer, H. Y., L. Van Breukelen, M. J. M. Hootsmans et S. E. Van Wieren 2004. "Flight distance in roe deer *Capreolus capreolus* and fallow deer *Dama dama* as related to hunting and other factors." *Wildlife Biology* 10(1): 35-41.

- Dingemanse, N. J., C. Both, P. J. Drent, K. Van Oers et A. J. Van Noordwijk 2002. "Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild." *Animal Behaviour* 64(6): 929-938.
- Dingemanse, N. J., C. Both, P. J. Drent et J. M. Tinbergen 2004. "Fitness Consequences of Avian Personalities in a Fluctuating Environment." *Proceedings: Biological Sciences* 271(1541): 847-852.
- Dingemanse, N. J., C. Both, A. J. van Noordwijk, A. L. Rutten et P. J. Drent 2003. "Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*)." *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270(1516): 741-747.
- Dingemanse, N. J., A. J. N. Kazem, D. Réale et J. Wright 2010. "Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity." *Trends in Ecology and Evolution* 25(2): 81-89.
- Dingemanse, N. J., J. Wright, A. J. N. Kazem, D. K. Thomas, R. Hickling et N. Dawnay 2007. "Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback." *Journal of Animal Ecology* 76(6): 1128-1138.
- Duchesne, M., S. D. Côté et C. Barrette 2000. "Responses of woodland caribou to winter ecotourism in the Charlevoix Biosphere Reserve, Canada." *Biological Conservation* 96(3): 311-317.
- Ellenberg, U., T. Mattern et P. J. Seddon 2009. "Habituation potential of yellow-eyed penguins depends on sex, character and previous experience with humans." *Animal Behaviour* 77(2): 289-296.
- Ellenberg, U., T. Mattern, P. J. Seddon et G. L. Jorquera 2006. "Physiological and reproductive consequences of human disturbance in Humboldt penguins: The need for species-specific visitor management." *Biological Conservation* 133(1): 95-106.
- Fernandez-Juricic, E., M. D. Jimenez et E. Lucas 2001. "Alert distance as an alternative measure of bird tolerance to human disturbance: Implications for park design." *Environmental Conservation* 28(3): 263-269.
- Fernandez-Juricic, E., M. D. Jimenez et E. Lucas 2002. "Factors affecting intra- and inter-specific variations in the difference between alert distances and flight distances for birds in forested habitats." *Canadian Journal of Zoology* 80(7): 1212-1220.
- Fernandez-Juricic, E., M. P. Venier, D. Renison et D. T. Blumstein 2005. "Sensitivity of wildlife to spatial patterns of recreationist behavior: A critical assessment of minimum approaching distances and buffer areas for grassland birds." *Biological Conservation* 125(2): 225-235.
- Fischhoff, I. R., S. R. Sundaresan, J. Cordingley, H. M. Larkin, M. J. Sellier et D. I. Rubenstein 2007. "Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*." *Animal Behaviour* 73(5): 825-831.
- Forman, R. T. T. et L. E. Alexander 1998. "Roads and their major ecological effects." *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 207-231.
- Fortin, D., M. S. Boyce, E. H. Merrill et J. M. Fryxell 2004. "Foraging costs of vigilance in large mammalian herbivores." *Oikos* 107(1): 172-180.
- Foster, J. B. 1966. "The giraffe of Nairobi National Park: Home range, sex ratios, the herd, and food." *African Journal of Ecology* 4(1): 139-148.

- Fox, A. D. et J. Madsen 1997. "Behavioural and distributional effects of hunting disturbance on waterbirds in Europe: Implications for refuge design." *Journal of Applied Ecology* 34(1): 1-13.
- Fraser, D. F., J. F. Gilliam, M. J. Daley, A. N. Le et G. T. Skalski 2001. "Explaining leptokurtic movement distributions: Intrapopulation variation in boldness and exploration." *American Naturalist* 158(2): 124-135.
- Frid, A. et L. M. Dill 2002. "Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk." *Conservation Ecology* 6(1).
- Fry, J.C. 1993. *Biological data analysis: A practical approach*. Oxford: IRL Press.
- Garba, H. 2000. "Collecte et analyse de données pour l'aménagement durable des forêts-joindre les efforts nationaux et internationaux. Les produits Forestiers Non-Ligneux au Niger : Connaissances actuelles et tendances." CE-FAO. Niamey, Niger.
- Geist, C., J. Liao, S. Libby et D. T. Blumstein 2005. "Does intruder group size and orientation affect flight initiation distance in birds." *Animal Biodiversity and Conservation* 28(1): 69-73.
- Gill, J. A., W. J. Sutherland et A. R. Watkinson 1996. "A Method to Quantify the Effects of Human Disturbance on Animal Populations." *The Journal of Applied Ecology* 33(4): 786-792.
- Godin, J. G. J. et L. A. Dugatkin 1996. "Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93(19): 10262-10267.
- Gosling, S. D. 2001. "From mice to men: What can we learn about personality from animal research?" *Psychological Bulletin* 127(1): 45-86.
- Hassanin, A., A. Ropiquet, A. L. Gourmand, B. Chardonnet et J. Rigoulet 2007. "Mitochondrial DNA variability in *Giraffa camelopardalis*: consequences for taxonomy, phylogeography and conservation of giraffes in West and central Africa." *Comptes Rendus - Biologies* 330(3): 265-274.
- Hediger, H. 1964. *Wild animals in captivity*. New York: Dover publications Inc.
- Holmes, N., M. Giese et L. K. Kriwoken 2005. "Testing the minimum approach distance guidelines for incubating Royal penguins *Eudyptes schlegeli*." *Biological Conservation* 126(3): 339-350.
- IUCN. 2011. "Red List of Threatened Species". Disponible sur : [www.redlist.org](http://www.redlist.org).
- Julian, F. 2009. "Home range and seasonal movements of *Giraffa camelopardalis angolensis* in the northern Namib Desert." *African Journal of Ecology* 47(3): 318-327.
- Kilgour, R. J., G. J. Melville et P. L. Greenwood 2006. "Individual differences in the reaction of beef cattle to situations involving social isolation, close proximity of humans, restraint and novelty." *Applied Animal Behaviour Science* 99(1-2): 21-40.
- Koolhaas, J. M., S. F. de Boer, C. M. Coppens et B. Buwalda 2010. "Neuroendocrinology of coping styles: Towards understanding the biology of individual variation." *Frontiers in Neuroendocrinology* 31(3): 307-321.
- Koolhaas, J. M., S. M. Korte, S. F. De Boer, B. J. Van Der Vegt, C. G. Van Reenen, H. Hopster, I. C. De Jong, M. A. W. Ruis et H. J. Blokhuis 1999. "Coping styles in animals: Current status in behavior and stress- physiology." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23(7): 925-935.
- Lacy, K. E. et E. P. Martins 2003. "The effect of anthropogenic habitat usage on the social behaviour of a vulnerable species, *Cyclura nubila*." *Animal Conservation* 6(1): 3-9.



- Lacy, R. C. 1997. "Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations." *Journal of Mammalogy* 78(2): 320-335.
- Lande, R. 1988. "Genetics and demography in biological conservation." *Science* 241(4872): 1455-1460.
- Le Pendu, Y. et I. Ciofolo 1999. "Seasonal movements of giraffes in Niger." *Journal of Tropical Ecology* 15(3): 341-353.
- Le Pendu, Y., I. Ciofolo et A. Gosser 2000. "The social organization of giraffes in Niger." *African Journal of Ecology* 38(1): 78-85.
- Leroy, R., M. N. de Visscher, O. Halidou et A. Boureima 2009. "The last African white giraffes live in farmers' fields." *Biodiversity and Conservation*: 1-15.
- Lewis, J. S., D. Wartzok et M. R. Heithaus 2011. "Highly dynamic fission-fusion species can exhibit leadership when traveling." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65(5): 1061-1069.
- Lord, A., J. R. Waas et J. Innes 1997. "Effects of human activity on the behaviour of northern New Zealand dotterel *Charadrius obscurus aquilonius* chicks." *Biological Conservation* 82(1): 15-20.
- Louis, S. et M. Le Berre 2000. "Adjustment of flight distances in *Marmota marmota*." *Ajustement des distances de fuite à l'homme chez *Marmota marmota** 78(4): 556-563
- Mahoney, S. P. et J. A. Schaefer 2002. "Hydroelectric development and the disruption of migration in caribou." *Biological Conservation* 107(2): 147-153.
- Martin, J. G. A. et D. Réale 2008a. "Animal temperament and human disturbance: Implications for the response of wildlife to tourism." *Behavioural Processes* 77(1): 66-72.
- Martin, J. G. A. et D. Réale 2008b. "Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*." *Animal Behaviour* 75(1): 309-318.
- Martínez-Abraín, A., D. Oro, D. Conesa et J. Jiménez 2008. "Compromise between seabird enjoyment and disturbance: The role of observed and observers." *Environmental Conservation* 35(2): 104-108.
- Mattson, D. J., B. M. Blanchard et R. R. Knight 1992. "Yellowstone grizzly bear mortality, human habituation, and whitebark pine seed crops." *Journal of Wildlife Management* 56(3): 432-442.
- McDougall, P. T., D. Réale, D. Sol et S. M. Reader 2006. "Wildlife conservation and animal temperament: Causes and consequences of evolutionary change for captive, reintroduced, and wild populations." *Animal Conservation* 9(1): 39-48.
- McElreath, R. et P. Strimling 2006. "How noisy information and individual asymmetries can make 'personality' an adaptation: a simple model." *Animal Behaviour* 72(5): 1135-1139.
- McNamara, J. M., P. A. Stephens, S. R. X. Dall et A. I. Houston 2009. "Evolution of trust and trustworthiness: Social awareness favours personality differences." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1657): 605-613.
- Mousseau, T. A. et C. W. Fox 1998. "The adaptive significance of maternal effects." *Trends in Ecology and Evolution* 13(10): 403-407.
- Müllner, A., E. K. Linsenmair et M. Wikelski 2004. "Exposure to ecotourism reduces survival and affects stress response in hoatzin chicks (*Opisthocomus hoazin*)." *Biological Conservation* 118(4): 549-558.



- Nellemann, C., I. Vistnes, P. Jordhøy, O. Strand et A. Newton 2003. "Progressive impact of piecemeal infrastructure development on wild reindeer." *Biological Conservation* 113(2): 307-317.
- Nouhou, A. (2005). "Étude prospective des sites de formations contractées dans certaines zones de l'Ouest nigérien (Fandou et Tombo) dans la perspective de la décongestion de la zone de Kouré habitat actuel des Girafes." DEA Memoire. Niamey. Université Abdou Moumouni.
- Oehler, M. W. S., V. C. Bleich, R. T. Bowyer et M. C. Nicholson 2005. "Mountain sheep and mining: Implications for conservation and management." *California Fish and Game* 91(3): 149-178.
- Olson, T. L. et B. K. Gilbert 1994. "Variable Impacts of People on Brown Bear Use of an Alaskan River." *Bears: Their Biology and Management* 9: 97-106.
- Olson, T. L., B. K. Gilbert et R. C. Squibb 1997. "The effects of increasing human activity on brown bear use of an Alaskan river." *Biological Conservation* 82(1): 95-99.
- Peters, K. A. et D. L. Otis 2006. "Wading bird response to recreational boat traffic: Does flushing translate into avoidance?" *Wildlife Society Bulletin* 34(5): 1383-1391.
- Pinheiro, J. C. & Bates, D. M. 2000. *Mixed-effects models in S and S-Plus*. New-York: Springer-Verlag.
- R Development Core Team. 2006. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Réale, D. 2007. "What do we really know about selection on personality?" *European Journal of Personality* 21(5): 618-620.
- Réale, D. et M. Festa-Bianchet 2003. "Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes." *Animal Behaviour* 65(3): 463-470.
- Réale, D., B. Y. Gallant, M. Leblanc et M. Festa-Bianchet 2000. "Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history." *Animal Behaviour* 60(5): 589-597.
- Réale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall et N. J. Dingemanse 2007. "Integrating animal temperament within ecology and evolution." *Biological Reviews* 82(2): 291-318.
- Recarte, J. M., J. P. Vincent et A. J. M. Hewison 1998. "Flight responses of park fallow deer to the human observer." *Behavioural Processes* 44(1): 65-72.
- Rodgers, J. A. et H. T. Smith 1995. "Set-back distances to protect nesting bird colonies from human disturbance in Florida." *Conservation Biology* 9(1): 89-99.
- Romero, L. M. et M. Wikelski 2002. "Exposure to tourism reduces stress-induced corticosterone levels in Galápagos marine iguanas." *Biological Conservation* 108(3): 371-374.
- Runyan, A. M. et D. T. Blumstein 2004. "Do individual differences influence flight initiation distance?" *Journal of Wildlife Management* 68(4): 1124-1129.
- Schaefer, J. et S. P. Mahoney 2007. "Effects of progressive clearcut logging on Newfoundland caribou." *Journal of Wildlife Management* 71(6): 1753-1757.
- Schafer, J. L. et R. M. Yucel 2002. "Computational strategies for multivariate linear mixed-effects models with missing values." *Journal of Computational and Graphical Statistics* 11(2): 437-457.
- Schuett, W. et S. R. X. Dall 2009. "Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*." *Animal Behaviour* 77(5): 1041-1050.

- Sih, A., A. M. Bell, J. C. Johnson et R. E. Ziemba 2004. "Behavioral syndromes: An integrative overview." *Quarterly Review of Biology* 79(3): 241-277.
- Sih, A., L. B. Kats et E. F. Maurer 2003. "Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish-salamander system." *Animal Behaviour* 65(1): 29-44.
- Sih, A., J. Stamps, L. H. Yang, R. McElreath et M. Ramenofsky 2010. "Behavior as a key component of integrative biology in a human-altered world." *Integrative and Comparative Biology* 50(6): 934-944.
- Smith, T. B., S. Kark, C. J. Schneider, R. K. Wayne et C. Moritz 2001. "Biodiversity hotspots and beyond: The need for preserving environmental transitions [1]." *Trends in Ecology and Evolution* 16(8): 431.
- Stankowich, T. 2008. "Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis." *Biological Conservation* 141(9): 2159-2173.
- Stankowich, T. et D. T. Blumstein 2005. "Fear in animals: A meta-analysis and review of risk assessment." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272(1581): 2627-2634.
- Stankowich, T. et R. G. Coss 2006. "Effects of predator behavior and proximity on risk assessment by Columbian black-tailed deer." *Behavioral Ecology* 17(2): 246-254.
- Suraud, J.P. 2011. "Identifier les contraintes pour la conservation des dernières girafes de l'Afrique de l'Ouest: Déterminants de la dynamique de la population et patron d'occupation spatiale." Thèse de doctorat, Lyon, Université Claude Bernard, 278p.
- Suraud J.P. 2008. "Giraffes of Niger, 2007 census and perspectives". Bi-annual Newsl Int Giraffe Working Group (IGWG) 2(1): 4-7k
- Sutherland, W. J. 1998. "The importance of behavioral studies in conservation biology." *Animal Behaviour* 56(4): 801-809.
- Tarlow, E. M. et D. T. Blumstein 2007. "Evaluating methods to quantify anthropogenic stressors on wild animals." *Applied Animal Behaviour Science* 102(3-4): 429-451.
- Taylor, A. R. et R. L. Knight 2003. "Wildlife responses to recreation and associated visitor perceptions." *Ecological Applications* 13(4): 951-963.
- van de Pol, M. et J. Wright 2009. "A simple method for distinguishing within- versus between-subject effects using mixed models." *Animal Behaviour* 77(3): 753-758.
- Van Oers, K., G. De Jong, P. J. Drent et A. J. Van Noordwijk 2004. "A genetic analysis of avian personality traits: Correlated, response to artificial selection." *Behavior Genetics* 34(6): 611-619.
- Walther, F. R. 1969. "Flight Behaviour and Avoidance of Predators in Thomson's Gazelle (*Gazella Thomsoni* Guenther 1884)." *Behaviour* 34(3): 184-221.
- Ward, A. J. W., P. Thomas, P. J. B. Hart et J. Krause 2004. "Correlates of boldness in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*)." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55(6): 561-568.
- White Jr, D., K. C. Kendall et H. D. Picton 1999. "Potential energetic effects of mountain climbers on foraging grizzly bears." *Wildlife Society Bulletin* 27(1): 146-151.
- Wilson, D. S. 1998. "Adaptive Individual Differences within Single Populations." *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 353(1366): 199-205.
- Wolf, M., G. S. Van Doorn, O. Leimar et F. J. Weissing 2007. "Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities." *Nature* 447(7144): 581-584.

Ydenberg, R. C. et L. M. Dill 1986. "The economics of fleeing from predators." *Adv. Stud. Behav.* 16: 229-249.