



ETAT DE CONNECTIVITE DES POPULATIONS DE CERF ELAPHE DANS LE MASSIF CENTRAL

Sur base d'analyses génotypiques



14 NOVEMBRE 2025

Marina MERGEY-BARBE

Fédération Départementale des Chasseurs des Pyrénées-Atlantiques

Table des matières

1. Introduction	4
2. Matériel et Méthodes.....	7
1. Site d'étude	7
2. Echantillonnage.....	8
3. Vérification du jeu de données.....	10
4. Diversité génétique	10
5. Différenciation génétique intra et inter population.....	11
6. Détection du patron d'isolement par la distance	11
7. Patron de dispersion en fonction des sexes.....	12
8. Analyse de groupements génétiques	12
9. Cartographie des distances génétiques inter-individuelles	13
3. Résultats et interprétations.....	15
1. Vérification du jeu de données.....	15
2. Variabilité génétique	18
3. Différenciation génétique intra et inter population.....	20
4. Patron d'isolement par la distance	23
5. Patron d'isolement par la distance en fonction du sexe	24
6. Structuration génétique à fine échelle.....	27
4. Conclusions.....	37
5. Références bibliographiques	38

Table des Figures et Tableaux

Figure 1. Emprise géographique du site d'étude et principaux éléments du paysage potentiellement structurants (replacé sur une carte de France représentant le Massif central en vert foncé et les départements concernés détournés en rouge).....	7
Figure 2. Répartition des échantillons de Cerf élaphe collectés dans les différentes unités de gestion départementales et interdépartementales sur les 5 départements de l'OCMC.	9
Figure 3. Courbe d'accumulation des génotypes qui présente le nombre de génotypes multilocus obtenus en fonction du nombre de loci échantillonnés	15
Figure 4. Carte de chaleur représentant les coefficients de corrélation entre les paires de loci utilisés	15
Figure 5. Nombre d'homozygotes observé par locus par rapport à l'attendu	16
Figure 6. Carte de chaleur représentant les p-values obtenues pour chaque locus et chaque département. Les écarts significatifs à l'équilibre d'Hardy-Weinberg pour les différents loci sont représentés en couleur selon l'échelle à droite.	17
Figure 7. Relation entre le nombre d'allèles et le nombre d'individus échantillonnés dans un département. ...	18
Figure 8. Histogrammes représentant : à gauche, la richesse allélique raréfiée moyenne (A_r) et à droite, les taux d'hétérozygotie attendue et observée par département	19
Figure 9. Fis moyen par population pour l'ensemble des 10 loci retenus	20
Figure 10. Indice de fixation F_{st} par paire de populations pour les 5 départements du site d'étude	21
Figure 11. Indices de fixation F_{st} par paire d'unités de gestion cynégétique	22
Figure 12. Nuage de points des distances de Nei par paire de populations en fonction de leur distance géographique (m) (à gauche) et du logarithme de leur distance géographique (à droite). Superposition du kernel de densité du nuage de points, de la droite de corrélation linéaire (en noir), et de la droite de corrélation lissée entre les deux variables (en rouge).	23
Figure 13. Graphique représentant l'autocorrélation spatiale interindividuelle en fonction des classes de distances géographiques de 20km. En haut à droite, zoom sur le patron d'autocorrélation spatiale en dessous des 90km (avec des classes de distances de 5km).	24
Figure 14. Corrélogrammes d'autocorrélation spatiale pour les femelles (en haut) et les mâles (en bas) de Cerf élaphe. Les graphiques de gauche présentent les données par rapport à des classes de distances stables de 20km d'écart, ceux de droite présentent les données sur des classes de distances variables avec un zoom sur les distances les plus faibles.	25
Figure 15. Boîtes à moustaches des indices d'assignation corrigés en fonction du sexe. Les losanges rouges représentent la moyenne de ces indices.	26
Figure 16. Histogrammes de distribution des valeurs des indices d'assignation corrigés pour les femelles (en haut) et les mâles (en bas) avec représentation de la valeur moyenne en ligne pointillée	26
Figure 17. Nuage de points d'une analyse DAPC affichant les populations départementales positionnées le long des fonctions discriminantes (DF) 1 (55.8%) et 2 (18.0%).	28
Figure 18. Nuage de points d'une analyse DAPC affichant les individus selon leur appartenance aux différentes unités de gestion cynégétique positionnées le long des fonctions discriminantes (DF) 1 (29.1%) et 2 (17.7%).	29
Figure 19. Nuage de points d'une analyse DAPC affichant les individus selon leur appartenance aux différentes unités de gestion cynégétique le long des fonctions discriminantes LD1 (35%) et LD2 (21%). Seules les unités de gestion contenant plus de 10 individus ont été conservées.	29
Figure 20. Valeurs du critère d'information bayésien (BIC) en fonction du nombre de groupes génétiques.....	31
Figure 21. Analyse discriminante en composantes principales (DAPC) des individus génotypés en 4 groupes (graphique de gauche) et en 5 groupes (graphique de droite).	31
Figure 22. Evolution du pourcentage d'individus non assignés à un cluster génétique en fonction du seuil de probabilité retenu (entre 60 et 95%).	31

Figure 23. Assignment génétique des individus aux quatre groupes proposés par la DAPC à la condition que cette assignment dépasse les 80% de probabilité d'appartenance au groupe dominant	32
Figure 24. Carte des 4 groupes génétiques définis par la DAPC composés des unités de gestion cynégétique pour lesquelles le pourcentage d'assignment au groupe prioritaire a été précisé.	33
Figure 25. Détermination du nombre optimal de groupes génétiques (K) par la méthode de vraisemblance et Delta K (Evanno et al. 2005) pour K = 1 à 7.....	34
Figure 26. Graphique en barres obtenu sous STRUCTURE montrant la proportion moyenne d'appartenance estimée à chaque groupe pour chacun des individus, à partir des 5 runs indépendants pour les valeurs de K = 2 à 4. Chaque barre représente un individu et la hauteur de chaque couleur dans une barre correspond à la proportion moyenne d'appartenance estimée de l'individu à un groupe donné.....	34
Figure 27. Assignment génétique des individus aux quatre groupes proposés par STRUCTURE à gauche sur base de pourcentage majoritaire et à droite avec un seuil d'assignment fixé à 70%.....	35
Figure 28. Cartes MAPI basés sur le coefficient de parenté de Loiselle à gauche et l'indice de Rousset à droite. Les polygones hachurés vert et rouge correspondent respectivement aux zones présentant une dissimilarité interindividuelle significativement plus faible et plus élevée qu'attendu. Les lignes rouges et bleues représentent respectivement les autoroutes et les cours d'eau principaux.	36
Tableau 1. Nombre d'échantillons de cerf collectés par département et par unité cynégétique départementale (Bleu foncé) et interdépartementale (Bleu clair)	8
Tableau 2. Fréquence des allèles nuls par marqueur (arrondies au centième)	16
Tableau 3. Effectif des échantillons par unité de gestion cynégétique	21
Tableau 4. Résultats de l'AMOVA hiérarchique (Population/Unité de gestion). Df pour les degrés de liberté, Somme des carrés et Carré moyen pour les variances brutes, Sigma pour la variance estimée, % Variation pour la part de variance expliquée et P-value qui donne la significativité du test de Monte-Carlo	22

1. Introduction

La structure génétique des populations animales constitue un élément central pour comprendre leurs dynamiques, leurs capacités adaptatives et leur vulnérabilité face aux changements environnementaux. Elle renseigne sur la manière dont la diversité génétique est répartie au sein et entre populations, et reflète l'intensité des flux de gènes qui circulent dans l'espace. Une faible différenciation génétique traduit généralement une connectivité fonctionnelle efficace et un échange régulier d'individus entre unités spatiales, alors qu'une différenciation plus marquée révèle des barrières physiques, écologiques ou anthropiques limitant les dispersions (Baird et al. 2020; Biesack et al. 2020).

Dans un contexte de fragmentation croissante des habitats, la connectivité est aujourd'hui considérée comme un processus clé garantissant le maintien de la diversité génétique et, plus largement, la résilience des populations sauvages (Haddad et al. 2015; Keyghobadi 2007; Smith et Pauli 2024; Brodie et al. 2025). À l'inverse, l'isolement d'unités populationnelles peut entraîner une perte rapide de diversité par dérive génétique et consanguinité, avec des conséquences délétères telles qu'une baisse de fécondité, une sensibilité accrue aux pathogènes ou une diminution du potentiel adaptatif (Frankham et al. 2002; Keller et Waller 2002; Crnokrak et Roff 1999). Les enjeux sont donc particulièrement importants pour la gestion des espèces chassées, dont la structure spatiale, l'histoire récente et les dynamiques de dispersion peuvent être fortement influencées par les pratiques cynégétiques (Barbanera et al. 2010; Frankham 2010).

Le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*) l'une des espèces emblématiques du Paléarctique et l'une des espèces gibiers les plus prisées d'Europe (Apollonio et al. 2010). C'est un ongulé de grande taille présentant un dimorphisme sexuel marqué, les mâles adultes pouvant atteindre 200 à 250 kg contre 120 à 170 kg pour les femelles (Clutton-Brock et al. 1982). L'espèce présente un système de reproduction polygyne avec un pic de rut en automne (septembre-octobre), durant lequel les mâles défendent des harems de femelles (Yoccoz et al. 2002). La gestation dure environ 230-240 jours et les femelles donnent généralement naissance à un seul faon au printemps (Clutton-Brock et al. 1982). Le Cerf élaphe est une espèce à structure sociale matriarcale, c'est-à-dire que les femelles forment des groupes familiaux stables tandis que les mâles adultes sont généralement solitaires ou forment de petits groupes de célibataires en dehors de la période de reproduction (Clutton-Brock et al. 1982). Les domaines vitaux des cerfs varient considérablement selon le sexe, la saison et la qualité de l'habitat. En Europe, les domaines vitaux annuels des femelles s'étendent généralement de 200 à 2000 hectares, tandis que ceux des mâles peuvent atteindre 1000 à 5000 hectares (Mysterud et al. 2011; Rivrud et al. 2010; Morellet et al. 2013). La dispersion natale concerne principalement les jeunes mâles qui quittent leur groupe natal entre 1 et 3 ans, avec des distances de dispersion très variables allant de quelques kilomètres à plus de 50 km, bien que la majorité des individus se dispersent sur des distances inférieures à 20 km (Loe et al. 2009; Prévot et Licoppe 2013). Une

dispersion de reproduction est également observé chez cette espèce qui concerne les mâles adultes et subadultes en priorité (Jarnemo 2011). Les femelles, en revanche, présentent une forte philopatrie et restent généralement à proximité de leur lieu de naissance (Pérez-González et al. 2010). Cette asymétrie de dispersion entre sexes a des conséquences importantes sur la structure génétique des populations, les mâles assurant l'essentiel du flux génique entre populations tandis que les femelles maintiennent la structuration génétique locale (Pérez-Espona et al. 2008; Pérez-Espona et al. 2010).

Ces dernières années, comme d'autres ongulés, l'espèce a connu une très forte expansion de son aire de répartition à travers l'Europe, supportant localement des populations à très fortes densités (Valente et al. 2020; Carpio et al. 2021). En corollaire, cette expansion a eu des effets délétères sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Valente et al. 2020), entraînant des dégâts aux peuplements forestiers et aux cultures avec les pertes économiques associées, mais aussi des dommages liés aux interactions avec le bétail par transmission de pathogènes (Carpio et al. 2021). D'importants plans de chasse ont été mis en œuvre pour contrôler la croissance des populations de cerfs et la plupart du temps, les stratégies adoptées sont efficaces puisque l'on observe que les densités de cerfs en Europe sont avant tout régulées par la chasse (Van Beeck Calkoen et al. 2023). Cependant, des prélèvements mal-adaptés conduisent à des situations d'extinction locale de populations, de pertes délétères de diversité génétique par surexploitation ou encore de déséquilibre de la structure démographique des populations (par des prélèvements fortement sélectifs en faveur des mâles) (Torres-Porras et al. 2014; Rosvold et al. 2012). Aujourd'hui, le Cerf est considéré comme une espèce clé du fonctionnement des écosystèmes. Il influence la dynamique des écosystèmes notamment par son comportement d'alimentation et joue un rôle dans la dispersion des graines, la structure de la biodiversité végétale, la fertilité des sols, mais aussi la valorisation économique d'un territoire par la chasse ou le tourisme d'observation (Garcia et al. 2025). En outre, le Cerf a souvent été utilisé comme espèce modèle pour aborder des questions relatives à l'impact des facteurs anthropiques sur la diversité génétique des populations (Kuehn et al., 2003; Frantz et al., 2008; Fernández-García et al., 2014; Zachos & Hartl, 2011). En effet, certaines populations de cerfs en Europe semblent expérimenter une perte de diversité génétique pour des raisons diverses comme la fragmentation de leur habitat par les infrastructures de transport ou par l'adoption de pratiques cynégétiques comme la détermination des zones d'exclusion de l'espèce (Martinez et al. 2002, Zachos et Hartl 2011; Pérez-González et al. 2023).

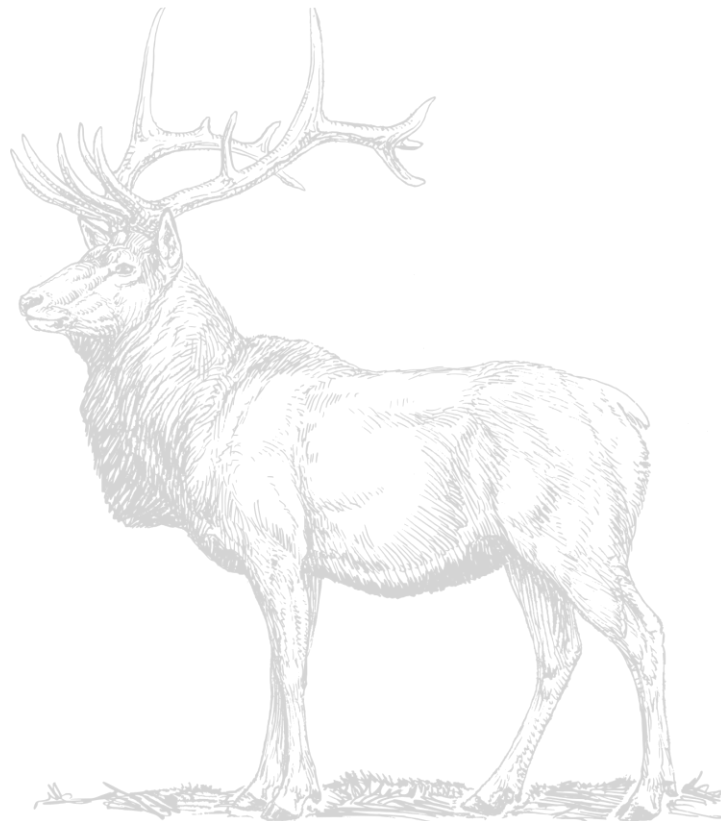
Dans le Massif central, les populations actuelles de cerfs évoluent dans une mosaïque de paysages forestiers, agricoles et montagnards, traversés par des infrastructures majeures (autoroutes A20, A75, A89) et un réseau hydrographique dense pouvant influencer la dispersion. Le territoire est également marqué par une diversité de pratiques cynégétiques et de modes de gestion : unités départementales et interdépartementales, volumes de prélèvements contrastés, efforts de gestion différenciés, densités localement élevées dans certains massifs. Ces éléments, combinés aux particularités démographiques propres à chaque département, en font une zone d'intérêt majeur pour étudier la connectivité fonctionnelle des populations.

Dans ce contexte, l'Observatoire du Cerf du Massif Central (OCMC) a initié une démarche visant à disposer d'un diagnostic objectif et robuste de l'état de connectivité génétique des

populations. Une telle approche est essentielle pour identifier les éventuelles barrières aux flux de gènes, vérifier si les unités cynégétiques actuelles sont cohérentes avec la structuration biologique des populations, anticiper les conséquences des prélèvements sur les flux démographiques et enfin, orienter les choix de gestion à moyen et long termes.

Les objectifs de cette étude sont donc :

1. De **caractériser la variabilité génétique** des populations de Cerf élaphe du Massif central ;
2. D'évaluer **leur différenciation génétique** à plusieurs échelles : départements, unités de gestion cynégétique ;
3. D'identifier **les patrons spatiaux** sous-jacents — isolement par la distance, influence des éléments du paysage, dispersion sexuée ;
4. De **proposer des interprétations opérationnelles** pour optimiser la cohérence des échelles de gestion et la durabilité des populations.



2. Matériel et Méthodes

1. Site d'étude

L'étude a été menée dans le Massif central, au sein des cinq départements couverts par l'Observatoire du Cerf du Massif Central (OCMC) : la Creuse, la Corrèze, le Cantal, la Haute-Loire et l'Ardèche. Cette région de moyenne montagne se caractérise par une forte hétérogénéité géologique, climatique et paysagère. Elle se compose de plateaux d'altitude, de vallées encaissées, ainsi que de sommets volcaniques tels que ceux des Monts du Cantal.

Le climat présente un gradient marqué, allant d'un climat océanique dégradé à l'ouest à un climat montagnard en altitude, avec des influences méditerranéennes dans les secteurs sud-est. Les précipitations annuelles, souvent élevées (900–1200 mm/an), contribuent à une mosaïque d'habitats incluant forêts de feuillus (chênes, hêtres), forêts de résineux (sapins, épicéas), landes et prairies d'altitude. L'occupation humaine est relativement diffuse, notamment en Creuse, l'un des départements les moins densément peuplés de France. L'économie repose majoritairement sur l'élevage bovin et ovin, la sylviculture et le tourisme vert.

Plusieurs éléments du paysage sont susceptibles d'influencer la dispersion et la connectivité fonctionnelle du Cerf élaphe. Les principales infrastructures fragmentantes incluent l'A89 (Bordeaux – Clermont-Ferrand) et l'A20 (Toulouse – Limoges) en Corrèze, l'A75 (Montpellier – Clermont-Ferrand) traversant le Cantal et la Haute-Loire. Le réseau hydrographique dense (Loire, Allier, Vézère, Corrèze, Creuse, Truyère) contribue également à structurer l'espace écologique. L'ensemble de ces caractéristiques fait du Massif central un territoire particulièrement adapté à l'étude de la connectivité génétique à large échelle.

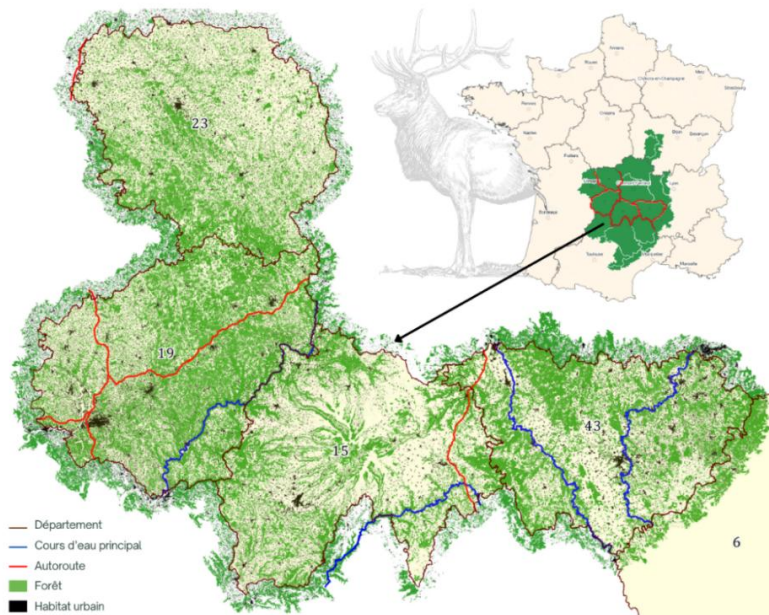


Figure 1. Emprise géographique du site d'étude et principaux éléments du paysage potentiellement structurants (replacé sur une carte de France représentant le Massif central en vert foncé et les départements concernés détournés en rouge)

2. Echantillonnage

Au cours de la saison 2024/2025, 851 échantillons d'oreille de Cerf élaphe ont été collectés dans les 5 départements qui recouvrent 14 unités de gestion cynégétique départementales et 5 unités interdépartementales. La collecte a été assurée par les chasseurs des structures locales et les techniciens des cinq Fédérations départementales des chasseurs. Chaque échantillon a été localisé géoréférencé selon un protocole standardisé : la localisation précise correspond à un point aléatoire dans la forêt la plus proche du lieu-dit indiqué, ou lorsque l'information était incomplète, le centre de la commune a été utilisé comme substitut.

Le sexe ratio final est légèrement déséquilibré en faveur des mâles, 1.43 : 1 (soit 501 mâles pour 348 femelles).

Tableau 1. Nombre d'échantillons de cerf collectés par département et par unité cynégétique départementale (Bleu foncé) et interdépartementale (Bleu clair)

Département	Unité cynégétique	N
Ardèche		12
	HautAllier	12
Cantal		184
	Alagnon	35
	Artense	29
	Milieu département	4
	Combeneyre	7
	Monts Cantal	62
	Pinatelle	21
	Truyere	26
Corrèze		331
	Artense	35
	Causse	6
	Cère	18
	Juillac	4
	Marcillac	151
	Millevalche	62
	RochedeVic	12
	Sud Creusois	21
	Uzerche	22
Creuse		121
	Bourganeuf	37
	Bussière	6
	SudCreusois	26
Haute-Loire		202
	Alagnon	26
	Combeneyre	80
	HautAllier	74
	Trois vallées	22
TOTAL		851

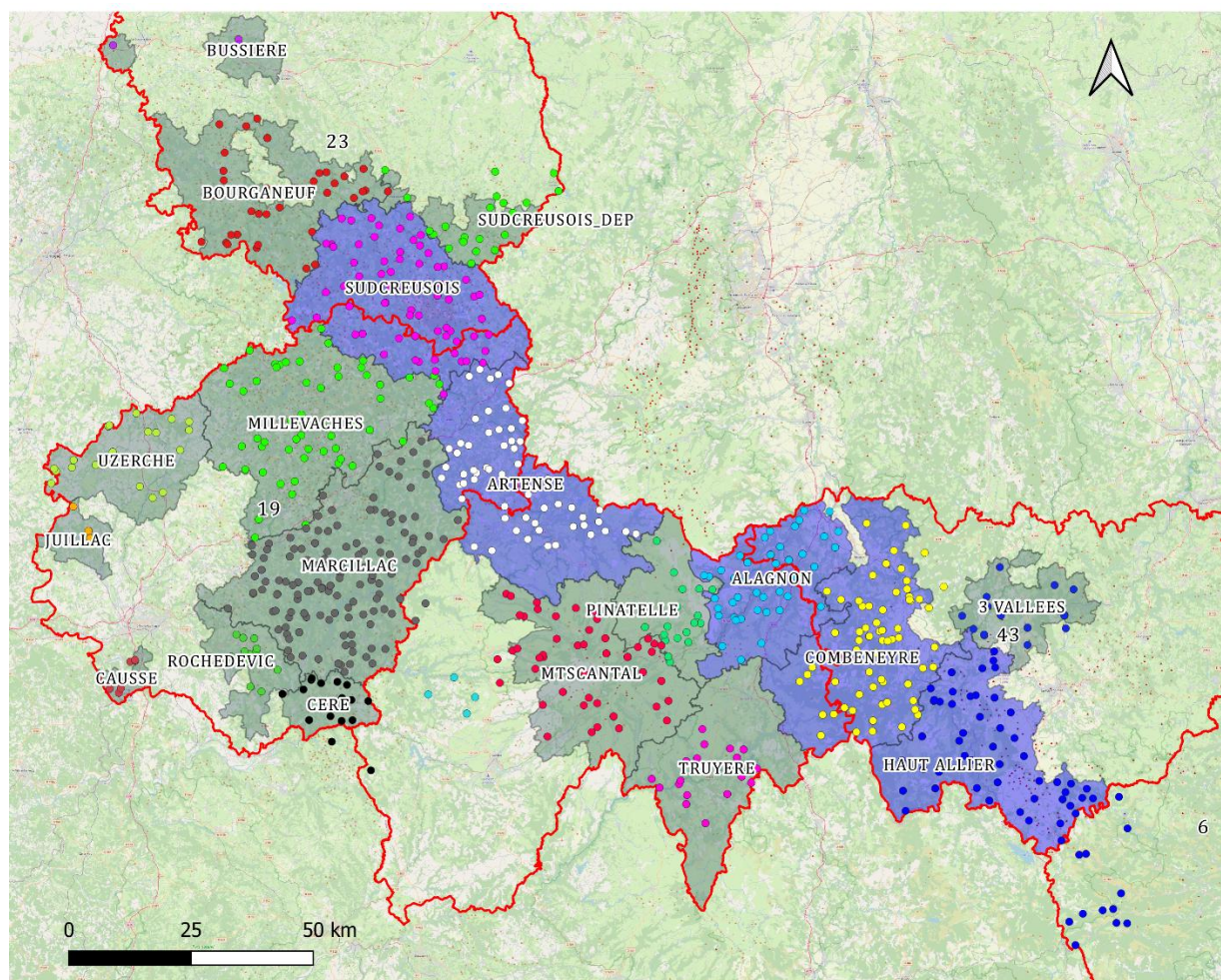


Figure 2. Répartition des échantillons de Cerf élaphe collectés dans les différentes unités de gestion départementales et interdépartementales sur les 5 départements de l'OCMC.

Les tissus ont été conservés dans de l'éthanol à 95 %. L'ADN génomique a été extrait à l'aide du kit DNeasy Blood & Tissue (Qiagen, Hilden) selon les instructions du fabricant. Des témoins vides ont été systématiquement inclus lors des procédures d'extraction pour surveiller d'éventuelles contaminations.

Onze marqueurs microsatellites (Tableau 2) ont été amplifiés dans une réaction multiplex en chaîne par polymérase (PCR) dans des thermocycleurs T1. Les PCR multiplex contenaient 5 µl de Mastermix 2x (Qiagen), 0,2 µM à 0,4 µM de chaque amorce, 1 µl d'ADN et de l'eau pure jusqu'à un volume final de 10 µl. Les conditions de cyclage comprenaient une étape initiale d'activation de la polymérase pendant 15 min à 95 °C, suivie de 40 cycles avec une dénaturation à 95 °C pendant 30 s, un recuit à 56 °C pendant 60 s et une extension à 72 °C pendant 60 s, puis une extension finale à 72 °C pendant 10 min. Toutes les PCR ont été réalisées avec des témoins sans matrice ADN pour surveiller d'éventuelles contaminations.

Les produits PCR ont été séparés et détectés sur le séquenceur ABI 3730 (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA). Les tailles d'allèles ont été déterminées à partir du standard de taille GeneScan™ 500 LIZ en utilisant Genemapper (Applied Biosystems). Tous les génotypes automatiques ont été vérifiés visuellement et corrigés manuellement lorsque c'était nécessaire. Un contrôle qualité a été assuré par la duplication de 11 % des échantillons (n = 90).

3. Vérification du jeu de données

Une courbe d'accumulation des génotypes a été réalisée afin d'évaluer la capacité du jeu de données à distinguer des individus uniques. Il s'agit de vérifier qu'un plateau est bien atteint avec le jeu de microsatellites utilisés pour discriminer les individus.

Les déséquilibres de liaison ont été vérifiés sur le jeu de données par une mesure de corrélation entre paires de loci, corrigée pour la taille de l'échantillonnage afin de réduire les biais. En effet, avec 850 échantillons, même un effet faible peut être détecté comme significatif. L'indice de corrélation entre les marqueurs est assimilé à un coefficient de corrélation (variance expliquée dans le cas d'une régression linéaire).

La présence d'allèles nuls a été vérifiée afin de contrôler la qualité des différents microsatellites. En effet, la présence d'allèles nuls sur certains loci peut engendrer des erreurs d'interprétation de structure génétique. Pour rappel, les loci avec un nombre anormalement élevé d'homozygotes peuvent être affectés par des allèles nuls, qui faussent les génotypes hétérozygotes en homozygotes. Il convient donc d'exclure des analyses ultérieures quitte à perdre de la puissance d'analyse. En l'absence de données manquantes, la méthode de (Brookfield 1996) est recommandée.

Enfin, des écarts possibles à l'équilibre d'Hardy-Weinberg ont été vérifiés sur chacun des loci et chacune des populations, soit un écart entre des fréquences attendues et observées d'hétérozygotes. L'équilibre d'Hardy-Weinberg est attendu pour une population panmictique, c'est-à-dire au sein de laquelle les reproductions entre individus sont aléatoires, sans structure, sans migration, sans sélection, et de taille infinie. Ces écarts permettent entre autres d'identifier la présence d'allèles nuls mais aussi de mettre en évidence une sous-structuration génétique des populations.

4. Diversité génétique

Le nombre d'allèles observés a été calculé par locus et par département mais on s'attend classiquement à ce que ce nombre augmente avec le nombre d'individus échantillonnés. C'est pourquoi une deuxième estimation de la diversité génétique a été proposée et préférée afin de corriger cet effet. Il s'agit de la richesse allélique raréfiée (A_r).

Nous nous sommes aussi intéressés aux taux d'hétérozygotie. L'hétérozygotie, qui reflète le portage de deux allèles différents sur un même locus, est un indicateur direct et puissant de la diversité génétique et donc de la capacité d'adaptation d'une population et guider les actions de conservation. En effet, une hétérozygotie élevée est souvent associée à une meilleure capacité d'adaptation aux changements environnementaux (maladies, climat, etc.). A l'inverse, une hétérozygotie faible peut signaler un goulot d'étranglement génétique (population drastiquement réduite après un évènement délétère) ou de la consanguinité (accouplements privilégiés entre individus apparentés) augmentant les risques de maladies (par surexpression d'allèles récessifs). Deux taux hétérozygotie sont calculés, attendue et observée. La première reflète la probabilité qu'un individu soit hétérozygote à un locus donné si la population est à l'équilibre d'Hardy-Weinberg. La seconde mesure la diversité réellement présente dans la population en comptant les hétérozygotes observés par rapport au nombre total d'individus génotypés. La comparaison des deux taux permet d'identifier des différences de diversité génétique dues à un isolement des populations, une modification des patrons de reproduction, de la sélection naturelle, de la dérive.

5. Différenciation génétique intra et inter population

Afin d'étudier la structure génétique de la population, nous avons calculé l'indice de fixation FIS (Wright, 1965) qui représente globalement le ratio d'hétérozygotie observée par rapport à l'hétérozygotie attendue (H_e) sous les hypothèses de Hardy-Weinberg. Il varie entre -1 (excès d'hétérozygotes) et $+1$ (déficit en hétérozygotes) avec une valeur nulle correspondant donc à l'équilibre d'Hardy-Weinberg.

Nous avons poursuivi cette analyse par une AMOVA hiérarchique, soit une analyse de la variance moléculaire qui tient compte de la structure géographique hiérarchique des échantillons, soit 5 populations contenant 21 unités cynégétiques. La significativité des composantes de la variance par niveau hiérarchique a été calculée au moyen d'un test de Monte-Carlo avec 999 permutations.

6. Détection du patron d'isolement par la distance

Le patron d'isolement par la distance (IBD) a été évalué à l'aide de tests de Mantel (R, package *vegan*) et d'analyses d'autocorrélation spatiale sous GenAlEx (Peakall et Smouse 2012). L'autocorrélation spatiale a permis d'examiner la similarité génétique entre individus en fonction de leur distance géographique. Le coefficient d'autocorrélation (r) a été calculé pour des classes de distances définies a priori, et sa signification testée par permutation (999 itérations) et bootstrap afin d'estimer les intervalles de confiance. Un patron d'IBD est suggéré lorsque les valeurs de r décroissent progressivement avec la distance et que le graphique d'autocorrélation présente une tendance négative. En complément, un test de Mantel a été réalisé pour quantifier la corrélation entre les matrices de distances génétiques (F_{ST}) et géographiques (euclidiennes). La significativité de cette corrélation a été évaluée par permutation aléatoire (999 permutations). L'ensemble de ces analyses

permet de déterminer si la structuration génétique observée résulte d'une différenciation spatiale progressive liée à la distance plutôt que de barrières de dispersion distinctes.

7. Patron de dispersion en fonction des sexes

Afin d'étudier d'éventuelles différences dans les patrons de dispersion entre sexes, nous avons estimé l'indice de parenté (r) (GenAlEx), l'indice moyen d'assignation corrigé ($mAlc$) et la variance de cet indice ($vAlc$) séparément pour chaque sexe selon la méthode de Favre et al. (1997) et Goudet et al. (2002) en utilisant le package adegenet v.2.1.10 sous R. Ces indicateurs sont souvent utilisés pour caractériser les schémas de dispersion biaisée par le sexe, comme décrit dans Cano et al. (2008). Cette approche repose sur le principe que les individus philopatrics (qui restent près de leur site natal) présentent une plus grande similarité génétique avec les individus de leur population locale qu'avec ceux des autres populations, tandis que les individus dispersants montrent le patron inverse.

Pour chaque individu appartenant à une population donnée, l'indice Alc a été calculé de la manière suivante : (1) mesure de la distance génétique moyenne entre l'individu et tous les autres individus de sa propre population (Dw) puis (2) de la distance génétique moyenne entre cet individu et tous les individus des autres populations (Db). L'indice Alc a ensuite été calculé selon la formule : $Alc = (Db - Dw) / Db$. Un individu avec un Alc positif et élevé est génétiquement plus similaire à sa population locale (philopatrie), tandis qu'un Alc proche de zéro ou négatif indique une similarité équivalente ou supérieure avec les autres populations (dispersion ou migration récente). Ces Alc ont été calculés séparément pour les mâles et les femelles, permettant d'obtenir les indices moyens par sexe ($mAlc$) et leurs variances associées ($vAlc$). Le $mAlc$ représente la tendance moyenne de philopatrie ou de dispersion pour un sexe donné, tandis que le $vAlc$ reflète l'hétérogénéité des stratégies individuelles au sein d'un sexe (certains individus restant philopatrics, d'autres dispersants) (Lawson Handley et Perrin 2007). Pour tester la significativité des différences entre sexes, nous avons réalisé (1) un test t de Student bilatéral et (2) un test F de Fisher comparant les variances ($vAlc$) entre sexes permettant de tester si l'hétérogénéité des stratégies de dispersion diffère entre mâles et femelles.

8. Analyse de groupements génétiques

La structure génétique des populations a été évaluée en utilisant deux approches complémentaires : une analyse multivariée sans a priori et une méthode bayésienne basée sur un modèle génétique.

Dans un premier temps, une analyse discriminante en composantes principales (DAPC) a été réalisée avec le package adegenet v.2.1.10 sous R v.4.3.0 (Jombart 2008). Cette méthode multivariée, ne faisant aucune hypothèse sur l'équilibre de Hardy-Weinberg ou l'équilibre de liaison, permet une première exploration de la structure génétique. Cette approche permet une visualisation rapide des relations génétiques entre individus et une première estimation du nombre de groupes génétiques. L'utilisation de populations a priori (ici départements ou unités de gestion) a une importance non

négligeable sur les résultats de la DAPC (Miller et al. 2020). Pour cette raison, l'analyse a été réalisée en utilisant les deux découpages.

Le nombre optimal de groupes (K) a été déterminé par la méthode du K-means en comparant les valeurs de BIC (Bayesian Information Criterion) pour K variant de 1 à 16 et le nombre de composantes principales retenues pour l'analyse optimisé par validation croisée afin de maximiser le taux de réassignation correct des individus tout en évitant le surajustement (Thia 2023). Chaque individu se voit assigné à un des groupes génétiques selon une certaine probabilité. Il convient donc de fixer un seuil de probabilité au-dessous duquel l'individu est considéré non-assigné. Les individus non assignés à ce seuil représentent des individus hybrides, portant les caractéristiques de plusieurs groupes identifiés. Pritchard et al. (2000) suggèrent que des seuils de probabilité d'assignation de 0.7 à 0.8 sont généralement utilisés pour équilibrer la précision et la couverture des individus assignés.

Dans un second temps, une analyse bayésienne de clustering a été effectuée avec le logiciel Structure v.2.3.4 (Pritchard et al. 2000) pour confirmer le nombre de populations génétiques et estimer les coefficients d'admixture individuels. Cette méthode, basée sur un modèle explicite supposant l'équilibre de Hardy-Weinberg au sein des populations, permet d'inférer l'ascendance génétique des individus et de détecter d'éventuels événements de métissage. Pour chaque valeur de K (de 1 à 10), dix répliques indépendantes ont été réalisées avec une chaîne de Markov Monte Carlo (MCMC) de 500 000 itérations après une période de burn-in de 100 000 itérations. Le modèle d'admixture avec fréquences alléliques corrélées a été utilisé, sans information a priori sur l'origine géographique des échantillons (modèle no loc prior). Le nombre optimal de populations (K) a été déterminé en combinant l'examen de la log-vraisemblance $\ln P(D)$ et le calcul du ΔK selon la méthode d'Evanno et al. (2005) implémentée dans Structure Harvester Web v.0.6.94 (Earl et vonHoldt 2012). Les répliques pour le K optimal ont été alignées et moyennées avec CLUMPP v.1.1.2 (Jakobsson et Rosenberg 2007) en utilisant l'algorithme Greedy, et les résultats visualisés avec distruct v.1.1 (Rosenberg 2004). L'assignation à un groupe génétique s'est faite sur la base du pourcentage majoritaire d'appartenance (coefficient Q), puis avec un seuil fixé à 70 % ($Q \geq 0,70$) au-delà duquel un individu était considéré comme assigné à une population pure. Les individus présentant des coefficients $Q < 0,70$ pour toutes les populations ont été classés comme "non assignés" ou "admixés".

L'utilisation conjointe de ces deux approches permet d'obtenir une vision robuste et complète de la structure génétique : la DAPC offre une exploration rapide et visuelle sans contraintes de modèle, particulièrement utile en cas de déviations des hypothèses de Hardy-Weinberg, tandis que Structure fournit un cadre inférentiel rigoureux permettant de quantifier précisément les niveaux d'admixture et d'identifier les individus migrants ou hybrides. La concordance entre les deux méthodes renforce la fiabilité des conclusions sur le nombre et la composition des unités génétiques identifiées.

9. Cartographie des distances génétiques inter-individuelles

Enfin, une dernière approche a été menée qui permettait de s'affranchir des limites arbitraires imposées par la définition de "populations" en utilisant les distances interindividuelles plutôt qu'inter-populationnelles.

Deux mesures de distance génétique interindividuelle, différentes mais complémentaires, ont été calculées : la distance a_R de Rousset (Rousset 2000) et le coefficient de parenté de Loiselle (LKC, Loiselle et al. 1995). Les distances interindividuelles a_R correspondent aux rapports $FST/(1 - FST)$ estimés entre paires d'individus plutôt qu'entre populations. De son côté, le coefficient de parenté LKC entre deux individus A et B est défini comme la probabilité d'identité par descendance entre un gène pris au hasard chez A et un gène pris au hasard chez B (Hardy 2003). Nous avons utilisé deux métriques différentes de distances génétiques afin de capter les diverses caractéristiques possibles des jeux de données génétiques. Nous avons utilisé le programme SPAGeDi 1.5 (Hardy et Vekemans 2002) pour calculer ces deux types de distance.

La cartographie des patrons spatiaux des distances interindividuelles représente une approche alternative, mais toujours descriptive, aux méthodes précédentes de groupement génétique. Les distances génétiques interindividuelles ont été cartographiées à l'aide du logiciel MAPI (Piry et al. 2016). L'analyse MAPI est basée sur un réseau spatial dans lequel les échantillons sont reliés par des ellipses et une grille de mailles hexagonales couvrant la zone d'étude. Les valeurs métriques par paires, attribuées aux ellipses, sont moyennées et affectées aux cellules qu'elles intersectent, selon le principe que plus l'ellipse est grande, plus sa contribution aux cellules sous-jacentes est faible (Piry et al. 2016). Cette méthode permet ainsi de générer des cartes représentant le degré de dissimilarité génétique associé à chaque cellule de la grille. Les cellules présentant des valeurs élevées de dissimilarité indiquent que des individus géographiquement proches tendent à être plus génétiquement différents. L'un des avantages de cette méthode est qu'elle permet d'inclure toutes les distances interindividuelles, y compris celles estimées entre des individus non adjacents dans un réseau de connectivité. Nous avons ensuite appliqué la procédure de randomisation implémentée dans le programme pour tester si les valeurs de distance associées aux ellipses sont indépendantes des localisations d'échantillonnage. Dans cette procédure, les positions des échantillons sont permutées, et à chaque permutation, de nouvelles valeurs de distance sont calculées pour créer une distribution nulle pour chaque cellule de la grille. Après application d'une correction du taux de faux positifs (FDR), les cellules dont les valeurs observées sont inférieures (ou supérieures) aux 5 % inférieurs (ou 95 % supérieurs) des valeurs permutées peuvent être agrégées afin de définir des zones où la dissimilarité génétique est significativement plus faible (corridors) (ou plus élevée, barrières) que ce qui serait attendu par hasard.

L'analyse MAPI permet de paramétrer une incertitude dans la localisation des échantillons. Dans la mesure où les échantillons sont localisés à la commune ou au lieu-dit au plus précis, nous avons réglé ce paramètre à 1 km. L'excentricité des ellipses (équivalent à la largeur) a été réglé sur le paramètre recommandé par les auteurs à 0.975, la taille des cellules (résolution de la carte génétique) à 0.25, la distance minimum entre paires d'individus à 1.5km pour exclure les relations possibles de parenté entre individus proches) et le nombre de permutations pour le calcul des zones de significativité à 1000 (valeur conseillée par les auteurs).

3. Résultats et interprétations

1. Vérification du jeu de données

La courbe d'accumulation du jeu de données nous indique que les microsatellites utilisés sont suffisamment informatifs pour discriminer les différents individus puisqu'à partir de 5 microsatellites pris aléatoirement dans le panel, tous les individus sont discriminés (Figure 3).

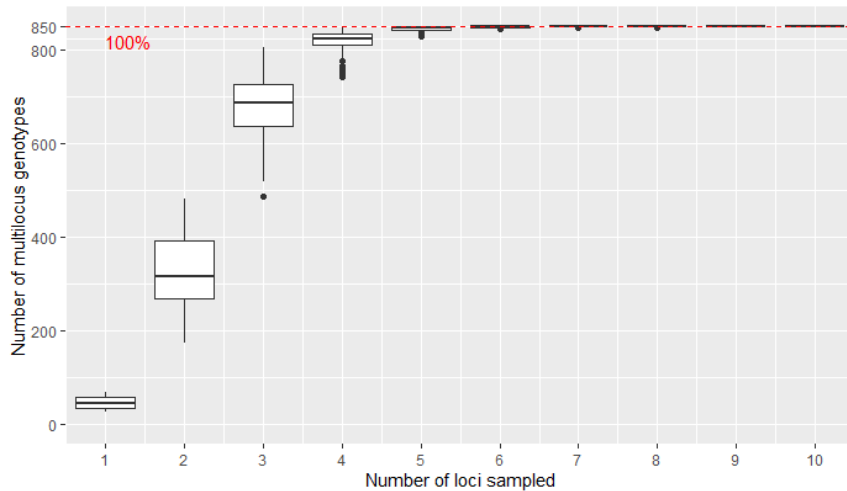


Figure 3. Courbe d'accumulation des génotypes qui présente le nombre de génotypes multilocus obtenus en fonction du nombre de loci échantillonnés

Au niveau des déséquilibres de liaison, le test global montre une association significative entre les marqueurs ($p = 0.005$). La plupart des valeurs étant inférieures à 0.1, les marqueurs peuvent être considérés comme indépendants. Une seule paire (OarFCB5 / OarFCB304) présente une corrélation modérée (0.3), insuffisante pour justifier une exclusion (pour information, cela signifie que 9% de la variance d'un marqueur est expliquée par l'autre).

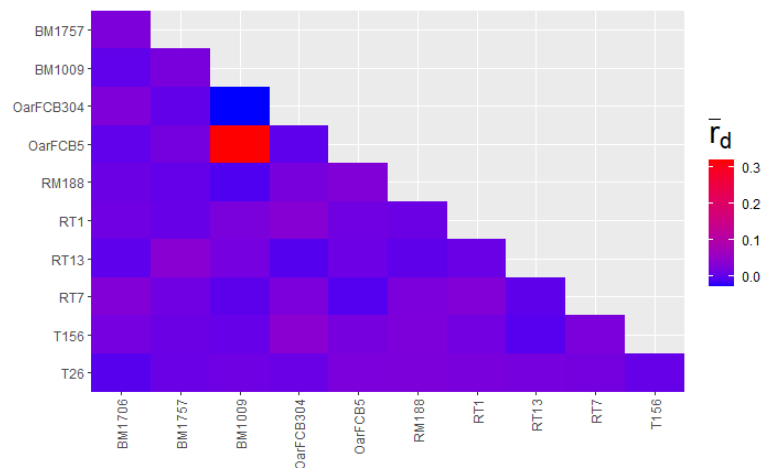


Figure 4. Carte de chaleur représentant les coefficients de corrélation entre les paires de loci utilisés

Le nombre d'homozygotes observé par locus révèle une variabilité marquée entre les marqueurs microsatellites avec quelques locus qui se démarquent des autres. En particulier, le locus, RT13, présente un nombre d'homozygotes exceptionnellement élevé (>500) (valeurs extrêmes représentées par un point rouge, Figure 5). La probabilité de présence d'allèles nuls est donc élevée avec plus de 50% des individus homozygotes sur ce locus quand moins d'un quart serait attendu théoriquement. La méthode de Brookfield (1996) confirme qu'il existe une forte probabilité pour que le locus RT13 présente des allèles nuls (26%).

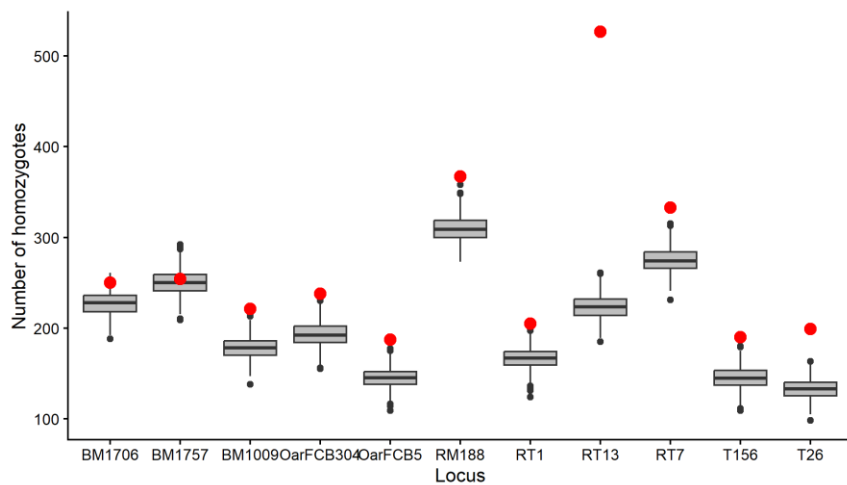


Figure 5. Nombre d'homozygotes observé par locus par rapport à l'attendu

Tableau 2. Fréquence des allèles nuls par marqueur (arrondies au centième)

Marqueur	Observed_frequency	Median_frequency	Percentile_2.5	Percentile_97.5
BM1706	0.02	0.02	0.00	0.03
BM1757	0.00	0.00	-0.01	0.02
BM1009	0.03	0.03	0.01	0.05
OarFCB304	0.03	0.03	0.01	0.05
OarFCB5	0.03	0.03	0.01	0.05
RM188	0.04	0.04	0.02	0.06
RT1	0.03	0.02	0.01	0.04
RT13	0.26	0.26	0.23	0.29
RT7	0.04	0.04	0.02	0.06
T156	0.03	0.03	0.01	0.05
T26	0.04	0.04	0.03	0.06

Heatmap showing the deviation from Hardy-Weinberg equilibrium for 12 loci across five populations. The color scale represents $-\log_{10}(p_{adj})$, ranging from 4 (yellow) to 10 (black).

Locus	CANTAL	HAUTE-LOIRE	CORREZE	CREUSE	ARDECHE
BM1706	White	White	White	White	White
BM1757	White	White	White	White	White
BM1009	Dark Purple	Yellow	White	White	White
OarFCB304	Orange	White	Dark Purple	Red	White
OarFCB5	White	White	Yellow	White	White
RM188	White	White	Black	White	White
RT1	White	White	White	White	White
RT13	Dark Purple	Dark Purple	Dark Purple	Dark Purple	White
RT7	White	White	White	White	White
T156	White	White	White	White	White
T26	White	White	Dark Purple	White	White

Au passage, on note que la Corrèze se démarque des autres départements avec des écarts significatifs à l'équilibre d'Hardy-Weinberg sur 5 loci (4 sans RT13), suggérant d'ores-et-déjà la présence de sous-groupes génétiques sur ce territoire.

17

2. Variabilité génétique

Conformément à l'attendu, le nombre d'allèles identifiés par département augmente avec le nombre d'individus échantillonnés. Ici, on observe que le nombre d'allèles s'étend de 74 allèles pour l'Ardèche à 105 pour la Haute-Loire et la Corrèze.

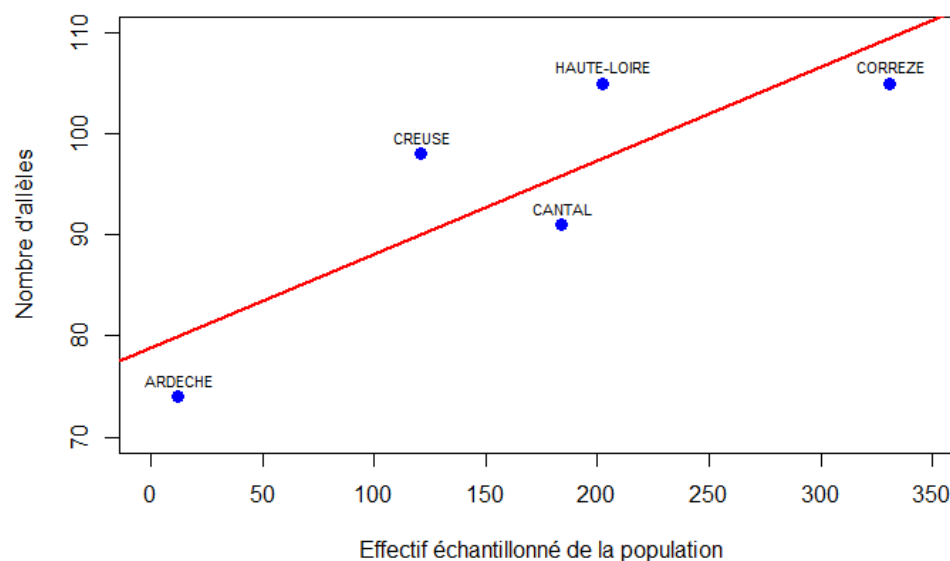


Figure 7. Relation entre le nombre d'allèles et le nombre d'individus échantillonnés dans un département.

Les populations des 5 départements présentent une richesse allélique assez forte ($Ar \approx 5.8$ (Cantal)– 6.2 (Ardèche), Figure 8 gauche). On observe également que ces richesses alléliques sont proches les unes des autres et ne diffèrent pas significativement l'une de l'autre (Friedman, $\chi^2 = 7.05$, $df = 4$, p -value = 0.13). Le nombre d'échantillons représentant l'Ardèche explique les résultats obtenus pour cette population, à savoir qu'avec si peu d'individus, les estimations sont peu fiables et la richesse allélique est probablement artificiellement élevée.

Les taux moyens d'hétérozygotie observée (0.70 – 0.72) et d'hétérozygotie attendue (0.72 – 0.76) sont élevés et relativement proches, ce qui traduit une diversité génétique importante et bien maintenue (Figure 8 droite). La différence entre hétérozygoties observée et attendue n'est pas significative sur l'ensemble des populations (test de Bartlett, Bartlett's $K^2 = 1.35$, $df = 1$, p -value = 0.25). Le déficit en hétérozygotes observés sur chacune des populations est faible. En revanche, comme présenté en Figure 6, l'écart entre hétérozygotie attendue et observée (écart d'Hardy-Weinberg) est faible mais significatif pour plusieurs loci en Corrèze. Après élimination du risque d'allèles nuls, ce résultat trouve deux explications possibles : un léger phénomène de consanguinité (effet d'une dispersion plus faible que dans les autres populations par exemple) ou la présence de microstructures ou sous-groupes.

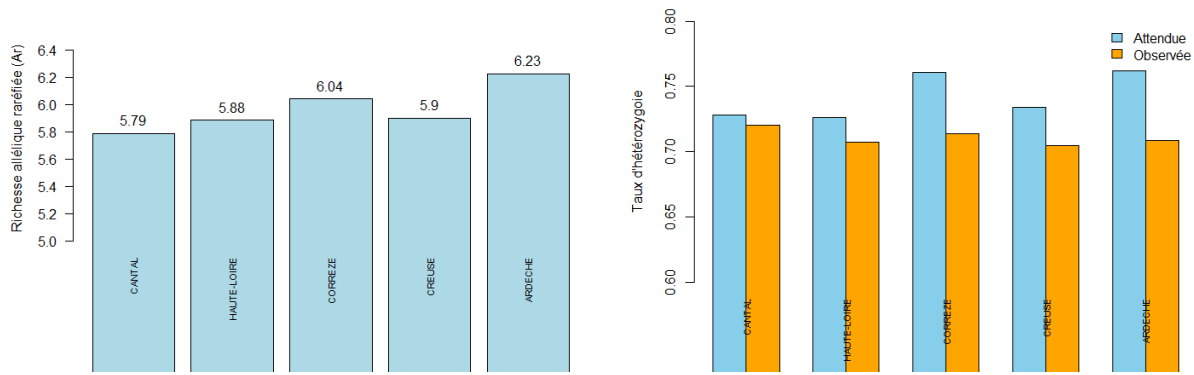


Figure 8. Histogrammes représentant : à gauche, la richesse allélique raréfiée moyenne (A_r) et à droite, les taux d'hétérozygotie attendue et observée par département

Ces valeurs de richesse allélique contrastent fortement avec l'histoire démographique récente de ces populations. En effet, à la fin du XIXe siècle, le Cerf élaphe avait disparu de la plupart des massifs forestiers de l'Europe de l'Ouest et on considère qu'entre un tiers et la moitié des populations actuellement présentes en France est issu de repeuplements effectués à partir des années 1950 principalement à partir des Réserves Nationales de Chasse de Chambord (41) et de la Petite Pierre (67) (Klein 1990; LEDUC et KLEIN 2004). Dans le cas spécifique du Massif central, les réintroductions ont été limitées (une dizaine d'individus en Corrèze il y a environ 50 ans), ce qui aurait pu générer un goulot d'étranglement démographique majeur et un appauvrissement génétique durable, ce qui n'est manifestement pas le cas.

A l'échelle continentale, une synthèse multi-sites (Zachos et al. 2016) sur le Cerf élaphe reportent des valeurs de richesses alléliques et des taux d'hétérozygotie spatialement très variables d'une population à l'autre (A_r de 2.52 à 6.10 ; H_e de 0.33 à 0.72 ; H_o de 0.29 à 0.70). Nos résultats de richesse allélique se situent donc dans la fourchette haute de ces valeurs, soit comparables à celles obtenues en Europe centrale (Pologne, Roumanie), des populations continentales non appauvries génétiquement.

Le niveau de richesse allélique des populations du Massif central et leurs valeurs des taux d'hétérozygotie observée et attendue indiquent ici une faible dérive génétique qui peut être expliquée soit par des effectifs efficaces importants soit par un brassage génétique efficace et donc une bonne connectivité entre ces populations.

D'après ces résultats, les populations de Cerf élaphe du Massif central semblent plutôt de grande taille et relativement bien connectées entre elles.

3. Différenciation génétique intra et inter population

Les indices de fixation F_{IS} obtenus sur les 5 départements sont positifs, de faibles à modérés (0.013-0.112). Le nombre d'échantillons collectés en Ardèche (n=12) explique les résultats obtenus pour ce territoire, à savoir qu'avec si peu d'individus, les estimations ne sont pas fiables avec un risque fort de biais d'échantillonnage et une richesse allélique artificiellement élevée.

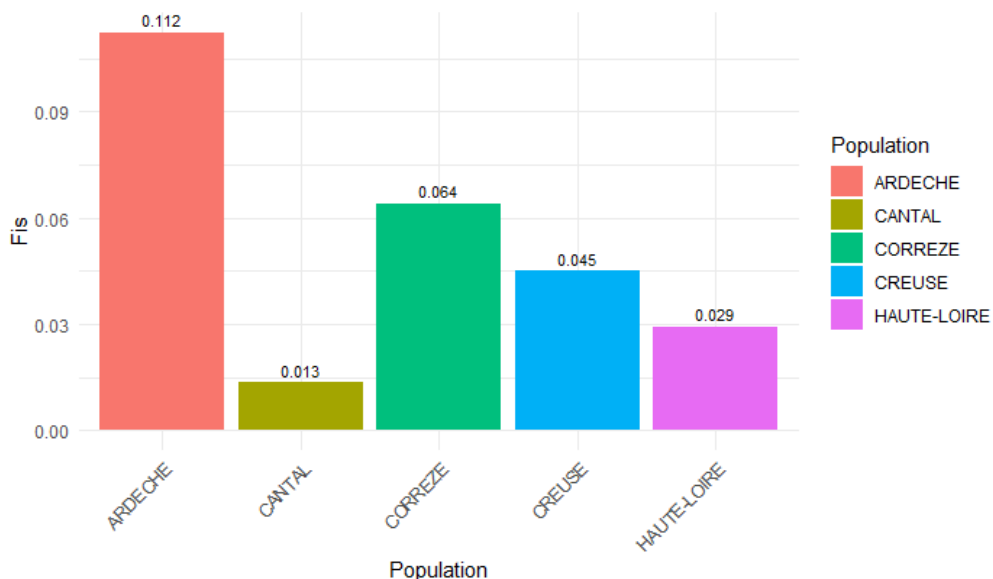


Figure 9. F_{IS} moyen par population pour l'ensemble des 10 loci retenus

Les échantillons prélevés dans le Cantal forment une population à l'équilibre d'Hardy-Weinberg (n=184, F_{IS} =0.013, $H_o \approx H_e$ 0.72 vs 0.73), c'est-à-dire en quasi-panmixie avec peu ou pas de déficit en hétérozygotes. Ce résultat suggère que les individus se déplacent et se reproduisent sans contrainte majeure sur ce territoire. De même, en Haute-Loire, peu de différenciation génétique interne est signalée (n=202, F_{IS} =0.029, H_o vs H_e). Les échanges entre individus y semblent assez peu contraints. En Creuse, la différenciation génétique entre individus du département augmente légèrement avec un indice de fixation intra-population à 0.045 (n=121). Cette valeur reste modérée mais indique une légère structuration intra-départementale (présence potentielle de groupes locaux). Enfin, la Corrèze est le département qui présente l'indice de fixation F_{IS} le plus fort à 0.064 (n=331), représentant un déficit en hétérozygotes observés (H_e vs H_o). Au vu de l'effectif échantillonné important, le signal est robuste et traduit une subdivision locale incontestable (effet Wahlund par exemple).

Cette différence territoriale dans la structuration génétique (faible à modérée) des populations peut être expliquée par une différence de paysage dans les territoires impliquant des barrières plus ou moins importantes, ou encore un contexte social hétérogène avec des différences de densités de population impliquant une variabilité des fréquences et des distances de dispersion. On s'attend à une différenciation génétique plus faible dans les territoires très denses car ils maintiennent une forte diversité génétique d'une part et d'autre part, génèrent plus de brassage génétique (mouvements de dispersion individuels plus importants en nombre et en distance).

Par ailleurs, les départements les plus éloignés génétiquement sont aussi les plus éloignés géographiquement (Figure 10) et indique l'existence d'un patron d'isolement par la distance. En effet, les départements les plus différents entre eux sont la Haute-Loire et la Creuse avec un indice de 5.8%. Cependant, ces indices restent modérés suggérant qu'il n'y a pas de forte structuration génétique entre eux.

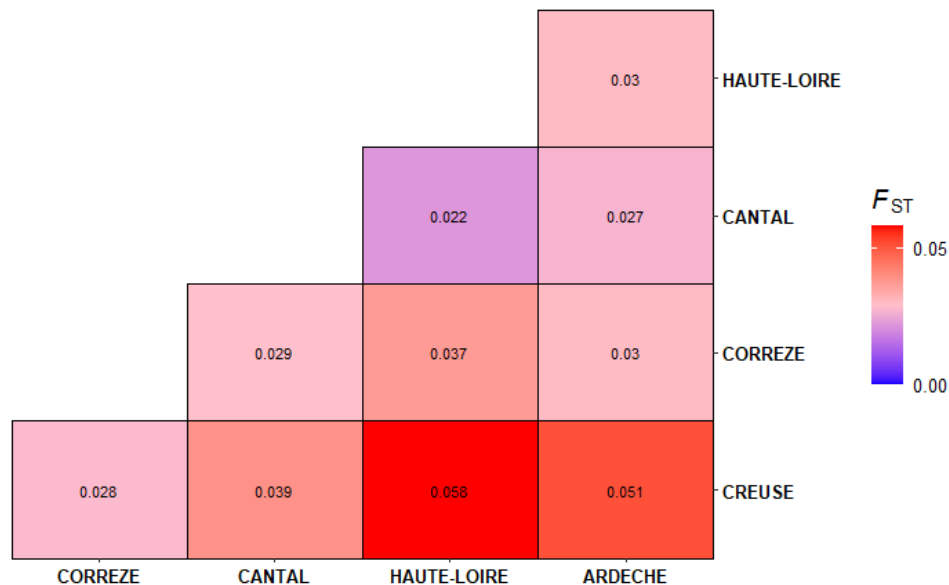


Figure 10. Indice de fixation F_{ST} par paire de populations pour les 5 départements du site d'étude

Du fait de la séparation artificielle des individus par département, cette différenciation a également été analysée à l'échelle des unités de gestion. L'inconvénient lié au fait de descendre à cette échelle est le manque d'individus représentatifs dans certaines unités (Tableau 3). Ainsi, Bussière, Cantal, Causse et Juillac sont représentées par 4 à 6 individus, ce qui est trop peu pour calculer un indice de fixation. Nous avons supprimé 6 unités de gestion qui comprenaient moins de 20 échantillons pour l'analyse suivante des F_{ST} par paire de populations. Ici encore, les indices les plus forts sont pour les unités de gestion les plus éloignées (les cerfs du Sud de la Creuse et ceux du Haut Allier et des Trois vallées) mais la comparaison Marcillac et Truyère sort également du lot.

Tableau 3. Effectif des échantillons par unité de gestion cynégétique

Alagnon	Artense	Bourganeuf	Bussiere	Cantal	Causse	Cere	Combenevre	SudCreusois Dep	HautAllier
61	64	37	6	4	6	18	87	26	86
Juillac	Marcillac	Millevalche	Mts Cantal	Pinatelle	RochedeVic	SudCreusois	Trois vallées	Truyere	Uzerche
4	151	62	62	21	12	73	22	26	22

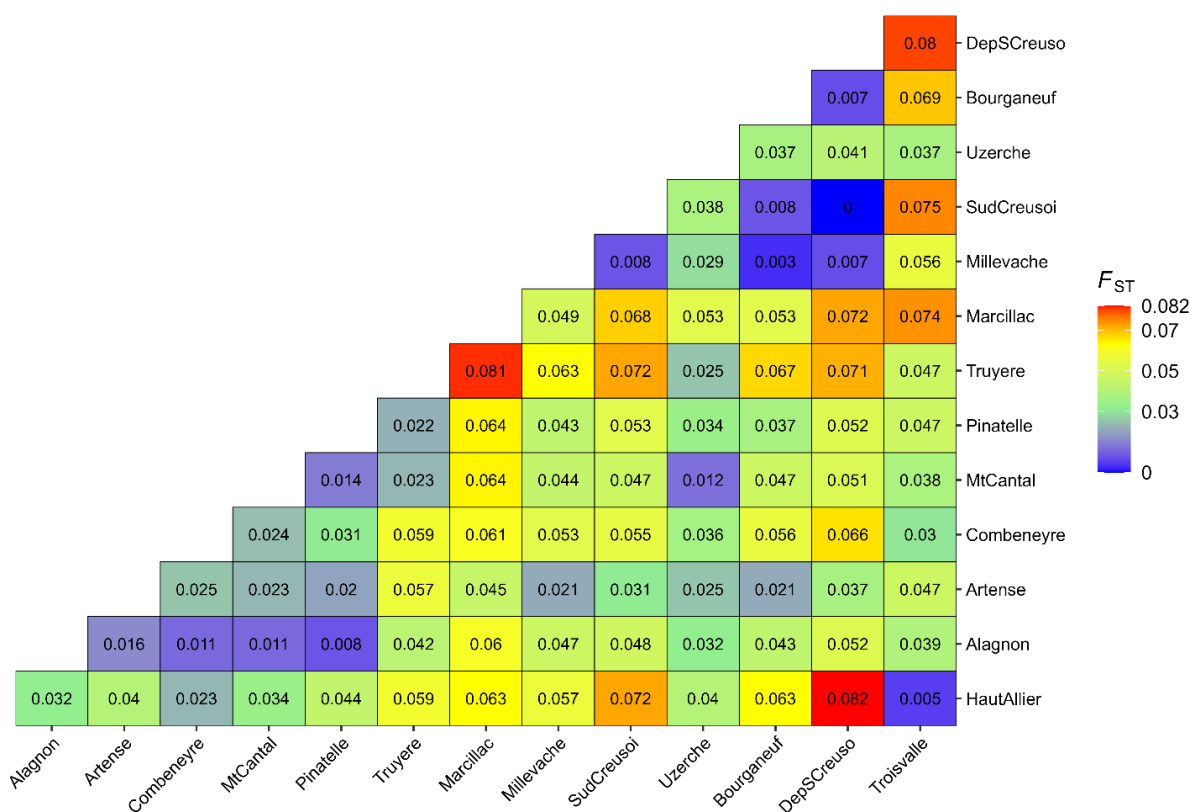


Figure 11. Indices de fixation F_{ST} par paire d'unités de gestion cynégétique

Une AMOVA hiérarchique réalisée sur les départements et les unités de gestion complète ces analyses et révèle que la structure génétique entre départements est d'environ 4.8%, celle entre unités de gestion est de 5.1% et celle entre individus de 90%. De plus, les tests de permutation montrent que tous les niveaux hiérarchiques sont significativement différents de zéro ($p < 0.001$), indiquant que la structure génétique existe à la fois entre départements, entre unités de gestion et au sein des échantillons.

Le groupe « Département » explique 5 % de la variance génétique totale, une proportion similaire à celle observée pour le groupe « Unité de gestion » (Tableau 4). Cette différenciation génétique entre départements reste modérée alors qu'on aurait pu s'attendre à une structure plus marquée à cette échelle géographique. Deux hypothèses non exclusives peuvent expliquer cette observation.

Tableau 4. Résultats de l'AMOVA hiérarchique (Population/Unité de gestion). Df pour les degrés de liberté, Somme des carrés et Carré moyen pour les variances brutes, Sigma pour la variance estimée, % Variation pour la part de variance expliquée et P-value qui donne la significativité du test de Monte-Carlo

Source	Df	Somme des carrés	Carré moyen	Sigma	% Variation	P-value
Entre populations	4	174.466	43.617	0.198	4.8	0.001
Entre unités de gestion	20	201.832	10.092	0.210	5.1	0.001
Dans les échantillons	825	3074.800	3.727	3.727	90.1	0.001
Total	849	3451.098	4.065	4.135	100.0	NA

Rappelons que la structuration génétique des populations résulte d'un équilibre dynamique entre plusieurs forces évolutives, dont l'effectif efficace (N_e), la dérive génétique, et la migration (ou dispersion), celles-ci jouant des rôles clés et souvent antagonistes. Ainsi, la première hypothèse est un isolement peu marqué entre départements et donc des flux de gènes peu contraints entre ces territoires. La deuxième hypothèse est un effectif efficace élevé sur certains territoires. D'après les tableaux de chasse, les populations de cerfs au sein de certains départements sont assez abondantes. Cette caractéristique atténue la différenciation génétique entre les populations en limitant les effets de la dérive génétique aléatoire par maintien de la diversité génétique, même si les événements de dispersion sont limités.

4. Patron d'isolement par la distance

A l'échelle des unités de gestion cynégétique, on détecte une corrélation positive significative entre distance géographique et distance génétique (droite de régression ascendante) (Figure 12, Test de Mantel, $r=0.37$, $p\text{-value}=0.003$ et pour le log de la distance géographique : $r=0.38$, $p\text{-value}=0.001$). Le nuage de points montre une densité élevée (zones jaune-rouge) autour de la droite de régression qui lie les deux types de distance. Cette relation qui semble linéaire est conforme au modèle d'isolement par la distance. La distance géographique, comme chez toute espèce terrestre, est un facteur extrêmement structurant de l'information génétique entre les populations.

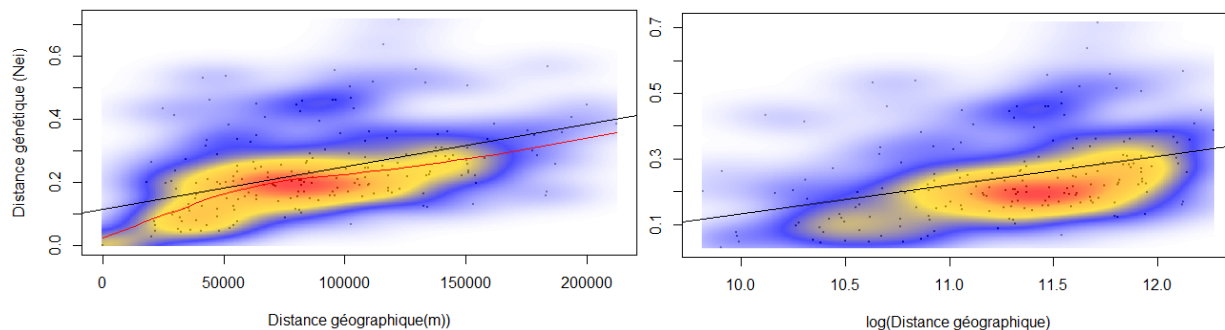


Figure 12. Nuage de points des distances de Nei par paire de populations en fonction de leur distance géographique (m) (à gauche) et du logarithme de leur distance géographique (à droite). Superposition du kernel de densité du nuage de points, de la droite de corrélation linéaire (en noir), et de la droite de corrélation lissée entre les deux variables (en rouge).

L'indice de parenté r est positif et significatif pour les plus courtes distances (< 60 km), indiquant que les individus proches dans l'espace sont aussi génétiquement plus proches que prévu aléatoirement (Figure 13). Au-delà de cette distance, r décroît rapidement, devient négatif et se stabilise autour de zéro, ce qui traduit une diminution progressive de la similarité génétique avec la distance, typique d'un patron d'isolement par la distance, caractéristique d'une dispersion limitée dans l'espace. La distance à laquelle $r = 0$ (~50-60 km) donne un ordre de grandeur de l'échelle spatiale du flux génique. Cela suggère que la dispersion effective (celle qui contribue à la reproduction) opère principalement à cette échelle. La plupart des événements de dispersion se font donc probablement en-dessous de 60km. Toutefois, cela n'exclue pas la présence de quelques

individus long-dispersants. Les individus situés à entre 80 et 180km de distance sont moins apparentés que prévu par le hasard, ce qui suggère la présence de populations génétiquement différenciées à ces distances. Cette signature spatiale est typique d'une espèce à dispersion natale limitée avec fidélité au site.

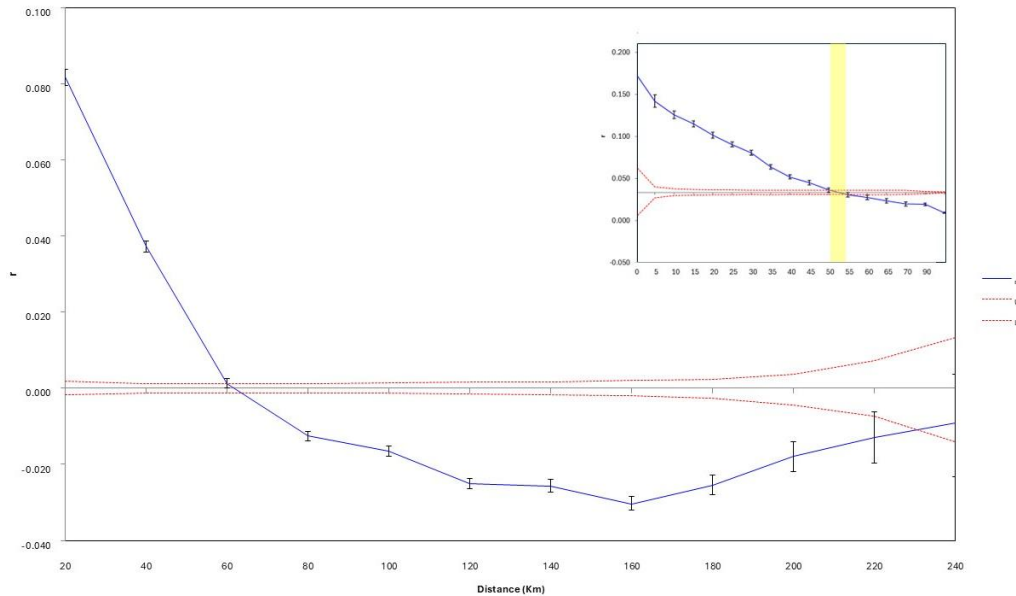


Figure 13. Graphique représentant l'autocorrélation spatiale interindividuelle en fonction des classes de distances géographiques de 20km. En haut à droite, zoom sur le patron d'autocorrélation spatiale en dessous des 90km (avec des classes de distances de 5km).

A cette étape, l'analyse est reproposée en fonction des sexes. En effet, nous avons vérifié des différences potentielles de patron d'autocorrélation spatiale entre les groupes mâles et femelles.

5. Patron d'isolement par la distance en fonction du sexe

Chez les femelles, on retrouve un patron d'autocorrélation positif et significatif aux courtes distances (entre 5 et 50 km environ) puis négatif et significatif après 55km. Les femelles présentent donc une structure génétique spatiale caractéristique d'une dispersion limitée. Cela suggère que les femelles restent relativement proches de leur site natal avec formation de groupes matrilineaires localisés (comme c'est connu chez cette espèce) avec des flux restreints à 50km maximum.

Chez les mâles, l'autocorrélation positive et significative est légèrement moins élevée pour les distances inférieures à 5km (0.115 pour les femelles vs 0.106 pour les mâles). La distance critique au-delà de laquelle les individus ne sont pas plus génétiquement ressemblants qu'à l'attendu est légèrement supérieure (au-delà de 65km) à celle observée sur les femelles. Cela suggère que bien que potentiellement plus dispersifs, les mâles maintiennent une structure de voisinage forte (en termes de reproduction efficace).

Par conséquent, contrairement à ce qu'on pourrait attendre, les deux sexes montrent une structure spatiale globalement similaire avec des distances critiques et des pentes de décroissance de similarité génétique très comparables.

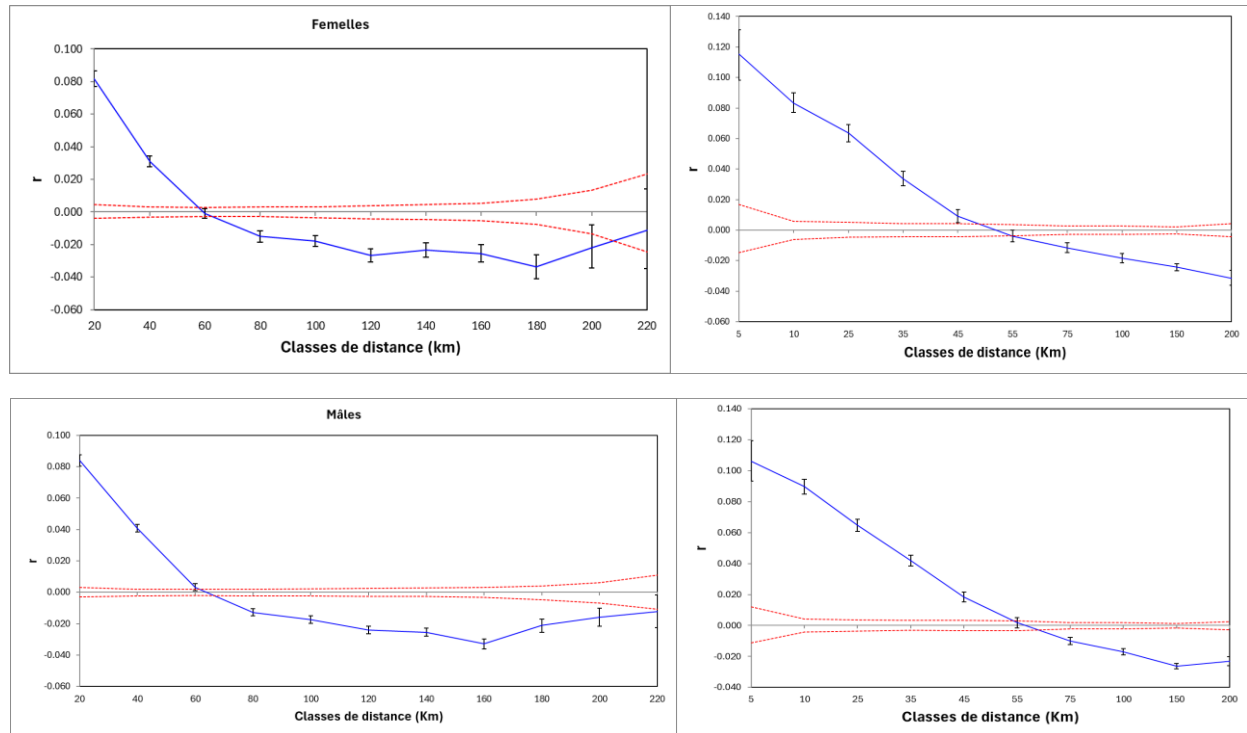


Figure 14. Corrélogrammes d'autocorrélation spatiale pour les femelles (en haut) et les mâles (en bas) de Cerf élaphe. Les graphiques de gauche présentent les données par rapport à des classes de distances stables de 20km d'écart, ceux de droite présentent les données sur des classes de distances variables avec un zoom sur les distances les plus faibles.

La moyenne des indices d'assignation corrigés est de $0.0460 \pm SD = 0.0389$ ($t = 26.436$, $p\text{-value} = <2e-16$) pour les mâles ($N=500$) et de $0.0478 \pm SD = 0.0416$ ($t = 21.334$, $p\text{-value} = <2e-16$) pour les femelles ($N=345$) (Figures 15 et 16). Les populations de mâles et de femelles sont donc significativement spatialement structurées avec des individus à tendance philopatrise (faible mais significative) pour les deux sexes : 87.2 % des mâles et 88.7 % des femelles sont plus similaires à leur population locale. On peut voir sur la figure 16 que quelques individus seulement ont des indices d'assignation négatifs (individus probablement dispersants). Ces indices ont une variance modérée montrant que la stratégie de dispersion est relativement homogène d'une part et similaire entre sexes d'autre part. En effet, la différence entre mâles et femelles n'est pas significative.

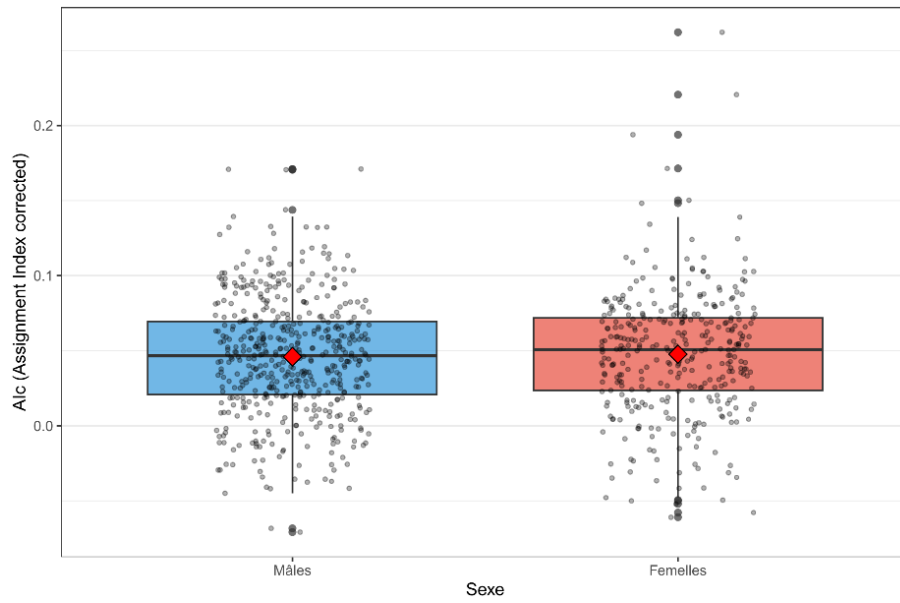


Figure 15. Boîtes à moustaches des indices d'assignation corrigés en fonction du sexe. Les losanges rouges représentent la moyenne de ces indices.

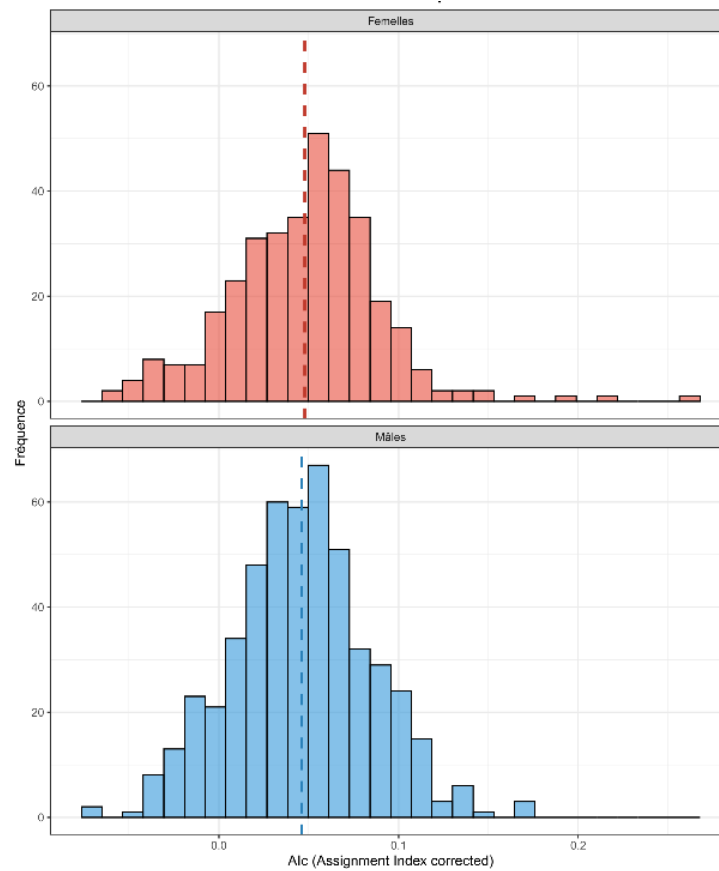


Figure 16. Histogrammes de distribution des valeurs des indices d'assignation corrigés pour les femelles (en haut) et les mâles (en bas) avec représentation de la valeur moyenne en ligne pointillée

Ce résultat ne correspond pas avec ce que l'on trouve dans la littérature, soit une dispersion biaisée en faveur des mâles avec des femelles montrant une forte philopatrie (Pérez-Espona et al. 2010; Clutton-Brock et Lukas 2012; Frantz et al. 2008; Prévot et Licoppe 2013; Gao et al. 2025).

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer l'absence d'un signal de long-dispersants, attendus notamment chez les mâles. La première hypothèse est la fragmentation du paysage, soit la limitation des distances de dispersion par la présence de barrières écologiques ou anthropiques de type infrastructures de transport ou encore la disparition d'un habitat favorable permettant les déplacements. Une autre hypothèse possible est une pression de sélection plus forte sur les long-dispersants et donc ici les mâles, qui seraient soumis à une plus forte mortalité. De nombreuses études ont démontré que l'augmentation de la prédation réduit significativement les distances de dispersion chez diverses espèces (Yoder 2004; Bonte et al. 2012), les individus en déplacement étant particulièrement vulnérables à la prédation en raison de leur méconnaissance du terrain et de l'absence d'abris établis (Wolff 1997). En présence de prédateurs, on observe d'ailleurs que la structure génétique locale de la population « proie » est plus forte (Banks et al. 2007) avec plus de philopatrie (Haughland et Larsen 2004). Sur notre site d'étude, la forte prédation peut être exercée à la fois par des prédateurs naturels et/ou par la chasse. Le principal prédateur naturel du Cerf est le Loup. Un couple (qui s'est reproduit cette année) est bien présent en Creuse/Corrèze, mais leur arrivée est trop récente pour impacter la structure génétique de la population de cerfs telle qu'elle est observée aujourd'hui. Cette hypothèse de pression sélective peut en revanche être supportée par la quête des trophées à la chasse, tournée vers les mâles. Enfin, une troisième hypothèse est la présence de compétition forte pour l'accès aux femelles dans les populations denses. Quelques individus dominants ont accès à la reproduction et le reste des mâles (dispersants ou non) restent en périphérie, « inefficaces » génétiquement.

La combinaison d'un patron d'isolement par la distance, avec une majorité d'évènements de dispersion inférieurs à 60 km, et de faibles niveaux de différenciation génétique entre départements (<6 %), suggère que les populations concernées présentent probablement des effectifs efficaces relativement élevés. Ceux-ci atténuent l'impact de la dérive génétique et compensent en partie la restriction des distances de dispersion. Cependant, de faibles niveaux de différenciation pourraient également résulter d'un flux génique plus important qu'attendu ; les deux mécanismes ne sont pas mutuellement exclusifs.

6. Structuration génétique à fine échelle

L'analyse DAPC conduite à l'échelle départementale (Figure 17) met en évidence une différenciation génétique modérée mais statistiquement détectable entre les cinq départements du Massif central. Le premier axe discriminant (DF1), qui explique près de 56 % de la variance entre groupes, reflète un gradient génétique globalement cohérent avec l'organisation spatiale des départements. L'empiètement marqué des ellipses d'intervalles de confiance (95 %) suggère

toutefois que les différences interdépartementales restent faibles au regard de la variabilité intra-départementale.

Le second axe discriminant (DF2, 18 % de la variance) sépare davantage le Cantal et la Haute-Loire, deux départements pourtant adjacents. Cette signature inattendue suggère que la distance géographique seule n'explique pas entièrement la structuration génétique : 1) des discontinuités écologiques ou topographiques pourraient limiter les échanges (relief volcanique, forêts morcelées, vallées encaissées) ; 2) des infrastructures linéaires (notamment l'A75) pourraient réduire, même partiellement, les flux géniques ; 3) des histoires de gestion distinctes, comme des niveaux de prélèvement contrastés ou des épisodes de recolonisation différenciés, peuvent aussi générer des divergences génétiques locales ; et enfin, 4) des différences de densité de population peuvent moduler la fréquence et la distance des dispersions, accentuant certaines divergences sans pour autant isoler complètement les populations.

Ces patterns seront examinés avec plus de finesse via les analyses STRUCTURE, MAPI et les assignations à l'échelle des unités de gestion cynégétiques, qui permettront de déterminer si ces divergences départementales correspondent à des discontinuités localisées ou à des tendances régionales plus larges.

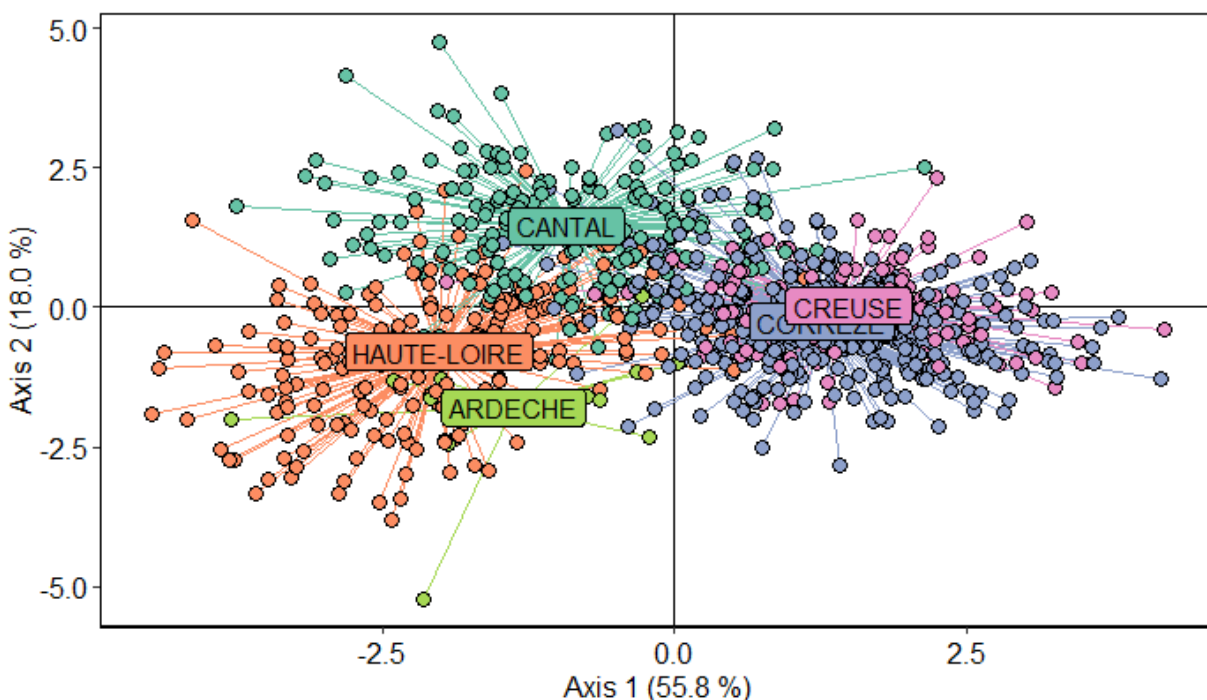


Figure 17. Nuage de points d'une analyse DAPC affichant les populations départementales positionnées le long des fonctions discriminantes (DF) 1 (55.8%) et 2 (18.0%).

DAPC A L'ECHELLE DES UNITES DE GESTION CYNEGETIQUES

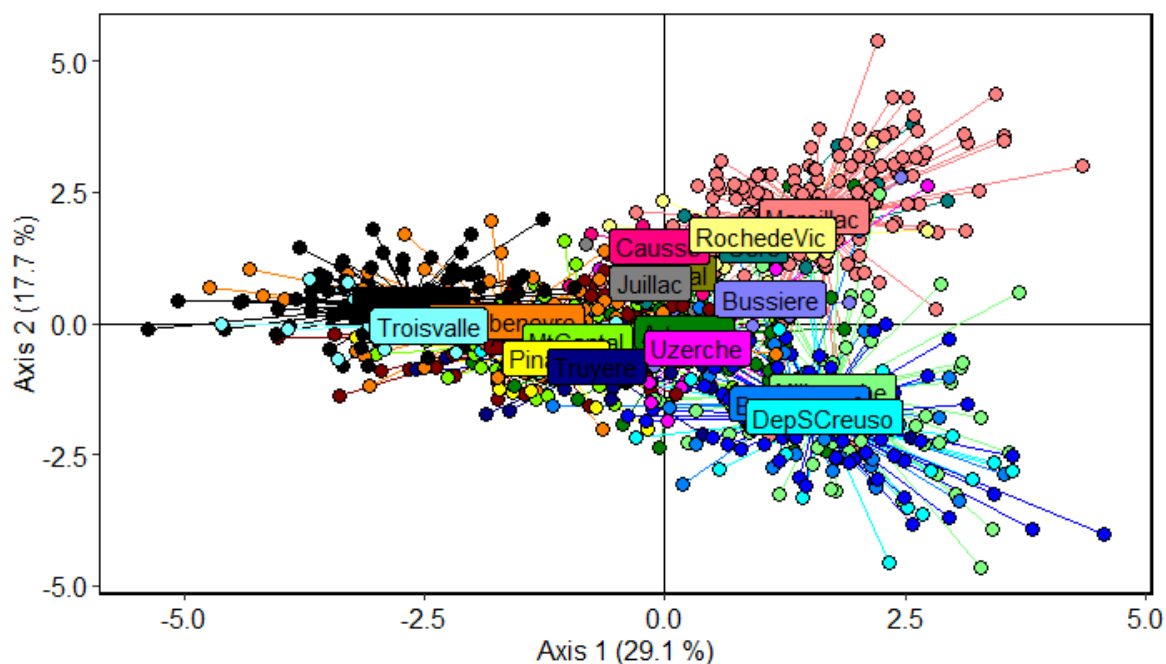


Figure 18. Nuage de points d'une analyse DAPC affichant les individus selon leur appartenance aux différentes unités de gestion cynégétique positionnées le long des fonctions discriminantes (DF) 1 (29.1%) et 2 (17.7%).

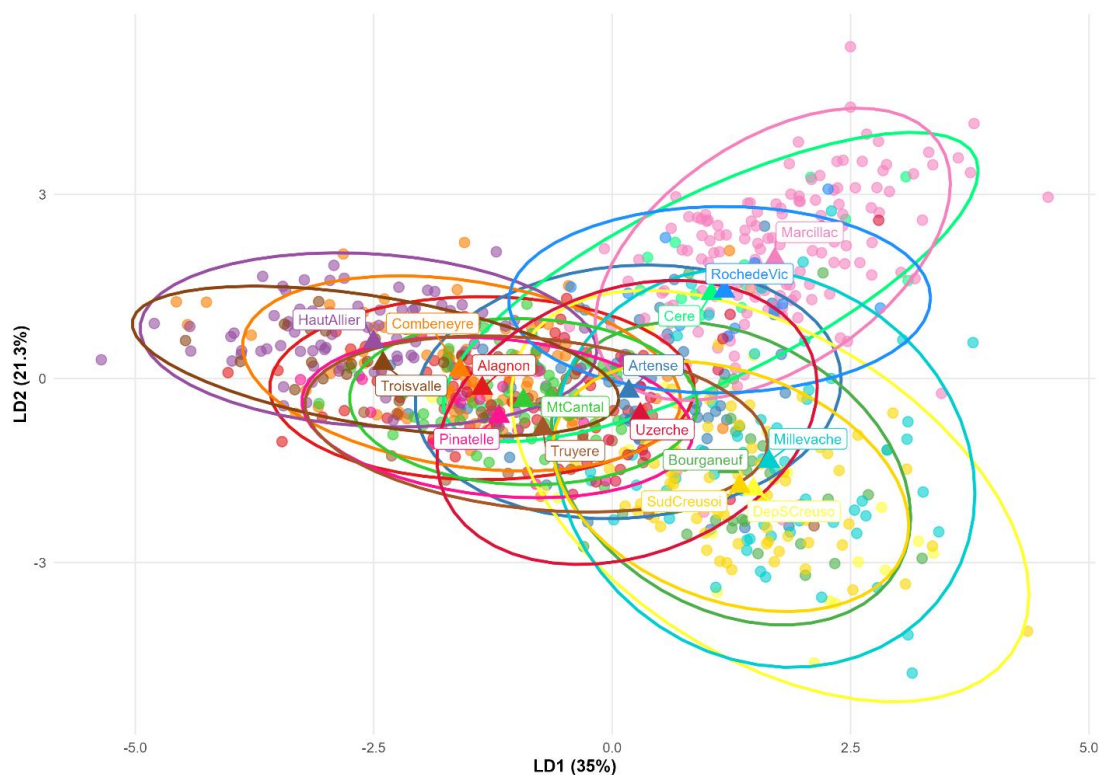


Figure 19. Nuage de points d'une analyse DAPC affichant les individus selon leur appartenance aux différentes unités de gestion cynégétique le long des fonctions discriminantes LD1 (35%) et LD2 (21%). Seules les unités de gestion contenant plus de 10 individus ont été conservées.

L'analyse DAPC conduites à l'échelle plus fine des unités de gestion cynégétiques (Figures 18 et 19) révèle une structuration plus diffuse. Les axes discriminants capturent individuellement une proportion plus faible de variance (LD1 = 29.1 %, LD2 = 17.7 %), ce qui est attendu lorsque le nombre de groupes augmente et que les différences génétiques deviennent plus subtiles.

À cette échelle, la structuration génétique correspond davantage à un **continuum spatial** qu'à des unités génétiques nettement séparées. Cette configuration est cohérente avec un patron d'isolement par la distance, identifié dans les analyses précédentes, des effectifs efficaces élevés, limitant la dérive génétique et favorisant la conservation d'une diversité élevée et des dispersions majoritairement limitées à < 50–60 km, mais suffisantes pour maintenir la connectivité à l'échelle régionale. Ainsi, l'information génétique reflète davantage un gradient spatial progressif qu'une segmentation nette en entités biologiques discrètes. On relève cependant la position atypique dans ce gradient du groupe d'unités cynégétiques : Marcillac, Roche-de-Vic et Cere.

Cette interprétation des résultats DAPC est cohérente avec les analyses précédentes montrant des indices de fixation F_{ST} modérés entre départements (<6%), une AMOVA révélant que seulement 4,8% de la variance génétique est expliquée par les différences entre départements, et des corrélogrammes d'autocorrélation spatiale indiquant un patron classique d'isolement par la distance. L'ensemble de ces résultats converge vers un schéma de métapopulation faiblement structurée avec une connectivité fonctionnelle maintenue à l'échelle régionale, malgré des distances de dispersion individuelle apparemment limitées à quelques dizaines de kilomètres.

DETERMINATION DU NOMBRE OPTIMAL DE GROUPES GENETIQUES (K)

L'examen du critère d'information bayésien (BIC) indique une décroissance régulière sans rupture marquée, ce qui traduit une structuration génétique faible à modérée des populations (Figure 20). Cependant, un infléchissement clair de la pente apparaît autour de $K = 4$, suggérant que ce nombre de clusters représente le meilleur compromis entre complexité et pouvoir discriminant.

La comparaison visuelle des DAPC pour $K = 4$ et $K = 5$ confirme cette interprétation. A $K = 4$, les groupes sont cohérents, bien séparés et interprétables. A $K = 5$, le groupe supplémentaire se superpose largement à un groupe existant, signalant un surajustement plus qu'une structure génétique réelle. Ces observations, associées à la cohérence géographique des groupes obtenus, justifient le choix de $K = 4$ (Figure 21).

Le seuil d'assignation fixé à 0.80, soutenu par les recommandations de Paetkau et al. (1995) et confirmé par les validations empiriques (Caniglia et al. 2020), assure un bon compromis entre précision des assignations et proportion d'individus classés. Au seuil retenu, environ 17 % des individus restent non assignés — un niveau attendu dans des populations faiblement structurées ou dans les zones de contact entre groupes.

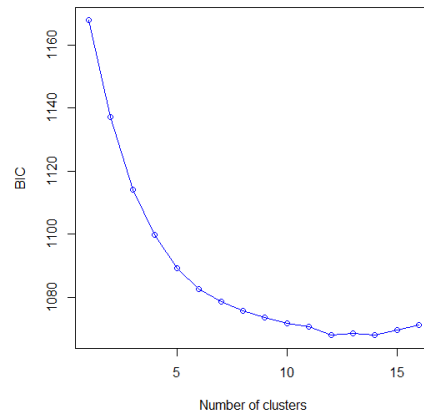


Figure 20. Valeurs du critère d'information bayésien (BIC) en fonction du nombre de groupes génétiques

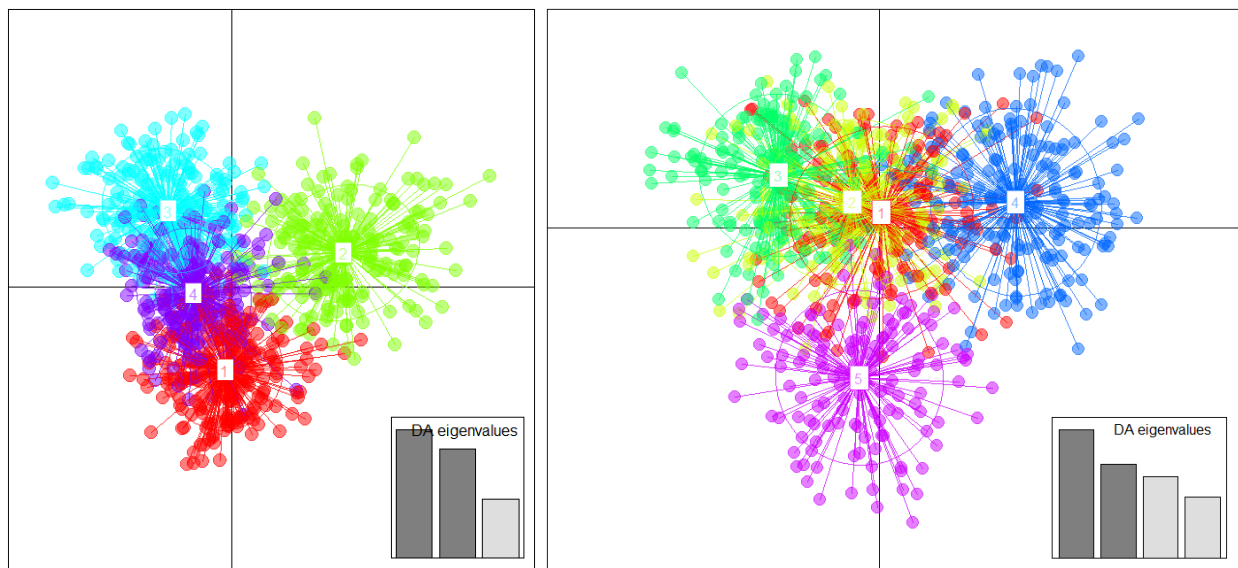


Figure 21. Analyse discriminante en composantes principales (DAPC) des individus génotypés en 4 groupes (graphique de gauche) et en 5 groupes (graphique de droite).

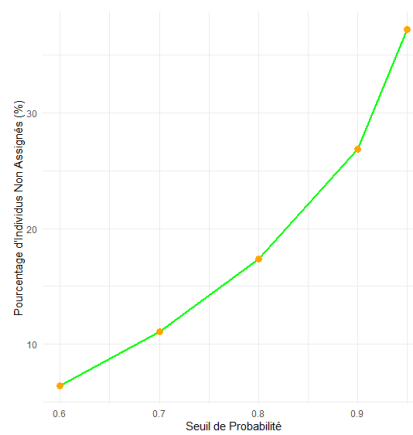


Figure 22. Evolution du pourcentage d'individus non assignés à un cluster génétique en fonction du seuil de probabilité retenu (entre 60 et 95%)

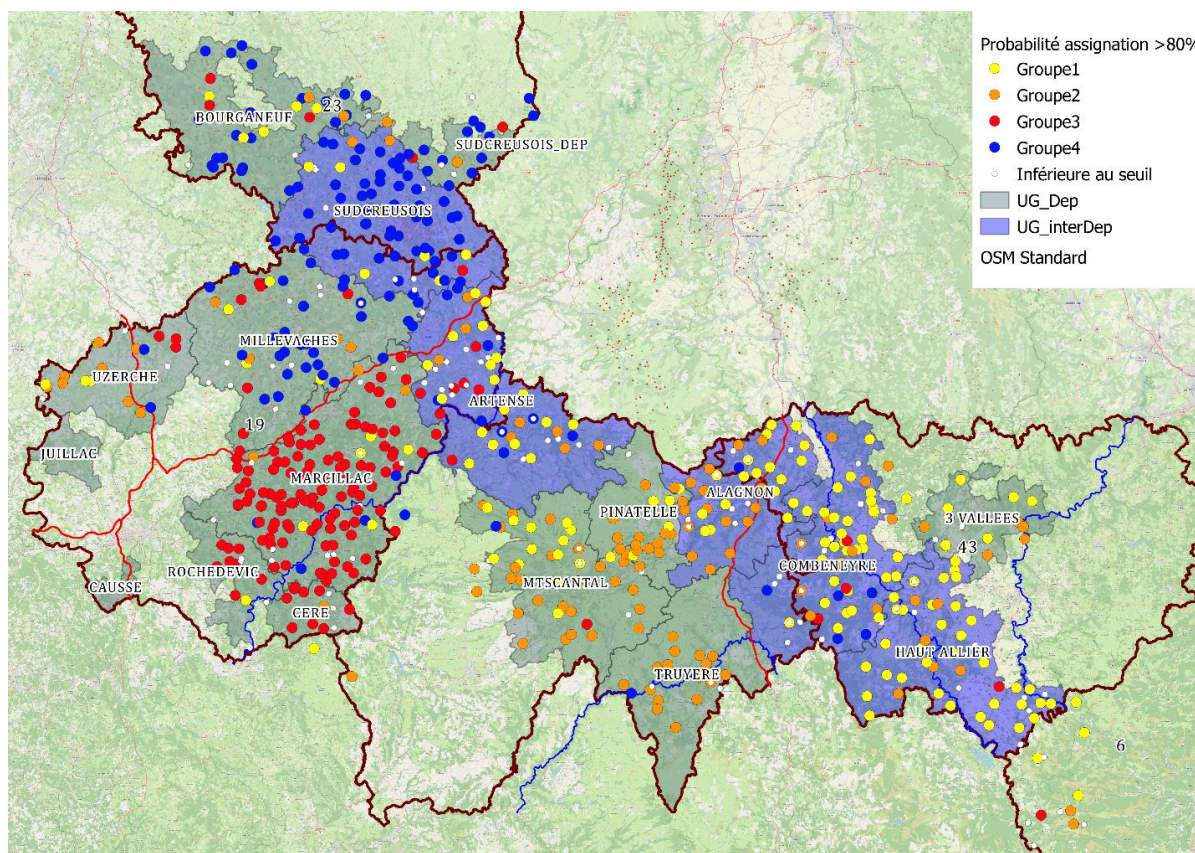


Figure 23. Assignment génétique des individus aux quatre groupes proposés par la DAPC à la condition que cette assignment dépasse les 80% de probabilité d'appartenance au groupe dominant

La structuration génétique détectée pour $K = 4$ correspond à des ensembles géographiquement cohérents :

- **Groupe 1** : Haute-Loire et partie nord du Cantal — groupe relativement diffus, faible cohésion génétique, forte admixture.
- **Groupe 2** : Cantal central — cohésion intermédiaire, structuration modérée.
- **Groupe 3** : Sud de la Corrèze — groupe nettement différencié : cohésion forte, correspondant à une zone isolée au sud de l'axe Brive–Clermont-Ferrand.
- **Groupe 4** : Nord Corrèze et Creuse — groupe étendu, cohésion importante, continuité génétique nord-sud sur l'axe Creuse–Uzerche.

Le groupe 1 témoigne d'une dispersion spatiale à travers l'ensemble du territoire d'étude et les taux d'assignment des unités de gestion qui le composent sont d'ailleurs assez faibles ($\leq 59\%$, Figure 23). Cette hétérogénéité pourrait refléter soit une structuration ancestrale moins marquée, soit des flux géniques contemporains plus importants dans cette partie du territoire.

Un élément notable est la présence d'unités servant de **zones de transition** ou de “hubs génétiques” (position stratégique d'articulation entre les groupes) :

- **Artense**, et dans une moindre mesure **Alagnon**, présentent une forte proportion d'individus non assignés et une absence de groupe majoritaire. Ces territoires semblent correspondre à des zones de contact où les flux géniques entre groupes voisins restent importants. On y observe 33% d'individus non assignés ($q < 0.80$) et seulement 30% assignés au groupe dominant (groupe 1). Cette forte admixture (mélange d'origines) confirme la position d'articulation géographique de cette unité, située à la convergence de plusieurs groupes génétiques.

Uzerche présente également une absence de groupe majoritaire (assignation $< 50\%$) probablement liée aux limites d'un effectif échantillonné réduit ($n < 20$).

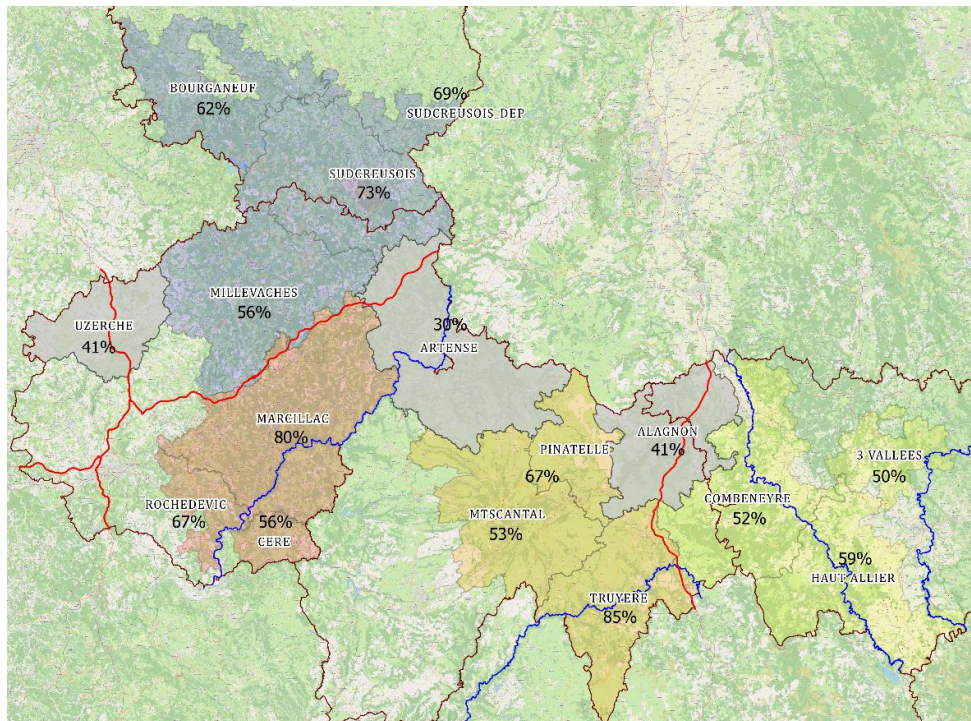


Figure 24. Carte des 4 groupes génétiques définis par la DAPC composés des unités de gestion cynégétique pour lesquelles le pourcentage d'assignation au groupe prioritaire a été précisé.

Les analyses bayésiennes menées avec le logiciel STRUCTURE confirment pleinement les résultats obtenus avec la DAPC. Le nombre optimal de groupes génétiques est estimé à $K = 4$, comme indiqué par l'approche de ΔK (méthode d'Evanno), qui montre un pic net à cette valeur (Figure 25). Cette convergence entre méthodes multivariées et modèles bayésiens renforce fortement la robustesse des conclusions : la structuration génétique des cerfs du Massif central repose sur quatre ensembles génétiques principaux, faiblement différenciés mais bien détectables.

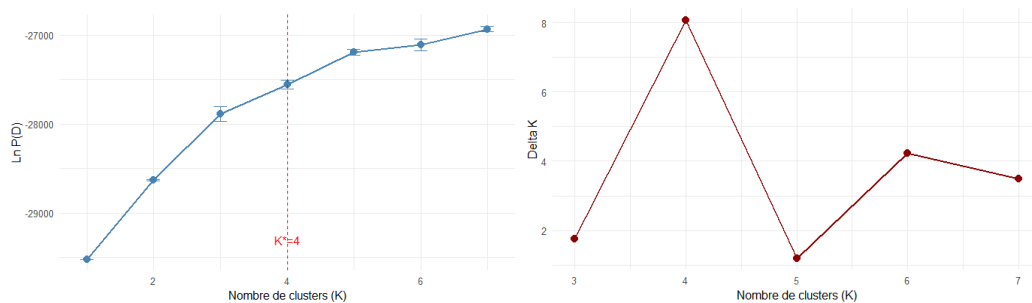


Figure 25. Détermination du nombre optimal de groupes génétiques (K) par la méthode de vraisemblance et Delta K (Evanno et al. 2005) pour $K = 1$ à 7

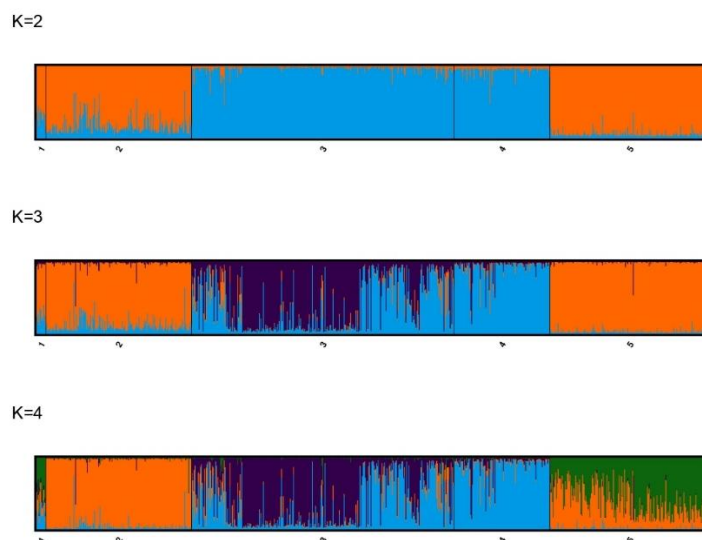


Figure 26. Graphique en barres obtenu sous STRUCTURE montrant la proportion moyenne d'appartenance estimée à chaque groupe pour chacun des individus, à partir des 5 runs indépendants pour les valeurs de $K = 2$ à 4 . Chaque barre représente un individu et la hauteur de chaque couleur dans une barre correspond à la proportion moyenne d'appartenance estimée de l'individu à un groupe donné.

Les graphiques d'assignation individuels (Figure 26) montrent que les quatre groupes identifiés correspondent à des zones géographiques largement cohérentes : un groupe centré sur la Haute-Loire et l'est du Cantal, un groupe cantalien plus occidental, un groupe corrézien méridional bien distinct, et un ensemble nord Corrèze – Creuse. Les individus présentent souvent une composante d'admixture (couleurs multiples), ce qui reflète une connectivité génétique persistante, cohérente avec un patron d'isolement par la distance et des dispersions modérées mais régulières. Enfin, aucune unité de gestion n'est génétiquement isolée : toutes montrent un degré variable de mélange entre groupes voisins.

Lorsque l'assignation est réalisée au pourcentage majoritaire (sans seuil), la majorité des individus sont assignés à un des quatre groupes, mais avec des proportions d'appartenance parfois faibles ($< 60\%$), ce qui reflète la faible différenciation globale. Avec un seuil d'assignation plus strict ($Q \geq 0.70$) — standard en génétique des populations — 220 individus ($\approx 26\%$) ne sont pas assignés,

valeur cohérente avec des populations où les flux génétiques sont réguliers et les barrières absentes ou partielles.

Le patron spatial obtenu via STRUCTURE est hautement concordant avec celui de la DAPC, les quatre ensembles émergents étant positionnés aux mêmes endroits et marqués par les mêmes zones de transition. Cette convergence méthodologique fournit une base solide pour interpréter la structure génétique comme un continuum génétique faible à modéré, ponctué de quelques discontinuités géographiques bien identifiables.

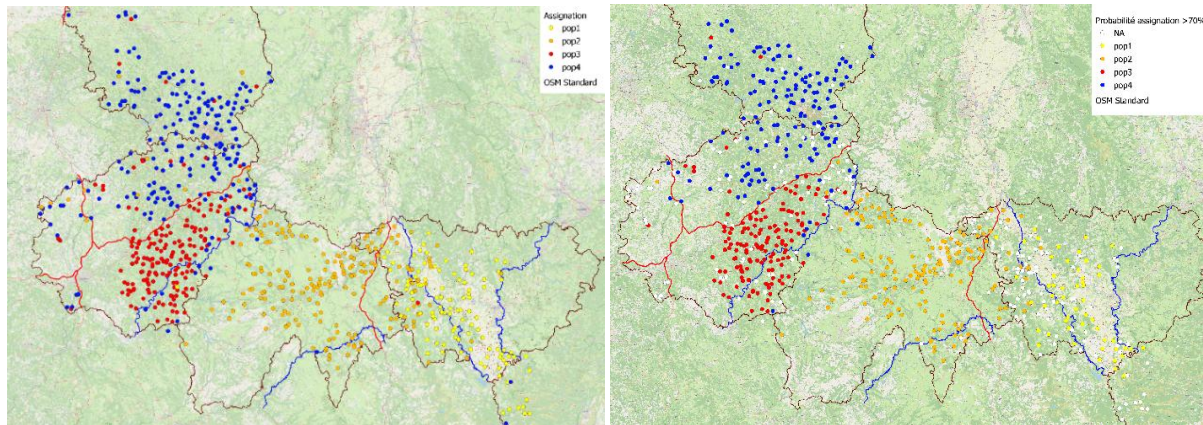


Figure 27. Assignment génétique des individus aux quatre groupes proposés par STRUCTURE à gauche sur base de pourcentage majoritaire et à droite avec un seuil d'assignation fixé à 70%

L'analyse MAPI, basée sur les distances génétiques interindividuelles, produit une vision complémentaire particulièrement informative. Contrairement aux méthodes de clustering reposant sur la définition de populations ou groupes a priori, MAPI cartographie directement les variations spatiales de diversité génétique à une échelle très fine. Deux résultats majeurs émergent (Figure 28).

1. Des zones de connectivité génétique marquées (corridors)

Les zones présentant une dissimilarité génétique significativement faible (zones en hachures vertes) correspondent à des secteurs où les individus voisins sont plus génétiquement similaires que prévu par hasard, signe de flux génétiques efficaces. Parmi les principaux corridors :

- **Sud Creuse – Nord Corrèze** : Connectivité forte et continue, cohérente avec l'absence de barrières majeures et une homogénéité paysagère favorable aux déplacements.
- **Est Cantal – Haute-Loire** : Un corridor génétique marqué longe l'axe Allier-Loire, suggérant que les vallées jouent ici un rôle facilitateur pour les déplacements (corridors naturels), comme observé dans plusieurs études sur les cervidés. En effet, Pérez-Espona et al. (2008) avait montré que les cours d'eau, en tant que composantes de vallées, jouent indirectement un rôle de corridor en orientant les déplacements le long des vallées et donc les flux génétiques.

- **Vallée de la Dordogne** (sud Corrèze) : La continuité génétique détectée au sud de Marcillac et Roche-de-Vic confirme que les vallées, loin d'être des barrières, servent souvent de routes naturelles pour le Cerf élaphe.

2. Des zones de discontinuité génétique significatives (barrières)

Les zones hachurées en rouge indiquent un niveau de dissimilarité génétique plus élevé que prévu sous un modèle aléatoire, signalant des barrières aux déplacements. MAPI met clairement en évidence :

- un **effet barrière très marqué des autoroutes**, en particulier l'axe Brive – Clermont-Ferrand (A89 / A75 selon secteurs), qui sépare nettement les groupes génétiques corréziens du sud et du nord. Cette barrière apparaît avec les deux indices génétiques (Loiselle et Rousset), ce qui renforce la fiabilité de l'inférence.

Ce résultat est cohérent avec la littérature récente (Frantz et al. 2012 ; Edelhoff et al. 2020 ; Dispan de Florian et al. 2025), montrant que les grands axes autoroutiers constituent des obstacles majeurs pour le Cerf élaphe, même en présence de passages à faune, en raison du trafic intense, des clôtures continues, de l'effet dissuasif global des infrastructures routières.

Toutefois, il est notable que l'effet barrière est hétérogène selon les secteurs. Il est important de relever que la section nord/nord-ouest de l'autoroute montre une connectivité persistante tandis que la zone centrale génère une discontinuité forte. Ce gradient spatial suggère que la disponibilité ou l'efficacité des passages à faune (écoponts, ponts cadres, ouvrages hydrauliques modifiés) n'est pas homogène le long de l'infrastructure. Une analyse fine de leur localisation et de leur configuration serait nécessaire pour expliquer les zones où la connectivité est conservée et celles où elle est rompue.

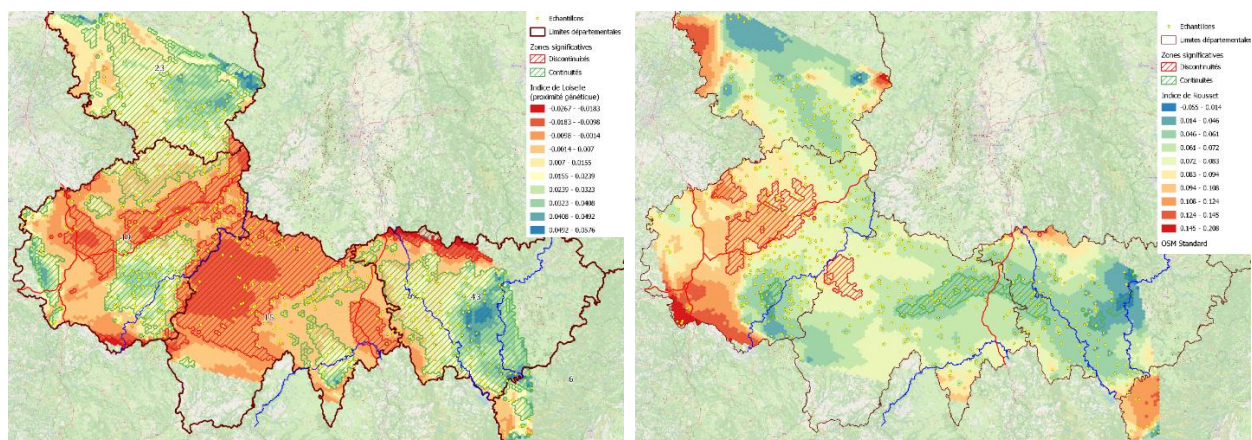


Figure 28. Cartes MAPI basés sur le coefficient de parenté de Loiselle à gauche et l'indice de Rousset à droite. Les polygones hachurés vert et rouge correspondent respectivement aux zones présentant une dissimilarité interindividuelle significativement plus faible et plus élevée qu'attendu. Les lignes rouges et bleues représentent respectivement les autoroutes et les cours d'eau principaux.

4. Conclusions

Les analyses génétiques menées sur les populations de Cerf élaphe du Massif central révèlent un ensemble cohérent d'éléments décrivant une métapopulation de grande taille, faiblement structurée, mais marquée par des discontinuités spatiales localisées. Dans l'ensemble, les résultats indiquent que la connectivité fonctionnelle entre territoires demeure globalement élevée, malgré des distances de dispersion limitées et la présence de barrières anthropiques ponctuelles.

D'abord, la diversité génétique mesurée est élevée dans l'ensemble des cinq départements, tant en termes de richesse allélique que d'hétérozygotie observée. Ces niveaux se situent parmi les plus élevés rapportés pour l'espèce en Europe occidentale. La concordance entre H_o et H_e , et la faiblesse des déficits en hétérozygotes (hormis en Corrèze), témoignent de populations de grande taille effective (N_e élevé), dans lesquelles les effets de dérive génétique sont faibles. Cette observation contraste avec l'histoire récente de recolonisation, suggérant que la croissance démographique rapide et la connectivité entre territoires ont permis un maintien efficace de la diversité génétique.

La différenciation génétique entre départements et entre unités de gestion demeure modérée ($F_{st} < 6\%$) et l'AMOVA confirme que l'essentiel de la variance génétique ($\approx 90\%$) réside au niveau individuel. Cette faible structuration traduit l'existence de flux géniques réguliers au sein du Massif central. Toutefois, la Corrèze et, dans une moindre mesure, la Creuse montrent des signaux d'hétérogénéité interne suggérant une subdivision locale. Ces zones mériteraient une surveillance particulière, car elles pourraient correspondre à des poches de densité, des sous-populations stabilisées ou des effets de paysage.

Les analyses d'isolement par la distance montrent un patron spatial clair et typique des espèces à dispersion limitée : la similarité génétique décroît avec la distance et les flux géniques efficaces s'exercent majoritairement à des distances inférieures à 50–60 km. Contrairement aux attentes classiques pour le Cerf élaphe, aucune asymétrie forte de dispersion entre sexes n'a été détectée. Les mâles et les femelles présentent un degré similaire de structuration spatiale et de philopatrie génétique. Plusieurs hypothèses – fragmentation du paysage, mortalité différentielle des dispersants, densités élevées limitant la réussite reproductive des mâles migrants – peuvent expliquer cette absence de signal de dispersion mâle à longue distance.

Les approches de clustering multivarié (DAPC) et bayésien (STRUCTURE) convergent vers l'existence de quatre ensembles génétiques principaux, faiblement différenciés, correspondant à des zones géographiquement cohérentes. Il ne s'agit pas de populations isolées, mais de pôles au sein d'un continuum génétique, avec plusieurs zones de transition où l'admixture est forte (notamment Artense, Alagnon, Uzerche). Les groupes génétiques détectés reflètent davantage l'équilibre entre isolement par la distance et contraintes de paysage que des frontières biologiques nettes.

Les analyses MAPI, indépendantes de toute définition de populations, apportent une confirmation spatiale fine de ce schéma. Elles mettent en évidence des corridors génétiques majeurs, notamment entre la Creuse et le nord de la Corrèze, le long de la Dordogne, et entre l'est Cantal et la Haute-Loire et des discontinuités génétiques significatives, centrées principalement sur les autoroutes A89 et A75, dont l'effet fragmentant est particulièrement marqué dans la zone corrézienne centrale. Ces infrastructures constituent des barrières réelles aux flux géniques, bien au-delà d'un simple ralentissement des déplacements.

En synthèse, les populations de Cerf élaphe du Massif central forment une métapopulation fonctionnelle, connectée, avec une diversité génétique élevée et une différenciation globalement faible. Cependant, la connectivité est hétérogène : elle reste forte dans de larges secteurs, mais des ruptures locales — essentiellement liées aux infrastructures de transport — structurent la génétique du Cerf à l'échelle régionale. Ces résultats soulignent la nécessité d'intégrer ces zones de discontinuité dans les réflexions d'aménagement (localisation et efficacité des passages à faune), de maintenir la cohérence des unités de gestion aux espaces de connectivité, de surveiller particulièrement les secteurs présentant une structuration interne, notamment en Corrèze.

Dans ce contexte, les stratégies de gestion doivent viser à préserver la perméabilité des paysages, maintenir la diversité génétique régionale et renforcer la cohérence entre frontières administratives et fonctionnement biologique des populations. Le Massif central apparaît comme un système encore largement connecté, dans lequel les actions de gestion peuvent avoir un impact significatif sur la conservation à long terme de la diversité génétique et de la résilience des populations de Cerf élaphe.

5. Références bibliographiques

- Apollonio, Marco, Rory Putman, et Reidar Andersen. 2010. *European Ungulates and Their Management in the 21st Century*. Cambridge university press.
- Baird, Helena P., Katherine L. Moon, Charlene Janion-Scheepers, et Steven L. Chown. 2020. « Springtail Phylogeography Highlights Biosecurity Risks of Repeated Invasions and Intraregional Transfers among Remote Islands ». *Evolutionary Applications* 13 (5): 960-73. <https://doi.org/10.1111/eva.12913>.
- Banks, Sam C., Maxine P. Piggott, Adam J. Stow, et Andrea C. Taylor. 2007. « Sex and Sociality in a Disconnected World: A Review of the Impacts of Habitat Fragmentation on Animal Social interactions This Review Is One of a Series Dealing with Some Aspects of the Impact of Habitat Fragmentation on Animals and Plants. This Series Is One of Several Virtual Symposia Focussing on Ecological Topics That Will Be Published in the Journal from Time to Time. » *Canadian Journal of Zoology* 85 (10): 1065-79. <https://doi.org/10.1139/Z07-094>.

- Barbanera, Filippo, Oliver R.W. Pergams, Monica Guerrini, Giovanni Forcina, Panicos Panayides, et Fernando Dini. 2010. « Genetic Consequences of Intensive Management in Game Birds ». *Biological Conservation* 143 (5): 1259-68. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.02.035>.
- Biesack, Ellen E., Binh T. Dang, Amanda S. Ackiss, et al. 2020. « Evidence for Population Genetic Structure in Two Exploited Mekong River Fishes across a Natural Riverine Barrier ». *Journal of Fish Biology* 97 (3): 696-707. <https://doi.org/10.1111/jfb.14424>.
- Bonte, Dries, Hans Van Dyck, James M. Bullock, et al. 2012. « Costs of Dispersal ». *Biological Reviews* 87 (2): 290-312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>.
- Brodie, Jedediah F., Andrew Gonzalez, Jayasilan Mohd-Azlan, et al. 2025. « A Well-Connected Earth: The Science and Conservation of Organismal Movement ». *Science* 388 (6745): eadn2225. <https://doi.org/10.1126/science.adn2225>.
- Brookfield, J. F. Y. 1996. « A Simple New Method for Estimating Null Allele Frequency from Heterozygote Deficiency ». *Molecular Ecology* 5 (3): 453-55. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1996.tb00336.x>.
- Caniglia, Romolo, Marco Galaverni, Edoardo Velli, et al. 2020. « A Standardized Approach to Empirically Define Reliable Assignment Thresholds and Appropriate Management Categories in Deeply Introgressed Populations ». *Scientific Reports* 10 (1): 2862. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59521-2>.
- Cano, J. M., H. S. Mäkinen, et J. Merilä. 2008. « Genetic Evidence for Male-biased Dispersal in the Three-spined Stickleback (*Gasterosteus Aculeatus*) ». *Molecular Ecology* 17 (14): 3234-42. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03837.x>.
- Carpio, Antonio J., Marco Apollonio, et Pelayo Acevedo. 2021. « Wild Ungulate Overabundance in Europe: Contexts, Causes, Monitoring and Management Recommendations ». *Mammal Review* 51 (1): 95-108. <https://doi.org/10.1111/mam.12221>.
- Clutton-Brock, T. H., et D. Lukas. 2012. « The Evolution of Social Philopatry and Dispersal in Female Mammals ». *Molecular Ecology* 21 (3): 472-92. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05232.x>.
- Clutton-Brock, Tim H., F. E. Guinness, S. D. Albon, et Priscilla Barrett. 1982. *Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes*. Wildlife Behavior and Ecology. University of Chicago Press.
- Crnokrak, Peter, et Derek A. Roff. 1999. « Inbreeding Depression in the Wild ». *Heredity* 83 (3): 260-70. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6885530>.
- Dispan De Florian, L., M. Mergey, M. Galan, et al. 2025. « Variability in the Impact of Linear Transportation Infrastructures on Gene Flow in French Wild Ungulate Populations ». *Landscape Ecology* 40 (2): 31. <https://doi.org/10.1007/s10980-025-02052-w>.
- Earl, Dent A., et Bridgett M. vonHoldt. 2012. « STRUCTURE HARVESTER: A Website and Program for Visualizing STRUCTURE Output and Implementing the Evanno Method ». *Conservation Genetics Resources* 4 (2): 359-61. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>.

- Edelhoff, Hendrik, Frank E. Zachos, Jörns Fickel, Clinton W. Epps, et Niko Balkenhol. 2020. « Genetic Analysis of Red Deer (*Cervus Elaphus*) Administrative Management Units in a Human-Dominated Landscape ». *Conservation Genetics* 21 (2): 261-76.
<https://doi.org/10.1007/s10592-020-01248-8>.
- Evanno, G., S. Regnaut, et J. Goudet. 2005. « Detecting the Number of Clusters of Individuals Using the Software STRUCTURE : A Simulation Study ». *Molecular Ecology* 14 (8): 2611-20.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>.
- Favre, Laurence, François Balloux, Jerome Goudet, et Nicolas Perrin. 1997. « Female-Biased Dispersal in the Monogamous Mammal *Crocidura Russula* : Evidence from Field Data and Microsatellite Patterns. » *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 264 (1378): 127-32. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0019>.
- Frankham, Richard. 2010. « Challenges and Opportunities of Genetic Approaches to Biological Conservation ». *Biological Conservation* 143 (9): 1919-27.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.05.011>.
- Frankham, Richard, Jonathan D. Ballou, David A. Briscoe, et Karina H. McInnes. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. 1^{re} éd. Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511808999>.
- Frantz, A. C., S. Bertouille, M. C. Eloy, A. Licoppe, F. Chaumont, et M. C. Flamand. 2012. « Comparative Landscape Genetic Analyses Show a Belgian Motorway to Be a Gene Flow Barrier for Red Deer (*Cervus Elaphus*), but Not Wild Boars (*Sus Scrofa*) ». *Molecular Ecology* 21 (14): 3445-57. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05623.x>.
- Frantz, Alain C., Jean-Luc Hamann, et François Klein. 2008. « Fine-Scale Genetic Structure of Red Deer (*Cervus Elaphus*) in a French Temperate Forest ». *European Journal of Wildlife Research* 54 (1): 44-52. <https://doi.org/10.1007/s10344-007-0107-1>.
- Gao, Hui, Yongjie Huang, Fujie Qiao, et al. 2025. « Sex-Biased Dispersal Drives the Difference of Spatial Patterns of Mitochondrial and Nuclear Genetic Structure in Alashan Red Deer (*Cervus Canadensis Alashanicus*) ». *Global Ecology and Conservation* 62 (octobre): e03812.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2025.e03812>.
- Garcia, Fernanda, António Alves Da Silva, Helena Freitas, José Paulo Sousa, et Joana Alves. 2025. « The Essential, but Complex, Role of Red Deer as an Ecosystem Service Provider: A Comprehensive Review across Europe ». *European Journal of Wildlife Research* 71 (3): 46.
<https://doi.org/10.1007/s10344-025-01922-7>.
- Goudet, Jérôme, Nicolas Perrin, et Peter Waser. 2002. « Tests for Sex-biased Dispersal Using Biparentally Inherited Genetic Markers ». *Molecular Ecology* 11 (6): 1103-14.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01496.x>.
- Haddad, Nick M., Lars A. Brudvig, Jean Clobert, et al. 2015. « Habitat Fragmentation and Its Lasting Impact on Earth's Ecosystems ». *Science Advances* 1 (2): e1500052.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>.

- Hardy, Olivier J. 2003. « Estimation of Pairwise Relatedness between Individuals and Characterization of Isolation-by-distance Processes Using Dominant Genetic Markers ». *Molecular Ecology* 12 (6): 1577-88. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01835.x>.
- Hardy, Olivier J., et Xavier Vekemans. 2002. « SPAG e D i: A Versatile Computer Program to Analyse Spatial Genetic Structure at the Individual or Population Levels ». *Molecular Ecology Notes* 2 (4): 618-20. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x>.
- Haughland, Diane L., et Karl W. Larsen. 2004. « Exploration Correlates with Settlement: Red Squirrel Dispersal in Contrasting Habitats ». *Journal of Animal Ecology* 73 (6): 1024-34. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00884.x>.
- Jarnemo, Anders. 2011. « Male Red Deer (Cervus Elaphus) Dispersal during the Breeding Season ». *Journal of Ethology* 29 (2): 329-36. <https://doi.org/10.1007/s10164-010-0262-9>.
- Jombart, Thibaut. 2008. « Adegnet : A R Package for the Multivariate Analysis of Genetic Markers ». *Bioinformatics* 24 (11): 1403-5. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>.
- Keller, L, et D M Waller. 2002. « Inbreeding effects in wild populations ». *Trends in Ecology & Evolution* 17 (5): 230-41. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02489-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02489-8).
- Keyghobadi, Nusha. 2007. « The Genetic Implications of Habitat Fragmentation for animals This Review Is One of a Series Dealing with Some Aspects of the Impact of Habitat Fragmentation on Animals and Plants. This Series Is One of Several Virtual Symposia Focussing on Ecological Topics That Will Be Published in the Journal from Time to Time. » *Canadian Journal of Zoology* 85 (10): 1049-64. <https://doi.org/10.1139/Z07-095>.
- Klein, François. 1990. « La réintroduction du cerf Cervus elaphus ». *Revue d'Écologie. Supplément* 45 (5): 131-34. <https://doi.org/10.3406/revec.1990.6340>.
- Lawson Handley, L. J., et N. Perrin. 2007. « Advances in Our Understanding of Mammalian Sex-biased Dispersal ». *Molecular Ecology* 16 (8): 1559-78. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03152.x>.
- LEDUC, D, et F KLEIN. 2004. « Origine des populations de cerfs présentes en France ». *Faune Sauvage*.
- Loe, Leif Egil, Atle Mysterud, Vebjørn Veiberg, et Rolf Langvatn. 2009. « Negative Density-Dependent Emigration of Males in an Increasing Red Deer Population ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276 (1667): 2581-87. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0224>.
- Loiselle, Bette A., Victoria L. Sork, John Nason, et Catherine Graham. 1995. « Spatial Genetic Structure of a Tropical Understory Shrub, *PSYCHOTRIA OFFICINALIS* (RuBIACEAE) ». *American Journal of Botany* 82 (11): 1420-25. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb12679.x>.
- Miller, Joshua M., Catherine I. Cullingham, et Rhiannon M. Peery. 2020. « The Influence of a Priori Grouping on Inference of Genetic Clusters: Simulation Study and Literature Review of the DAPC Method ». *Heredity* 125 (5): 269-80. <https://doi.org/10.1038/s41437-020-0348-2>.

- Morellet, Nicolas, Christophe Bonenfant, Luca Börger, et al. 2013. « Seasonality, Weather and Climate Affect Home Range Size in Roe Deer across a Wide Latitudinal Gradient within Europe ». *Journal of Animal Ecology* 82 (6): 1326-39. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12105>.
- Mysterud, Atle, Leif Egil Loe, Barbara Zimmermann, Richard Bischof, Vebjørn Veiberg, et Erling Meisingset. 2011. « Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes - a role for density dependence? » *Oikos* 120 (12): 1817-25. JSTOR.
- Paetkau, D., W. Calvert, I. Stirling, et C. Strobeck. 1995. « Microsatellite Analysis of Population Structure in Canadian Polar Bears ». *Molecular Ecology* 4 (3): 347-54. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1995.tb00227.x>.
- Peakall, Rod, et Peter E. Smouse. 2012. « GenAEx 6.5: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research—an Update ». *Bioinformatics* 28 (19): 2537-39. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>.
- Pérez-Espona, S., F. J. Pérez-Barbería, C. D. Jiggins, I. J. Gordon, et J. M. Pemberton. 2010. « Variable Extent of Sex-Biased Dispersal in a Strongly Polygynous Mammal: SEX-BIASED DISPERSAL IN SCOTTISH RED DEER ». *Molecular Ecology* 19 (15): 3101-13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04733.x>.
- Pérez-Espona, S., F. J. Pérez-Barbería, J. E. Mcleod, C. D. Jiggins, I. J. Gordon, et J. M. Pemberton. 2008. « Landscape Features Affect Gene Flow of Scottish Highland Red Deer (*Cervus Elaphus*) ». *Molecular Ecology* 17 (4): 981-96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03629.x>.
- Piry, Sylvain, Marie-Pierre Chapuis, Bertrand Gauffre, Julien Papaix, Astrid Cruaud, et Karine Berthier. 2016. « Mapping Averaged Pairwise Information (MAPI): A New Exploratory Tool to Uncover Spatial Structure ». *Methods in Ecology and Evolution* 7 (12): 1463-75. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12616>.
- Prévot, Céline, et Alain Licoppe. 2013. « Comparing Red Deer (*Cervus Elaphus* L.) and Wild Boar (*Sus Scrofa* L.) Dispersal Patterns in Southern Belgium ». *European Journal of Wildlife Research* 59 (6): 795-803. <https://doi.org/10.1007/s10344-013-0732-9>.
- Pritchard, Jonathan K, Matthew Stephens, et Peter Donnelly. 2000. « Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data ». *Genetics* 155 (2): 945-59. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>.
- Rivrud, Inger Maren, Leif Egil Loe, et Atle Mysterud. 2010. « How Does Local Weather Predict Red Deer Home Range Size at Different Temporal Scales? » *Journal of Animal Ecology* 79 (6): 1280-95. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01731.x>.
- Rosenberg, Noah A. 2004. « DISTRUCT : A Program for the Graphical Display of Population Structure ». *Molecular Ecology Notes* 4 (1): 137-38. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2003.00566.x>.
- Rosvold, Jørgen, Knut H Røed, Anne Hufthammer, Reidar Andersen, et Hans K Stenøien. 2012. « Reconstructing the History of a Fragmented and Heavily Exploited Red Deer Population

- Using Ancient and Contemporary DNA ». *BMC Evolutionary Biology* 12 (1): 191.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-191>.
- Rousset. 1999. « Genetic Differentiation between Individuals ». *Journal of Evolutionary Biology* 13 (1): 58-62. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00137.x>.
- Smith, Matthew M., et Jonathan N. Pauli. 2024. « Small but Connected Islands Can Maintain Populations and Genetic Diversity under Climate Change ». *Ecography* 2024 (7): e07119.
<https://doi.org/10.1111/ecog.07119>.
- Thia, Joshua A. 2023. « Guidelines for Standardizing the Application of Discriminant Analysis of Principal Components to Genotype Data ». *Molecular Ecology Resources* 23 (3): 523-38.
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.13706>.
- Torres-Porras, Jerónimo, Juan Carranza, Javier Pérez-González, Concha Mateos, et Susana Alarcos. 2014. « The Tragedy of the Commons: Unsustainable Population Structure of Iberian Red Deer in Hunting Estates ». *European Journal of Wildlife Research* 60 (2): 351-57.
<https://doi.org/10.1007/s10344-013-0793-9>.
- Valente, Ana M., Pelayo Acevedo, Ana M. Figueiredo, Carlos Fonseca, et Rita T. Torres. 2020. « Overabundant Wild Ungulate Populations in Europe: Management with Consideration of Socio-ecological Consequences ». *Mammal Review* 50 (4): 353-66.
<https://doi.org/10.1111/mam.12202>.
- Van Beeck Calkoen, Suzanne T. S., Dries P. J. Kuijper, Marco Apollonio, et al. 2023. « Numerical Top-down Effects on Red Deer (*Cervus Elaphus*) Are Mainly Shaped by Humans Rather than Large Carnivores across Europe ». *Journal of Applied Ecology* 60 (12): 2625-35.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.14526>.
- Wolff, Jerry O. 1997. « Population Regulation in Mammals: An Evolutionary Perspective ». *The Journal of Animal Ecology* 66 (1): 1. <https://doi.org/10.2307/5959>.
- Yoccoz, Nigel G., Atle Mysterud, Rolf Langvatn, et Nils Chr. Stenseth. 2002. « Age- and Density-Dependent Reproductive Effort in Male Red Deer ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269 (1500): 1523-28.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2047>.
- Yoder, J. M. 2004. « The Cost of Dispersal: Predation as a Function of Movement and Site Familiarity in Ruffed Grouse ». *Behavioral Ecology* 15 (3): 469-76.
<https://doi.org/10.1093/beheco/arh037>.
- Zachos, Frank E., Alain C. Frantz, Ralph Kuehn, et al. 2016. « Genetic Structure and Effective Population Sizes in European Red Deer (*Cervus Elaphus*) at a Continental Scale: Insights from Microsatellite DNA ». *Journal of Heredity* 107 (4): 318-26.
<https://doi.org/10.1093/jhered/esw011>.