

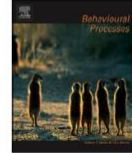
Comportement et excursions des chevreuils femelles pendant le rut

Behavioural Processes 79 (2008) 28–35



Contents lists available at ScienceDirect

Behavioural Processes

journal homepage: www.elsevier.com/locate/behavproc

Ranging behaviour and excursions of female roe deer during the rut

E. Richard*, N. Morellet, B. Cargnelutti, J.M. Angibault, C. Vanpé, A.J.M. Hewison

Laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), BP 52627, F-31326 Castanet-Tolosan Cedex, France

Résumé

Des preuves anecdotiques ont suggéré que, pendant la période du rut, les chevreuils femelles peuvent entreprendre de **courtes excursions** en dehors de leur domaine vital normal, éventuellement pour s'accoupler avec un partenaire reproducteur. Pour répondre à cette question, nous avons analysé le comportement de 27 chevreuils femelles *Capreolus capreolus*, équipées de colliers GPS, vivant dans un paysage fragmenté en France. **Nous avons comparé les déplacements des femelles pendant la période de rut et pendant une période sans rut sur deux étés en utilisant une approche récemment publiée.** L'intensité de la recherche et la taille du domaine vital étaient significativement plus importantes pendant la période de rut. La différence de taille du domaine vital entre les deux périodes était significativement plus importante en 2006 qu'en 2005 et dans un habitat ouvert par rapport à un habitat fermé. Nous n'avons pas pu identifier d'influence de la masse corporelle sur la différence de comportement entre les deux périodes. **L'analyse visuelle des trajectoires de déplacement de 11 femelles a révélé que 5 d'entre elles (45%) ont effectué une excursion d'une durée de quelques heures à plusieurs jours.** Nous suggérons de manière spéculative que les excursions des femelles en période de rut offrent une opportunité de choisir activement un partenaire chez les chevreuils, où les mâles sont territoriaux, bien que nous ne puissions pas exclure l'explication alternative selon laquelle ces mouvements sont un moyen d'éviter le harcèlement par les mâles.

Mots-clés : *Capreolus capreolus*, GPS, Domaine vital, Chevreuil, Intensité de recherche, Comportement spatial

INTRODUCTION

Selon Darwin (1871), la sélection sexuelle résulte de la compétition pour les partenaires qui conduit à la sélection des caractéristiques individuelles d'un sexe qui influencent le succès de la reproduction. **Il a proposé deux mécanismes principaux pour ce processus : la compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles et la compétition entre les mâles pour attirer les femelles.** Le second implique que les femelles peuvent exprimer un choix quant à **leur partenaire reproducteur (female mate choice)**. Chez les grands mammifères polygynes, alors que les preuves de la compétition entre mâles pour les partenaires sont largement répandues (par exemple Arnould et Duck, 1997 chez l'otarie à fourrure *Arctocephalus gazella*, Hogg et Forbes, 1997 chez le mouflon d'Amérique *Ovis canadensis*, McElligott et al, 2001 chez

le daim *Dama dama*), il y a encore moins de preuves du choix du partenaire (mais voir Byers et al. 1994 chez le pronghorn *Antilocapra americana*, Amos et al. 2001 chez le phoque gris *Halichoerus grypus*, Brø-Jorgensen, 2002 chez le topi *Damaliscus lunatus*, Charlton et al. 2007 chez le cerf élaphe *Cervus elaphus*). **En théorie**, le potentiel de choix d'un partenaire par la femelle devrait être plus élevé pour les espèces où les mâles forment des leks ou défendent des territoires que pour celles où les mâles défendent des harems ou s'occupent des femelles car, dans les premières, les femelles ont davantage l'occasion d'évaluer la qualité des mâles individuels ou de leurs territoires (Min, 1997).

Le chevreuil (*Capreolus capreolus*) est un cervidé de taille moyenne, présentant un faible dimorphisme sexuel (Danilkin et Hewison, 1996). Les mâles sont fortement territoriaux du début du printemps à la fin de l'été (Bramley, 1970) et le système d'accouplement a été décrit comme une polygynie de défense des ressources (Liberg et al., 1998). **La territorialité pourrait avoir évolué en tant que tactique d'accouplement car elle pourrait permettre aux mâles de monopoliser les femelles reproductrices pendant le rut estival** (Liberg et al., 1998). **Cependant**, les domaines vitaux des femelles chevauchent souvent les territoires de plusieurs mâles et les mâles ne peuvent donc pas complètement monopoliser les femelles sur leurs territoires (Hewison et al., 1998) et il existe un potentiel d'évolution pour le choix de l'accouplement des femelles. **La variation du nombre de territoires de femelles partiellement recouverts par le territoire d'un mâle est faible, généralement moins de cinq** (Hewison et al., 1998), de sorte que l'on prédit généralement une faible variance du succès reproductif **parmi les mâles** (Vanpé, 2007). **Cependant**, cette variance pourrait potentiellement être plus importante si les femelles exprimaient un choix actif de leur partenaire d'accouplement. **Dans un système de polygynie de défense des ressources, le choix des femelles ne devrait pas être orienté directement vers le mâle lui-même, mais plutôt vers la quantité ou la qualité des ressources défendues par celui-ci.** En effet, Johansson (1996) a suggéré que la **qualité du territoire**, et non la taille du territoire, influençait le succès reproductif des mâles chez le chevreuil, bien que cela n'ait pas été confirmé par des travaux plus récents (Vanpé et al., 2008).

La plupart des animaux concentrent leurs activités dans une **zone limitée** appelée « **domaine vital** » (Burt, 1943). Chez les mammifères, la variation de la taille du domaine vital a été attribuée à de nombreux facteurs, dont le statut reproducteur (Bertrand et al., 1996). Chez le chevreuil, les domaines vitaux des femelles et des mâles sur l'ensemble de la période estivale sont globalement de taille similaire (Danilkin et Hewison, 1996 ; Liberg et al., 1998). **Cependant**, il existe des indications selon lesquelles certaines femelles peuvent se déplacer plus largement pendant le court rut du milieu de l'été (San José et Lovari, 1998 ; Melis et al., 2005), se déplaçant parfois hors de leur domaine vital normal pendant un court intervalle, visitant potentiellement des territoires masculins voisins ou traversant même plusieurs territoires (Liberg et al., 1998). **Ceci suggère que les femelles peuvent quitter leur domaine vital normal pour des raisons de choix de partenaire** (c'est-à-dire pour s'accoupler avec un mâle de qualité perçue comme supérieure ou avec un mâle non apparenté dans le cas de l'évitement de la consanguinité) ou d'interférence (pour trouver un mâle qui n'est pas occupé par une autre femelle en œstrus) (Linnell, 1994). Malgré des observations anecdotiques récentes (Liberg et al., 1998 ; Börger, 2006), à notre connaissance aucune étude détaillée publiée n'a encore examiné l'importance de ce comportement chez le chevreuil, bien que **Liberg et al. (1998) aient suggéré que jusqu'à 30-50% des femelles peuvent entreprendre une**

excursion pendant l'œstrus. Si ces **excursions** s'accompagnent d'un accouplement et d'une fécondation réussis, elles constitueraient une forme de dispersion de la reproduction (c'est-à-dire un mouvement entre deux zones de reproduction successives ou deux groupes sociaux, sensu Clobert et al., 2001) **et pourraient étayer l'idée que les femelles jouent un rôle actif dans la recherche et le choix du partenaire sexuel** (Liberg et al., 1998).

Pour explorer ce comportement, nous avons analysé les mouvements de 27 femelles de chevreuil suivies à l'aide de la technologie GPS dans un paysage fragmenté. **Si les femelles recherchent activement des partenaires, nous devrions nous attendre à observer des mouvements prononcés pendant le rut, notamment une augmentation de la superficie du domaine vital occupé, une préférence pour des zones particulières de ce domaine (emplacements de partenaires potentiels) et peut-être même des excursions de courte durée en dehors du domaine vital normal (généralement < 100 ha pendant l'été, Hewison et al., 1998)**. Spécifiquement, nous avons cherché à fournir des preuves de la recherche de partenaires par les femelles en utilisant 2 approches différentes : dans la première, une analyse quantitative objective a été utilisée en utilisant une approche méthodologique récente et innovante (Doerr et Doerr, 2005) et sans aucune distinction a priori entre les individus, pour comparer le comportement de parcours pendant la période de rut avec celui immédiatement avant et après le rut ; dans la seconde, une approche plus descriptive a été utilisée pour décrire, pour la première fois, la nature (moment, durée, etc.) des excursions de rut pour les femelles qui ont effectué des mouvements hors parcours clairs pendant le rut.

1. METHODE

1.1. Zone d'étude

L'étude a été réalisée dans un paysage agricole situé dans le sud-ouest de la France (N 43°23, E 0°52). Il s'agit d'une région vallonnée, s'élevant à un maximum de 380 m d'altitude, avec un paysage mixte de champs ouverts et de petites parcelles boisées (d'une taille moyenne de 3 ha), et une forêt centrale plus importante de 800 ha. Les terres sont principalement utilisées pour le pâturage des moutons et des bovins, mais les cultures agricoles sont de plus en plus nombreuses. La zone d'étude totale couvre environ 7 500 ha, dont environ 25% sont boisés. La population humaine est présente sur l'ensemble du site, dans de petits villages et des fermes répartis le long du vaste réseau routier qui couvre le site d'étude. Les chevreuils ont été contrôlés sur sept sites répartis sur un gradient de paysage allant de la forêt aux champs ouverts. **La densité locale de chevreuils pour les deux années d'étude a été estimée à environ 32 animaux/100 ha dans la forêt centrale et à 7-10 animaux/100 ha dans le paysage fragmenté environnant, en utilisant une méthode modifiée de capture-marquage-recapture (estimateur de Lincoln-Petersen)** (voir Hewison et al., 2007). La population de chevreuils est chassée régulièrement en battue avec des chiens pendant l'hiver (de septembre à janvier) et à l'approche pendant l'été (de juin à août, uniquement pour les mâles). Le cerf élaphe a récemment commencé à coloniser cette région et le sanglier (*Sus scrofa*) est bien établi. La chasse au sanglier commence dans la seconde moitié du mois d'août et chevauche donc quelque peu la fin de la période de rut des chevreuils, créant ainsi une source potentielle de perturbation pendant les périodes de rut et de non-rut.

1.2. Collecte des données

Au cours des hivers 2004-2005 et 2005-2006 (d'octobre à février), 27 chevreuils femelles (3 yearlings d'environ 15 mois et 24 adultes d'au moins 2 ans) ont été capturées à l'aide de longs filets dans la zone d'étude. Les animaux ont été pesés, sexés et leur classe d'âge estimée à partir de l'éruption et de l'usure des dents (Angibault et al., 1993), puis relâchés à l'aide d'un collier GPS Lotek 3300 à 12 canaux (poids 285 g, précision annoncée de 35 m, Lotek, 2002). Les chevreuils ont été suivis pendant 46 semaines à raison d'un point GPS toutes les 6 heures (à 6 heures, 12 heures, 18 heures et 0 heure). En outre, afin d'étudier le comportement reproductif, pendant la période de rut de 2006 uniquement, des points ont été pris une fois par heure (il convient de noter qu'en raison des limitations techniques des colliers, nous n'avons pu programmer ce suivi à échelle fine que pendant une période limitée, c'est-à-dire pendant le rut stricto sensu, qui dure un mois). Pour chaque position, la configuration du satellite (c'est-à-dire le PDOP), le nombre de satellites et l'état de la position ont également été enregistrés. L'état de la fixation combine des informations indiquant si la fixation était en 2D (basée sur trois satellites seulement) ou en 3D (basée sur plus de trois satellites) avec une échelle numérique ouverte (commençant par F0) qui peut indiquer la qualité de la fixation (voir Cargnelutti et al., 2007). Nous avons effectué une correction différentielle afin d'améliorer la précision des coordonnées (Adrados et al., 2002). Toutes les coordonnées (latitude, longitude) ont été converties en coordonnées Lambert III à l'aide de pathfinder Office Version 2.7 (Trimble Navigation Ltd., USA).

1.3. Analyse des données

1.3.1. Comparaison du comportement des femelles entre les périodes de rut et les périodes sans rut

Vingt-sept femelles reproductrices ont été suivies pendant l'une des périodes de rut de 2005 ($N = 16$) et de 2006 ($N = 11$). Nous avons visualisé la distribution spatiale des données avec Arcview3.2 (Système d'Information Géographique). Les fixations extrêmes en dehors de la zone d'étude ou les fixations isolées avec un faible indice de qualité des fixations (Cargnelutti et al., 2007) qui étaient si éloignées de la fixation précédente et/ou suivante qu'elles étaient manifestement erronées ont été éliminées de l'analyse. Plus précisément, pour l'ensemble de données avec une fixation toutes les 6 heures, nous avons supprimé 13 fixations sur un total de 2399 pour la période sans rut et 6 fixations sur un total de 3328 pour la période de rut. Pour l'ensemble de données avec une fixation toutes les heures (la période de rut de 2006), nous avons également supprimé les fixations qui étaient trop éloignées de la fixation précédente pour être biologiquement plausibles (c.-à-d. à une distance qui ne pouvait pas être couverte par un chevreuil en 1 heure). Nous avons défini la période de rut comme allant du 20/07 au 23/08 en fonction des observations sur le terrain et des informations publiées (Danilkin et Hewison, 1996). Pendant la période de rut, les femelles de chevreuil deviennent réceptives au cours d'un seul œstrus court (environ 36 h) (Sempéré et al., 1998). **Cependant**, comme la date de l'œstrus n'est pas totalement synchrone entre les femelles (Sempéré et al., 1998), et comme nous n'avons pas d'information sur le moment de l'œstrus pour des individus donnés, nous avons considéré une période d'un mois pour définir la période de rut. Nous avons défini une période de non-rut, du 5/07 au 19/07 et du 24/08 au 7/09, pour éviter la période de soins maternels intensifs (principalement mai-juin) et le début de la saison de chasse (mi-septembre). **Nous avons choisi une période de non-rut d'une durée approximativement égale à celle de la période de rut afin d'assurer que les paramètres de mouvement dérivés soient basés sur un nombre similaire de points GPS dans chaque période.** Il convient toutefois de noter que, bien que le temps écoulé soit approximativement

égal, la période couverte par la période de non-rut est deux fois plus longue (2 mois) que celle de la période de rut (1 mois). Bien qu'il soit possible que la taille du domaine vital augmente avec le temps écoulé (pour un nombre fixe de positions GPS), ce biais potentiel nous amènerait à rejeter notre hypothèse (mouvements plus importants et plus prononcés en période de rut qu'en période de non-rut), d'où une analyse conservatrice.

Nous avons décrit le comportement de déplacement des femelles durant ces deux périodes à l'aide du programme DRAP (Dispersal Range Analysis Program) proposé par Doerr et Doerr (2005), ainsi que d'un indice d'incursion. Les différentes mesures (aire de recherche, taille du domaine vital, taux de recherche, minutie, intensité de la recherche et indice d'incursion) nous ont permis de comparer la mobilité et le comportement d'exploration pour chaque femelle individuelle pendant les périodes de rut et de non-rut :

- La **zone de recherche** décrit la zone totale explorée, tout en tenant compte de la séquence temporelle des localisations. Elle est donc sensible aux **brèves incursions** (telles que les excursions d'accouplement) en dehors du domaine vital normal (voir Doerr et Doerr, 2005). Elle est dérivée de la méthode du corridor d'évaluation (AC), qui décrit un corridor d'une largeur donnée reliant tous les points de fixation consécutifs de manière chronologique afin de décrire la trajectoire de l'animal. La largeur du corridor correspond à deux fois la distance maximale à laquelle un individu peut en détecter un autre. Cette distance a été fixée à 100 m dans notre étude (voir Pays et al., 2007), bien que la valeur absolue utilisée ne soit probablement pas importante (voir Doerr et Doerr, 2005), d'autant plus que notre objectif principal était de comparer le comportement de déplacement d'un même animal entre les périodes.
- La **taille du domaine vital** définit la zone traversée par un individu au cours de ses activités normales (Burt, 1943) et est la métrique la plus couramment utilisée pour décrire le comportement d'errance. Afin d'inclure les excursions potentielles qui peuvent être représentées par un nombre relativement faible de fixations en dehors du domaine vital normal, nous avons utilisé la méthode du polygone convexe minimum (MCP) et pris en compte 100% de toutes les fixations (Mohr, 1947).
- Le **taux de recherche** donne une estimation de la rapidité des déplacements, calculée comme la longueur totale du trajet d'un individu divisée par le nombre de jours de suivi. Les femelles qui entreprennent des excursions dans le rut pour chercher des partenaires dans une zone plus large devraient avoir un taux de recherche plus élevé que celles qui restent dans leur zone normale. Notons toutefois que notre intervalle de fixation de 6 h signifie que le taux de recherche absolu a certainement été sous-estimé, mais cela ne devrait pas fausser la comparaison de cette métrique entre les périodes.
- La **rigueur** a été calculée comme le ratio AC/MCP qui donne une estimation du niveau d'utilisation de chaque partie du domaine vital total. Un ratio faible indique qu'une partie seulement du domaine vital a été utilisée ou recherchée, par exemple, dans le cadre des sorties de rut, des emplacements de partenaires potentiels.
- **L'intensité de la recherche** mesure la répartition de l'effort de recherche entre les zones effectivement utilisées par l'individu. Étant donné qu'un individu visite un certain nombre de zones dans son aire de recherche, il peut répartir l'intensité de la

recherche de manière égale entre ces zones, ou il peut intensifier sa recherche dans quelques-unes d'entre elles seulement, toujours dans le contexte des excursions de rut, peut-être en relation avec les emplacements des partenaires potentiels. L'intensité de la recherche est mesurée par le coefficient de variation du nombre moyen de fois où des points aléatoires se trouvent dans le rayon d'évaluation (voir zone de recherche) de la trajectoire de déplacement de l'individu (voir Doerr et Doerr, 2005).

- Nous avons également construit un **indice d'incursion** pour identifier les mouvements en dehors du domaine vital normal, ce qui peut indiquer que les individus font des incursions pour rechercher des partenaires, comme le suggèrent Doerr et Doerr (2005). Étant donné que, pendant le rut, les femelles ont une courte période de réceptivité (36 h) et que nos colliers GPS étaient programmés pour prendre une position toutes les 6 h, nous avons considéré les six positions qui étaient les plus éloignées du centre du domaine vital pour les périodes de rut et de non-rut et nous avons considéré la distance moyenne entre ces positions et le centre du domaine vital comme l'indice d'incursion.

Tous les paramètres ont été calculés avec une fixation toutes les 6 heures ($n = 27$ femelles). Comme nous nous attendions à ce que les femelles, si elles recherchent activement des partenaires, se déplacent davantage pendant la période de rut que pendant la période sans rut, y compris éventuellement en dehors de leur domaine vital normal, nous avons prédit que la zone de recherche, le taux de recherche et l'**indice d'incursion** seraient plus importants et que le domaine vital serait plus grand pendant le rut que pendant la période sans rut. En outre, comme les femelles devraient concentrer leurs efforts dans certaines zones afin de trouver et de sélectionner un partenaire pendant le rut, nous nous attendions à trouver de faibles valeurs de minutie et des valeurs élevées d'intensité de recherche pendant la période de rut par rapport à la période de non-rut.

1.4. Analyse statistique

Pour détecter une différence potentielle entre les périodes de rut et de non-rut en termes de mouvements et de comportement des chevrettes, nous avons comparé la **zone de recherche (AC)**, la **taille du domaine vital (MCP)**, le **taux de recherche**, l'**intensité de la recherche** et l'**indice d'incursion** entre ces deux périodes. Comme ces valeurs étaient des mesures répétées pour chaque individu (avec ou sans rut), nous avons effectué des tests t par paires pour chaque variable indépendamment. Pour étudier la variation de la variable de rigueur (rapport AC/MCP) entre les deux périodes, qui n'était pas distribuée de façon normale, nous avons utilisé une corrélation de rang de Spearman entre AC et MCP.

Ensuite, uniquement dans le cas de différences significatives dans le comportement de recherche entre les deux périodes, afin d'explorer les facteurs pouvant expliquer ces différences, des deltas (la différence entre le rut et la non-rut) ont été calculés pour ces mesures de recherche. Les deltas pour la zone de recherche et la taille du domaine vital étant très étroitement corrélés, nous n'avons pas pris en compte le delta pour la zone de recherche afin de limiter le nombre de tests. De même, la variation du delta de rigueur (ratio AC/MCP) étant difficile à interpréter (différence entre deux ratios), cette mesure n'a pas été prise en compte dans ces analyses. Les deltas ont ensuite été considérés comme des variables dépendantes dans des modèles linéaires avec l'année, l'habitat et la masse corporelle comme

variables explicatives. L'année (2005/2006) et l'habitat ont été traités comme des facteurs, la masse corporelle étant une covariable continue. Nous avons considéré l'habitat comme un facteur binaire, soit ouvert (5-13% de bois), soit fermé (au moins 25% de bois), dans le paysage local où l'animal a été capturé et mis au repos. Nous n'avons pas inclus l'âge dans ces modèles car seuls trois individus de l'ensemble des données étaient des chevreuils d'un an (notez que, dans tous les cas, les chevreuils femelles d'un an sont actifs sur le plan de la reproduction et devraient donc avoir un comportement similaire à celui des adultes pendant le rut). Nous avons considéré que la masse corporelle des adultes au moment de la capture (automne-hiver) était un bon indicateur de la masse corporelle pendant le rut suivant, car la masse corporelle des femelles varie peu au cours de l'année chez les chevreuils (Hewison et al., 1996).

Lors de l'analyse préliminaire, nous avons vérifié l'homogénéité des variances à l'aide du test de Levene (Fox, 1997). Lorsque les variances étaient homogènes, nous avons construit des modèles linéaires du delta d'une mesure donnée en fonction de l'année, de l'habitat et de la masse corporelle. Dans ce cas (variances homogènes), pour sélectionner le meilleur modèle, nous avons utilisé la valeur de l'AIC corrigée pour la petite taille de l'échantillon (AIC_c , Burnham et Anderson, 1998). Lorsque les variances sont hétérogènes, nous avons utilisé des modèles de quasi-vraisemblance (modèle linéaire généralisé) afin de prendre en compte la véritable relation entre la moyenne et la variance des données (McCullagh et Nelder, 1989). Nous avons utilisé la quasi-vraisemblance avec la fonction de lien d'identité et la variance proportionnelle au carré de la moyenne. Dans ce cas (variances hétérogènes), pour tester l'effet des variables explicatives sur la variable dépendante, nous avons considéré le modèle le plus compliqué comme point de départ et procédé à une simplification progressive par élimination successive des termes non significatifs à un seuil de 5%. Pour confirmer la pertinence de l'approche de quasi-vraisemblance, nous avons comparé la déviance résiduelle avec les degrés de liberté résiduels afin de détecter une éventuelle surdispersion des données.

2. RESULTATS

2.1. Comparaison du comportement d'errance des femelles entre la période de rut et la période sans rut

Le degré de corrélation entre les différentes mesures du comportement d'errance était très variable entre les mesures et entre les périodes ($0,27 < r < 0,98$ pendant la période de rut ; $0,08 < r < 0,99$ pendant la période de non-rut), à l'exception de **l'indice d'incursion** qui n'est pas corrélé avec d'autres mesures. **La zone de recherche (AC) et la taille du domaine vital (MCP), en particulier, étaient fortement et positivement corrélées.** En effet, la taille du domaine vital explique 94% de la variabilité de la zone de recherche (corrélation de rang de Spearman : $r_s = 0,97$, $N = 27$, $P < 0,001$). **La zone de recherche (test t apparié : $t_{26} = 2,61$, $P = 0,015$), la taille du domaine vital (test t apparié : $t_{26} = 2,21$, $P = 0,036$) et l'intensité de la recherche (test t apparié : $t_{26} = 2,26$, $P = 0,032$) étaient significativement **plus importantes pendant la période de rut que pendant la période de non-rut** (Fig. 1). En outre, nous avons observé une plus grande variabilité entre les individus pour chacune de ces mesures pendant le rut que pendant la période sans rut (Fig. 1). En revanche, l'indice d'incursion (test t apparié : $t_{26} = -1,65$, $P = 0,112$), le taux de recherche (test t apparié : $t_{26} = -1,41$, $P = 0,171$) et la rigueur de la recherche (test t apparié : $t_{26} = -1,06$, $P = 0,296$) n'étaient pas significativement différents entre les deux périodes.**

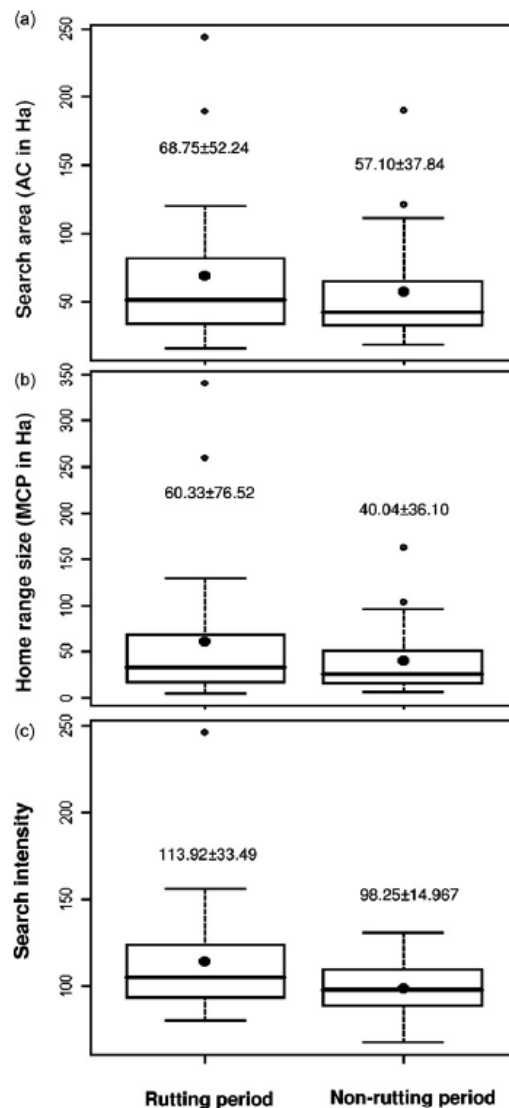


Fig. 1. (a) Aire de recherche, (b) taille du domaine vital et (c) intensité de recherche des chevreuils femelles ($n = 27$) pendant les périodes de rut et de non-rut (avec erreur moyenne \pm standard entre parenthèses). Les cercles représentent les points de données aberrants, la boîte englobe les quartiles 1 à 3, à l'intérieur de la boîte la ligne horizontale représente la médiane et les moustaches sont situées à $1,5 \times$ IQR (intervalle interquartile) en dessous du premier quartile et à $1,5 \times$ IQR au-dessus du troisième quartile. Le point noir représente la moyenne

2.2. Facteurs expliquant les différences de comportement des femelles en matière d'errance

En raison d'une relation non constante entre la moyenne et la variance des données, nous avons utilisé l'approche de quasi-vraisemblance sur les valeurs absolues des différences de taille du domaine vital entre les deux périodes. En raison de la petite taille de l'échantillon et de certains problèmes de convergence, nous n'avons pas tenté de modéliser les interactions entre les variables explicatives. La différence absolue de taille du domaine vital entre les deux périodes était significativement plus élevée dans les habitats ouverts (ANOVA : $F_{1,26} = 12,327$, $P = 0,002$; Fig. 2a) que dans les habitats fermés. En outre, la variance de la différence était également plus élevée dans cet habitat. En outre, la différence de taille absolue du domaine vital entre les périodes était plus importante (à la fois en moyenne et en variance) en 2006 (ANOVA : $F_{1,26} = 5,6$, $P = 0,026$; Fig. 2b) qu'en 2005. En revanche, nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de la masse corporelle des femelles sur le degré de différence de taille du domaine vital entre les périodes (régression linéaire des moindres carrés : $F_{1,26} = 0,002$, $P = 0,964$). Ainsi, le meilleur modèle décrivant la différence absolue de taille du

domaine vital entre les deux périodes contenait les deux effets principaux de l'habitat et de l'année (déviante résiduelle de 33,2 pour 24 degrés de liberté).

Pour l'intensité de recherche, nous n'avons pas trouvé d'effet significatif d'aucun des facteurs testés sur la différence d'intensité de recherche entre les deux périodes à l'aide d'un modèle linéaire. En effet, le meilleur modèle était le modèle constant, bien que le modèle incluant un effet de l'année avait une valeur AIC très similaire au modèle constant (voir [Tableau 1](#)). Tous les autres modèles avaient une différence d'AIC_c supérieure à 2 par rapport au modèle constant.

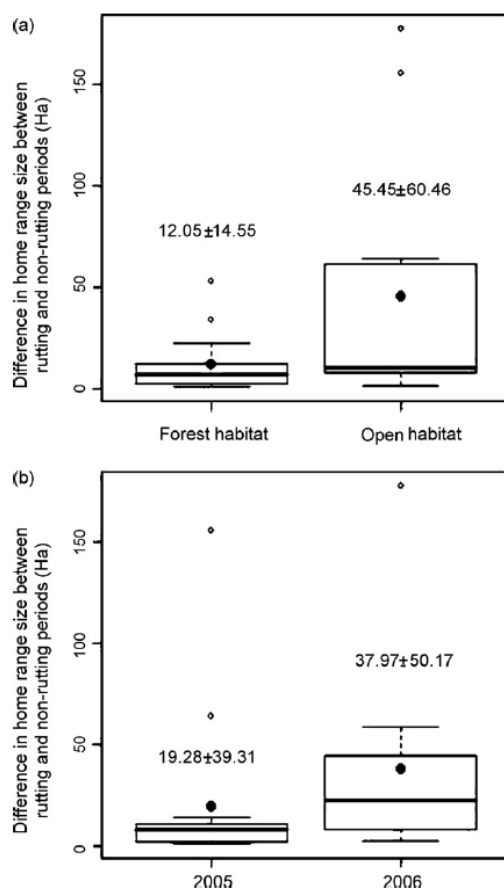


Fig. 2. Différence de taille du domaine vital des chevreaux femelles entre les périodes de rut et de non-rut ($n = 27$) : (a) dans des habitats ouverts et fermés et (b) en 2005 et en 2006 (avec l'erreur moyenne \pm standard entre parenthèses). Les cercles représentent les points de données aberrants, la boîte englobe les quartiles 1 à 3, à l'intérieur de la boîte la ligne horizontale représente la médiane et les moustaches sont situées à $1,5 \times$ IQR (intervalle interquartile) en dessous du premier quartile et à $1,5 \times$ IQR au-dessus du troisième quartile. Le point noir représente la moyenne

2.3. Description des excursions des femelles pendant le rut

L'analyse visuelle des mouvements des femelles pendant le rut de 2006 a révélé que 5 individus sur 11 (environ 45%) ont effectué des excursions, quittant leur domaine vital normal pour une durée de quelques heures ou jours ([Tableau 2](#) et [Fig. 3b](#)), alors que les autres sont toujours restés dans la même zone de domaine vital ([Fig. 3a](#)). Pour les femelles vivant dans un habitat fermé, 2 sur 6 (33%) ont entrepris une excursion de rut, alors que dans un habitat ouvert 3 femelles sur 5 (60%) l'ont fait ([Tableau 2](#)). Les femelles ayant effectué une excursion avaient une valeur de rigueur (ratio AC/MCP) plus faible que les autres femelles ($0,95 \pm 0,15$ vs. $1,43 \pm 0,08$, respectivement, test de Mann-Whitney : $U_{11} = 3$, $P = 0,030$), ce qui indique que seule une partie de l'amplitude totale a été utilisée. Trois femelles ont effectué

plusieurs excursions, ou ont effectué des excursions de courte distance par rapport à la taille de leur domaine vital, conduisant à des valeurs intermédiaires du ratio AC/MCP. La vitesse lors des excursions était globalement similaire que la femelle quitte son domaine vital normal ou qu'elle y retourne (moyenne = 343,1 m/h, E.S. = 100,5 pour la patte sortante vs. 248,3 m/h, E.S. = 78,4 pour la patte entrante).

Tableau 1. Résultats de la sélection de modèles effectuée sur la base de l'intensité de la recherche (modèles et valeurs AICc)

Model	AICc
Habitat + body mass + year + habitat:body mass+habitat:year + body mass:year	290.15
Habitat + body mass + year + habitat:year + body mass:year	286.29
Habitat + body mass + year + habitat:body mass + body mass:year	286.9
Habitat + body mass + year + habitat:body mass + habitat:year	286.71
Habitat + body mass + year + body mass:year	283.25
Habitat + body mass + year + habitat:year	283
Habitat + body mass + year	280.05
Habitat + year	277.01
Body mass + year	277.3
Habitat + body mass	278.66
Year	274.53
Habitat	275.9
Constant model	273.65

Tableau 2. Principales caractéristiques des excursions observées pour cinq femelles

Female number	Habitat type	Fawns at heel	Duration (h)	Distance (m)	Dates
234	Closed	1	13	1000	16 and 17 August
			26	1200	22 and 23 August
232	Closed	No data	19	700	19 August
260	Open	1	47	1000	29 and 30 July
			6	1425	16 August
			5	600	18 August
306	Open	2	5	700	29 July
			2	900	15 August
			8	900	17 August
264	Open	1	85	4500	6–10 August

DISCUSSION

Nous avons montré que le **comportement** des femelles chevreuils pendant l'été différait nettement entre la période de pointe du rut et les semaines précédant et suivant le rut. En effet, la taille du domaine vital, la zone de recherche et l'intensité de la recherche étaient toutes plus élevées pendant la période de reproduction. Cela indique que les femelles augmentent leur utilisation de l'espace pendant le rut (taille du domaine vital, zone de recherche) et concentrent leur utilisation de l'espace dans des zones spécifiques de leur domaine (intensité de la recherche). Nous avons également constaté que la différence entre les périodes de rut et les périodes sans rut en ce qui concerne la taille du domaine vital était plus marquée dans les habitats ouverts que dans les habitats boisés et en 2006 qu'en 2005. Enfin, à partir de l'interprétation visuelle des coordonnées GPS des individus qui ont été suivis de manière intensive pendant le rut 2006 (1 coordonnées/h), nous avons pu décrire des excursions de rut (mouvements de courte durée en dehors du domaine vital normal pendant la période de reproduction) pour 45% de nos chevreuils femelles suivis.

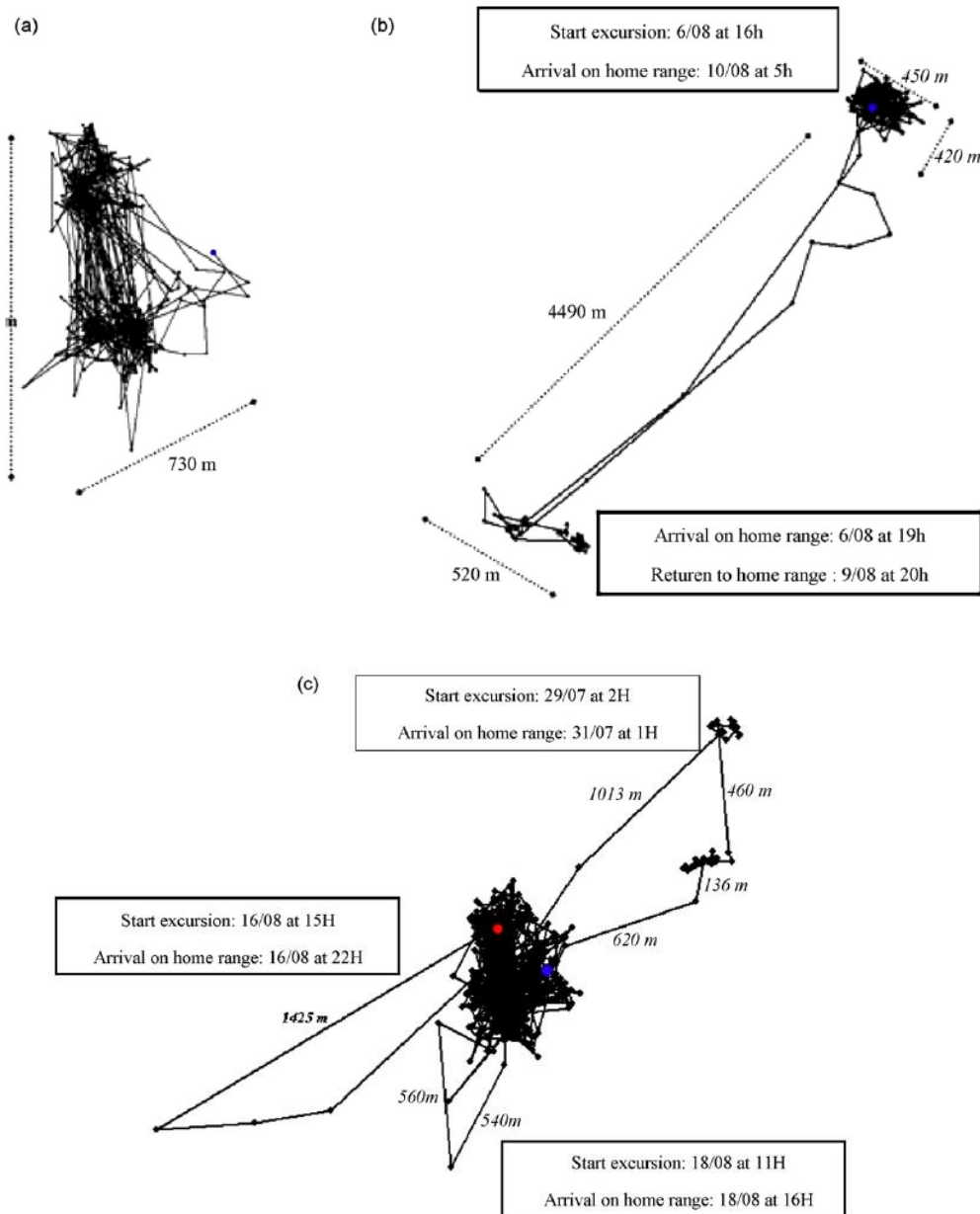


Fig. 3. Exemples de trajectoires de déplacement de chevreuils femelles pendant le rut : (a) une femelle qui est restée sur son domaine vital pendant toute la durée du rut et (b) et c) deux femelles qui ont effectué une excursion

3.1. Preuve du choix du partenaire par la femelle ?

Nos résultats indiquent que les femelles chevreuils sont capables d'augmenter leur utilisation de l'espace (taille du domaine vital, zone de recherche) pendant la période du rut, **mais nous n'avons pas pu montrer qu'elles augmentaient leurs déplacements globaux en termes de distance parcourue par jour (taux de recherche)**. Ceci est cohérent avec le fait que les femelles **concentrent** leur activité dans **certains secteurs** de leur domaine (augmentation de l'intensité de recherche) pendant cette période. Une **première** interprétation de ces modèles est que les femelles modifient leur comportement pendant le rut pour des raisons de **choix du partenaire** (San José et Lovari, 1998 ; Rossi et al., 2001 chez le chevreuil ; Dahle et Swenson, 2003 chez l'ours brun *Ursus arctos*). En d'autres termes, les femelles augmentent la **taille de leur territoire afin de rencontrer davantage de partenaires potentiels, en concentrant leurs déplacements dans certaines zones où les mâles ont établi leur territoire et en opérant un certain degré de choix du partenaire** (Andersson, 1994). Chez les ongulés, un phénomène

similaire a également été observé dans une population à faible densité de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (Labisky et Fritzen, 1998). Ces auteurs suggèrent que l'augmentation de la taille du domaine vital et de la vitesse de déplacement pendant le rut est due à la recherche active de partenaires par les femelles dans les cas où la chasse entraîne une pénurie de mâles reproducteurs. Bien que, dans notre étude, les différences moyennes dans le comportement de déplacement entre les périodes n'étaient pas importantes, elles étaient probablement assez importantes pour augmenter l'exposition des femelles à des partenaires alternatifs. En outre, cela pourrait résulter de l'existence de deux stratégies (stationnaire ou mobile) pour la recherche de partenaires chez les femelles chevreuils, qui devraient dépendre de la distribution des mâles disponibles.

Une autre explication de nos résultats pourrait être que les femelles augmentent leur comportement de déplacement en réponse au harcèlement des mâles pendant le rut (cf. Sundaresan et al., 2007 chez le zèbre de Grévy *Equus grevyi*). La production de testostérone atteint son maximum chez les chevreuils mâles en juillet et août (Sempéré et al., 1998) et les mâles recherchent activement les copulations à cette période, ce qui pourrait conduire à un harcèlement accru des femelles. En effet, des observations comportementales ont montré que les femelles peuvent continuer à se déplacer afin d'éviter un accouplement (Börger, 2006). Ainsi, les femelles peuvent augmenter la taille de leur domaine vital pour éviter les mâles à la sexualité insistante. Une augmentation similaire de la taille du domaine vital et de l'activité des femelles pendant la période de reproduction a été rapportée chez les alligators (*Alligator mississippiensis*) (Rootes et Chabreck, 1993) et les wallabies (*Onychogalea fraenata*) (Fisher et Lara, 1999). Sundaresan et al. (2007) ont également observé une augmentation des taux de déplacement chez les femelles zèbres de Grévy en lactation et ont suggéré que cela était lié au harcèlement sexuel. En revanche, Fisher et Lara (1999) ont noté une vitesse modérée et des mouvements répétitifs chez les femelles wallaby et ont suggéré que cela indiquait qu'elles n'essayaient pas d'échapper au harcèlement. Le fait que, pendant le rut, les chevrettes de notre étude n'aient pas augmenté leurs déplacements par jour, bien qu'elles se déplacent sur une plus grande surface, suggère que le harcèlement par les mâles n'est pas un déterminant majeur des changements dans le comportement de déplacement des femelles chevreuils à ce moment-là. Les sorties de rut que nous avons documentées directement grâce à un suivi GPS intensif confirment les observations de Rossi et al. (2001) qui ont noté que certaines femelles chevreuils conservaient un domaine vital stable pendant le rut, tandis que d'autres étendaient leur domaine vital antérieur au rut. Nos données ont montré qu'un peu moins de la moitié de toutes les femelles (45%) ont entrepris une excursion pendant le rut, ce qui est en accord avec les autres observations disponibles en Scandinavie (Liberg et al., 1998). Nous suggérons que l'explication la plus probable de ces excursions est que la femelle tente de localiser, de choisir et de s'accoupler avec un mâle particulier de préférence au mâle territorial présent sur son domaine vital (Linnell, 1994 ; Liberg et al., 1998). Nous supposons que ce comportement peut être motivé par le désir de sélectionner un partenaire de qualité supérieure ou d'éviter la consanguinité (Linnell, 1994 ; Coulon, 2006). Alternativement, le mâle présent sur le domaine vital de la femelle pourrait être déjà engagé dans la cour d'une autre femelle en œstrus (interférence). Comme les femelles chevreuils sont en monoœstrus, avec une courte période de réceptivité (environ 36 h, Sempéré et al., 1998), les excursions observées pourraient donc être le résultat d'une stratégie de recherche d'un mâle libre (Linnell, 1994). Parmi les ongulés bien étudiés, ce comportement semble largement

spécifique au chevreuil, peut-être en raison de la territorialité mâle marquée chez cette espèce (mais voir Labisky et Fritzen, 1998).

3.2. Facteurs influençant le comportement spatial des femelles pendant la période de rut

Nous avons constaté que la différence de taille du domaine vital des femelles chevreuils entre la période de rut et la période sans rut était plus prononcée dans les habitats ouverts. Ceci est probablement lié au fait que les domaines vitaux des chevreuils sont plus grands dans les paysages plus ouverts en général (Hewison et al., 1998) et spécifiquement dans notre site d'étude (Cargnelutti et al., 2002). **Toutefois, il convient également de noter que la densité de la population est aussi considérablement plus faible dans les paysages plus ouverts de notre site d'étude (Hewison et al., 2007), ce qui implique que les territoires des mâles sont plus espacés, de sorte que les femelles devraient parcourir une plus grande distance pour trouver un partenaire d'accouplement alternatif.** Dans ce contexte, Melis et al. (2005) ont montré que les petits bois semblent servir de points focaux pour les territoires des mâles dans les habitats ouverts. En effet, il est prévu que la densité de population affecte considérablement le processus de sélection sexuelle (Kokko et Rankin, 2006). D'autres données sont nécessaires avant de pouvoir conclure si les femelles des paysages ouverts se déplacent plus loin que celles des zones plus boisées pendant les excursions de rut (voir [Tableau 2](#)).

Nous avons également constaté que le degré de différence dans la taille des aires de répartition des femelles en période de rut et hors rut était particulièrement important en 2006 par rapport à 2005. On sait que les conditions environnementales affectent le comportement de déplacement chez une grande variété de grands mammifères (par exemple Ferguson et al., 1999 chez l'ours polaire *Ursus maritimus*) et chez le chevreuil en particulier (Danilkin et Hewison, 1996). L'été 2006 était inhabituel, en ce sens qu'il y avait un contraste marqué dans le climat, avec un mois de juillet exceptionnellement chaud (avant le rut, température quotidienne moyenne : 26°C ; température maximale quotidienne moyenne : 32,2°C), un mois d'août plutôt frais (rut, température quotidienne moyenne : 20,8°C ; température maximale quotidienne moyenne : 25,9°C) et un mois de septembre chaud. Le non-rut exceptionnellement chaud peut avoir limité les mouvements des femelles, car il semble probable que les chevreuils modifient leur comportement pendant les mois d'été en fonction de la température dans les latitudes méridionales.

Nous **n'avons pas** été en mesure d'identifier une influence de la masse corporelle sur le comportement de déplacement pendant le rut, ce qui contredit notre attente selon laquelle les femelles plus grandes et en meilleure condition seraient capables d'allouer plus d'énergie à la recherche de partenaires. Il est possible que les femelles en meilleure condition allouent plus d'énergie à l'investissement maternel qu'à la recherche de partenaires (Hewison et al., 2005), bien que la petite taille de l'échantillon et le manque de puissance qui en découle ne nous permettent pas d'exclure l'existence de ces effets. **De même**, la présence d'un faon à l'arrière ne semble pas interférer avec la propension à effectuer une excursion de rut, car au moins quatre des cinq femelles qui l'ont fait dans notre échantillon étaient connues pour avoir des faons (voir [Tableau 2](#)), bien qu'il ne soit pas encore clair si les faons accompagnent leurs mères pendant les excursions. Pour explorer les raisons qui poussent les femelles à entreprendre des excursions de rut, il serait intéressant de combiner les observations de terrain et les analyses de paternité afin de déterminer sur quels attributs du mâle les femelles

basent leur choix de partenaire d'accouplement et de vérifier que ces excursions mènent effectivement à une reproduction réussie.

References

- Adrados, C., Girad, I., Gendner, J.P., Janeau, G., 2002. Global positioning system (GPS) location accuracy improvement due to selective availability removal. *CR Biologies* 325, 165–170.
- Amos, W., Wilmer, J.W., Kokko, H., 2001. Do female grey seals select genetically diverse mates? *Anim. Behav.* 62, 157–164.
- Andersson, M.B., 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, 624 pp.
- Angibault, J.M., Bideau, E., Vincent, J.P., 1993. Détermination de l'âge chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Mammalia* 57, 579–587.
- Arnould, J.P.Y., Duck, C.D., 1997. The cost and benefits of territorial tenure, and factors affecting mating success in male Antarctic fur seals. *J. Zool. Lond.* 241, 649–664.
- Bertrand, M.R., DeNicol, A.J., Beissinger, S.R., Swihart, R.K., 1996. Effects of parturition on home ranges and social affiliations of female white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 60, 899–909.
- Börger, L., 2006. Roe deer mating tactics. Ph.D. Thesis. University of Cambridge, United Kingdom, 208 pp.
- Bramley, P.S., 1970. Territoriality and reproductive behaviour of roe deer. *J. Reprod. Fertil.* 11, 43–70.
- Brø-Jørgensen, J., 2002. Overt female mate competition and preference for central males in a lekking antelope. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99, 9290–9293.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 1998. *A Model Selection and Inference: A Practical Information—Theoretic Approach*. Springer Verlag, New York, USA, 353 pp.
- Burt, W.H., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal* 24, 346–352.
- Byers, J.A., Moodie, J.D., Hall, N., 1994. Pronghorn females choose vigorous mates. *Anim. Behav.* 47, 33–43.
- Cargnelutti, B., Reby, D., Desneux, L., Angibault, J.M., Joachim, J., Hewison, A.J.M., 2002. Space use by roe deer in a fragmented landscape some preliminary results. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 57, 29–37.
- Cargnelutti, B., Coulon, A., Hewison, A.J.M., Goulard, M., Angibault, J.M., Morellet, N., 2007. Testing GPS performance for wildlife monitoring using mobile collars with known reference points. *J. Wildl. Manage.* 71, 1380–1387.
- Charlton, B.D., Reby, D., McComb, K., 2007. Female red deer prefer the roars of larger males. *Biol. Lett.* 3, 382–385.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A., Nichols, J.D., 2001. *Dispersion*. Oxford University Press, New York, 452 pp.
- Coulon, A., 2006. Etude de l'influence du paysage sur la dispersion du chevreuil (*Capreolus capreolus*) en milieu fragmenté. Ph.D. Thesis. Université Paul Sabatier, France, 195 pp.
- Dahle, B., Swennesson, J.E., 2003. Seasonal range size in relation to reproductive strategies in brown bear *Ursus arctos*. *J. Anim. Ecol.* 72, 660–667.
- Daniilkin, A., Hewison, A.J.M., 1996. *Behavioural Ecology of Siberian and European Roe Deer*. Chapman and Hall, London, 300 pp.
- Darwin, C., 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. J. Murray, London, 791 pp.
- Doerr, E.D., Doerr, V.A.J., 2005. Dispersal range analysis: quantifying individual variation in dispersal behaviour. *Oecologia* 142, 1–10.
- Ferguson, S.H., Taylor, M.K., Born, E.W., Rosing-Asvid, A., Messier, F., 1999. Determinants of home range size for polar bears (*Ursus maritimus*). *Ecol. Lett.* 2, 311–318.
- Fisher, D.O., Lara, M.C., 1999. Effects of body size and home range on access to mates and paternity in male bridled naitail wallabies. *Anim. Behav.* 58, 121–130.
- Fox, J., 1997. *Applied Regression, Linear Models, and Related Methods*. Sage Publications, Thousand Oaks, 624 pp.
- Hewison, A.J.M., Angibault, J.M., Boutin, J.M., Bideau, E., Vincent, J.P., Sempere, A., 1996. Annual variation in body composition of roe deer (*Capreolus capreolus*) in moderate environmental conditions. *Can. J. Zool.* 74, 245–253.
- Hewison, A.J.M., Vincent, J.P., Reby, D., 1998. Social organisation of European roe deer. In: Andersen, R., Duncan, P., Linnell, J.D.C. (Eds.), *The European Roe Deer: The Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, pp. 189–219.
- Hewison, A.J.M., Gaillard, J.M., Kjellander, P., Toigo, C., Liberg, O., Delorme, D., 2005. Big mothers invest more in daughters—reversed sex allocation in a weakly polygynous mammal. *Ecol. Lett.* 8, 430–437.
- Hewison, A.J.M., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Coulon, A., Rames, J.L., Serrano, E., Verheyden, H., Morellet, N., 2007. Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer density in a fragmented landscape—a pilot study. *Wildl. Biol.* 13, 313–320.
- Hogg, J.T., Forbes, S.H., 1997. Mating in bighorn sheep: frequent male reproduction via a high-risk “unconventional” tactic. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41, 33–48.
- Johansson, A., 1996. Territorial dynamics and marking behaviour in male roe deer. Ph.D. Thesis. University of Stockholm, Sweden, 44 pp.
- Kokko, H., Rankin, D.J., 2006. Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 361, 319–334.
- Labisky, R.F., Fritzen, D.E., 1998. Spatial mobility of breeding female white-tailed deer in a low density population. *J. Wildl. Manage.* 62, 1329–1334.
- Liberg, O., Johansson, A., Andersen, R., Linnell, J.D.C., 1998. The function of male territoriality. In: Andersen, R., Duncan, P., Linnell, J.D.C. (Eds.), *The European Roe Deer: The Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, pp. 251–256.
- Linnell, J.D.C., 1994. Reproductive tactics and parental care in Norwegian roe deer. Ph.D. Thesis. National University of Ireland, 234 pp.
- LoteK wireless Inc., 2002. *Small and Middle Size Animals GPS Location System*. – User's Manual Rev A. Newmarket, Ontario, Canada, 48 pp.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. *Generalized Linear Models*, second ed. Chapman & Hall, London, 532 pp.
- McElligott, A.G., Gammell, M.P., Harty, H.C., Pains, D.R., Murphy, D.T., Walsh, J.T., Hayden, T.J., 2001. Sexual size dimorphism in fallow deer (*Dama dama*): do larger, heavier males gain greater mating success? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49, 266–272.
- Melis, C., Cagnacci, F., Lovari, S., 2005. Do male roe deer clump together during the rut? *Acta Theriol.* 50, 253–262.
- Min, S.E., 1997. Variation in sexually dimorphic traits of male pronghorns. *J. Mammal* 78, 31–47.
- Mohr, C.O., 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am. Midl. Nat.* 37, 223–249.
- Pays, O., Benhamou, S., Helder, R., Gerard, J.F., 2007. The dynamics of group formation in large mammalian herbivores: an analysis in the European roe deer. *Anim. Behav.* 74, 1429–1441.
- R Development Core Team, 2006. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0, <http://R-project.org>.
- Rootes, W.L., Chabreck, R.H., 1993. Cannibalism in the American Alligator. *Herpetologica* 49, 99–107.
- Rossi, I., Lamberti, P., Mauri, L., Apollonio, M., 2001. Male and female spatial behaviour of roe deer in a mountainous habitat during pre-rutting and rutting period. *J. Mt. Ecol.* 6, 1–6.
- San José, C., Lovari, S., 1998. Ranging movements of female roe deer: do home-loving does roam to mate? *Ethology* 104, 721–728.
- Sempéré, A.J., Mauget, R., Mauget, C., 1998. Reproductive physiology of roe deer. In: Andersen, R., Duncan, P., Linnell, J.D.C. (Eds.), *The European Roe Deer: The Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, pp. 161–188.
- Sundaresan, S.R., Fischhoff, I.R., Rubenstein, D.I., 2007. Male harassment influences female movements and associations in Grevy's zebra (*Equus grevyi*). *Behav. Ecol.* 18, 860–865.
- Vanpé, C., 2007. Mating systems and sexual selection in ungulates. New insights from a territorial species with low sexual size dimorphism: the European roe deer (*Capreolus capreolus*). Ph.D. Thesis. University of Toulouse and Swedish University of Agricultural Sciences, France and Sweden, 304 pp.
- Vanpé, C., Kjellander, P., Galan, M., Cosson, J.F., Aulagnier, S., Liberg, O., Hewison, A.J.M., 2008. Mating system, sexual dimorphism and the opportunity for sexual selection in a territorial ungulate. *Behav. Ecol.* 19, 309–316.