Les conditions thermiques modifient le comportement reproductif des mâles dans un système polygame

Received: 30 April 2024 | Accepted: 10 September 2024
DOI: 10.1111/1365-2435.14664

Functional Ecology

RESEARCH ARTICLE

Thermal conditions alter the mating behaviour of males in a polygynous system

Rebecca L. Levine[1] | Bart Kroger[2] | Kevin L. Monteith[1,3]

Résumé

1. Dans les systèmes polygames, les mâles peuvent être confrontés à un **compromis** entre les traits qui favorisent le succès reproductif et la nécessité de s'adapter aux changements environnementaux. Pour s'assurer des partenaires, les mâles investissent dans un corps imposant, des ornements somptueux et des activités coûteuses, mais ces investissements peuvent être incompatibles avec les environnements futurs. À mesure que le changement climatique s'intensifie, les facteurs de **stress thermique** pourraient perturber les voies énergivores qui, historiquement, ont permis les opportunités d'accouplement.

2. Nous avons évalué comment les caractéristiques associées à la dominance sociale interagissaient avec les conditions environnementales pour façonner le comportement et les opportunités d'accouplement chez l'orignal (*Alces alces*), une espèce **sensible à la chaleur** dont les populations méridionales vivent à la limite de leur tolérance thermique. Nous avons anticipé que les mâles présentant des caractéristiques favorables (par exemple, l'âge, l'armement) consacreraient davantage d'efforts à la reproduction, ce qui se traduirait par une augmentation des opportunités d'accouplement. Nous nous attendions à ce que les températures chaudes **limitent** les efforts de reproduction, en particulier avec l'âge et la taille de l'armement.

3. Nous avons quantifié les tactiques, les efforts et les opportunités de reproduction des mâles âgés de 1,5 à 11,5 ans. Nous avons utilisé des modèles de Markov cachés pour détecter les tactiques de reproduction, des données d'accéléromètre pour quantifier les efforts de déplacement et la proximité des femelles comme indicateur des opportunités de reproduction. Nous avons modélisé ces dynamiques de reproduction en fonction de l'âge, de la taille des armes et de la température ambiante.

4. Les températures chaudes ont exacerbé les différences liées à l'âge en termes de temps et d'efforts consacrés aux déplacements reproductifs. La chaleur limitait de manière disproportionnée l'effort reproductif chez les mâles âgés, qui étaient pourtant ceux qui avaient les meilleures opportunités d'accouplement. Même si les températures chaudes modifiaient le comportement d'accouplement, elles ne réduisaient pas les opportunités d'accouplement. Quelle que soit la température, les opportunités d'accouplement étaient les plus élevées chez les mâles d'âge mûr et âgés, mais le temps et l'effort consacrés aux déplacements reproductifs diminuaient avec l'âge.

5. Le changement climatique, qui augmente les températures automnales, pourrait accroître les variations dans l'effort reproductif entre les âges et réduire les déplacements des mâles âgés, qui sont généralement les principaux reproducteurs. La divergence entre le comportement et les opportunités suggère que les déplacements ne constituent pas un moyen fiable de reproduction et souligne les avantages des stratégies d'économie d'énergie, en particulier lorsque l'environnement devient plus difficile pour les espèces sensibles à la chaleur. Nous révélons les limites des efforts de déplacement dans les stratégies d'accouplement polygames et la vulnérabilité de cette étape cruciale du cycle de vie aux changements environnementaux.

MOTS-CLÉS : *Alces*, sensible à la chaleur, orignal, déplacement, allocation reproductive, sensible au risque, trait sexuel, compromis

1. INTRODUCTION

Sur le chemin de la reproduction, les mâles doivent faire face à des **compromis** rendus plus précaires par les changements environnementaux. La pression sélective de la reproduction génère une diversité de traits visant à améliorer la condition physique des mâles (Emlen & Oring, 1977). Un plumage voyant, des armes menaçantes et des parades chorégraphiées sont autant de formes de signalisation sexuelle qui peuvent accroître la dominance masculine et le succès de l'accouplement (Lincoln, 1972). Un dilemme se pose lorsque les traits qui signalent la dominance ont un coût énergétique ; les traits sexuels secondaires peuvent être coûteux à développer, à posséder et à utiliser (Alarcón et al., 2017 ; Goyens et al., 2015 ; Grossi & Canals, 2015).

Les mâles sont donc confrontés à un **compromis** potentiel entre les traits de dominance et l'efficacité des déplacements pendant la période d'accouplement, un exemple du principe du handicap (Zahavi, 1975). Pour compliquer encore davantage ce problème, les conditions environnementales peuvent modifier considérablement le coût du déplacement (Dodge et al., 2014), ce qui peut créer un désavantage pour les armes encombrantes ou les corps volumineux. Pour les éléphants de mer (*Mirounga angustirostris*), la topographie complexe des lieux de reproduction a augmenté de manière disproportionnée le coût du déplacement pour les grands mâles, augmentant ainsi le succès reproductif de leurs concurrents plus petits et plus agiles (Crocker et al., 2012). Le contexte environnemental de l'accouplement peut rendre l'investissement dans les traits ou les comportements sexuels au mieux inefficace sur le plan énergétique et au pire néfaste. **Ainsi**, le changement climatique et d'autres formes de perturbation peuvent bouleverser les hiérarchies existantes en créant des conditions qui favorisent des traits ou des comportements inattendus.

La répartition de l'énergie pendant la saison des amours peut également affecter le succès reproductif à court et à long terme, peut-être encore plus pour les reproducteurs importants qui utilisent des ressources stockées pour alimenter la reproduction (Stearns, 1992). Non seulement la reproduction intensive permet de compenser la pénurie hivernale par l'abondance estivale (Stephens et al., 2014), mais elle allège également les contraintes de temps (Jönsson, 1997). Un animal utilisant le capital peut consacrer le temps habituellement consacré à l'alimentation à la reproduction (Deutsch et al., 1990 ; Jönsson, 1997). En particulier dans les systèmes polygames, les besoins énergétiques élevés liés à la compétition entre partenaires (Lane et al., 2010) suggèrent que les mâles devraient consacrer leur énergie à la reproduction de manière sensible au risque (Bärdsen et al., 2008) : en équilibrant les

chances de succès reproductif actuel avec le succès futur et la survie (Stearns, 1992). **Par conséquent**, les **jeunes** mâles devraient limiter leurs efforts de reproduction au profit de leur croissance (Maher & Byers, 1987 ; Miquelle, 1990), réduisant ainsi le risque de gaspiller leur énergie dans des tentatives de reproduction infructueuses pendant les années où ils sont subordonnés. Les **mâles en âge de procréer**, en revanche, devraient consacrer une grande partie de leur énergie à la reproduction afin de mettre toutes les chances de leur côté (Lane et al., 2009 ; Taylor et al., 2020). **Ainsi**, la répartition des efforts reproductifs dépend des caractéristiques individuelles et des fluctuations de la sensibilité au risque au cours de la vie, qui peuvent être extrêmement sensibles aux conditions environnementales. Il peut être très difficile d'adapter correctement les efforts à cet ensemble de variables pour les espèces qui vivent déjà à la limite de leur niche écologique.

En tant qu'espèce sensible à la chaleur et à forte allocation reproductive (Mysterud et al., 2005 ; Thompson et al., 2020), l'orignal (*Alces alces*) est un système modèle pour étudier comment les traits intrinsèques et les conditions environnementales influencent le comportement d'accouplement. L'orignal a un système d'accouplement séquentiellement polygyne (Emlen & Oring, 1977), qu'il partage avec de nombreux taxons (Buzatto & Machado, 2008 ; Cuadrado, 2001). Les mâles séquentiellement polygynes emploient **deux tactiques** d'accouplement principales : ils recherchent les femelles (recherche de partenaires ; Parker, 1978), puis passent à la défense des femelles ou sont contraints de poursuivre leur recherche s'ils sont contrariés par un mâle dominant (Schwagmeyer & Woontner, 1986). Les mâles dominants ont généralement des traits sexuels secondaires remarquables (Lincoln, 1972), qui, chez les orignaux, se traduisent par une corpulence importante et des bois qui poussent et tombent chaque année (Altmann, 1959 ; Van Ballenberghe & Miquelle, 1993).

Le développement de ces caractéristiques peut prendre près de la **moitié** de la vie chez les espèces à longue durée de vie (Sand et al., 1995 ; Stewart et al., 2000). Les jeunes mâles favorisent leur croissance en limitant leurs efforts de reproduction (Miquelle, 1990 ; Mysterud et al., 2005), tandis que les mâles dans la force de l'âge (âgés de plus de 6 ans ; Sand et al., 1995) investissent massivement dans la reproduction. Les mâles dans la force de l'âge de nombreuses espèces, subissent des changements comportementaux et morphologiques pour soutenir la reproduction (Aguilera-Merlo et al., 2005 ; Colpo & Reyes Jiménez, 2023). Les orignaux s'adaptent à la reproduction en cessant de s'alimenter, dépensant ainsi la quasi-totalité de leurs réserves de capital pendant la saison des amours (Miquelle, 1990). **Néanmoins**, les contextes environnementaux dans lesquels la plupart des dynamiques d'accouplement se sont développées sont en train de changer. À mesure que l'aire de répartition des orignaux devient plus chaude et plus sèche (Monteith et al., 2015), les conditions climatiques pourraient perturber ces hiérarchies, stratégies et systèmes typiques. Pendant la saison des amours, brève et intense, le temps consacré à la thermorégulation peut être du temps perdu pour les comportements améliorant la condition physique (par exemple, la recherche d'un partenaire). **Par conséquent**, les mâles présentant des caractéristiques favorables à la tolérance à la chaleur (c'est-à-dire de petite taille, avec de petits bois et jeunes ; Aublet et al., 2009) pourraient mieux soutenir leurs efforts de reproduction pendant les périodes chaudes. Les orignaux vivant à la limite sud de leur tolérance thermique offrent donc l'occasion de comprendre comment les systèmes de reproduction évoluent en réponse aux températures chaudes, qui deviennent plus fréquentes en raison du changement climatique (Yu et al., 2018).

Nous avons examiné comment les conditions thermiques interagissaient avec l'âge et la taille des bois (traits favorables qui augmentent la *fitness* ; Vanpé et al., 2007) pour influencer les tactiques, les efforts et les opportunités de reproduction des mâles dans un système polygame séquentiel. Étant donné que le chevauchement spatial avec des partenaires potentielles est associé au succès reproductif des mâles (Marmet et al., 2012 ; Montana et al., 2020 ; Willisch et al., 2012), nous avons utilisé la proximité des femelles comme mesure des opportunités d'accouplement. Nous nous attendions à ce que, conformément à la sensibilité au risque, les caractéristiques associées à la dominance affectent l'allocation à la reproduction. Nous avons prédit que l'effort augmenterait avec l'âge et la taille des bois et que les mâles dans la force de l'âge et dotés de grands bois passeraient plus de temps à défendre les femelles dans le cadre d'une stratégie d'accouplement que les mâles jeunes et dotés de petits bois, qui seraient contraints de poursuivre leur **stratégie de recherche** de partenaires. Nous nous attendions également à une relation entre l'allocation et le succès, ce qui signifie que l'effort de déplacement et les traits favorables, dont le développement est coûteux, augmenteraient les opportunités d'accouplement (c'est-à-dire le contact avec les femelles). **En outre**, nous avons émis l'hypothèse que les conditions environnementales bouleverseraient la dynamique de reproduction en modifiant le coût de l'activité de déplacement (Figure 1), ce qui impliquerait que les mâles limiteraient le temps et les efforts consacrés à la reproduction lorsque les températures sont élevées et que ces températures élevées entraveraient de manière disproportionnée les efforts des animaux plus sensibles à la chaleur (c'est-à-dire ceux dans la force de l'âge et dotés de grands bois). **En résumé**, nous avons examiné comment les traits intrinsèques et les conditions environnementales façonnent le comportement reproductif d'un reproducteur polygame vivant aux limites de sa tolérance thermique.

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Zone d'étude

Nous avons étudié les orignaux à l'extrémité sud de leur aire de répartition mondiale dans les montagnes Absaroka, dans le Wyoming, aux États-Unis (44°1'27,84" N, 109°10'18,48" O) de mars 2020 à mai 2023. La région bénéficie d'un climat tempéré et semi-aride, avec des précipitations annuelles comprises entre 37,1 et 41,3 cm (PRISM Climate Group). L'altitude des animaux marqués variait entre 1 500 et 3 500 m au-dessus du niveau de la mer, mais convergeait autour d'une fourchette étroite (médiane = 2 222 m, intervalle interquartile = 288 m). Les températures quotidiennes moyennes étaient comprises entre -2 et 16°C en automne (du 20 septembre au 22 octobre ; PRISM Climate Group). Notre région d'étude a connu une tendance persistante au réchauffement climatique qui devrait se poursuivre (Rice et al., 2012). La population comptait environ 100 orignaux et le rapport entre les sexes est resté stable au fil des ans (62 mâles pour 100 femelles ; données non publiées, Wyoming Game and Fish Department). La pression de chasse était faible (3 orignaux à bois par an, Wyoming Game and Fish Department).

2.2. Capture et observation des animaux

Nous avons immobilisé chimiquement des orignaux adultes mâles et femelles (≥ 1 an) à l'aide d'un hélicoptère (Levine et al., 2022). Pendant toute la durée de l'étude, nous avons cherché à maintenir 15 animaux collierés de chaque sexe (environ 30% de la population). Nous avons déterminé l'âge à partir des anneaux de cément (Matson's Laboratory, Milltown, MT) en utilisant la canine incisive droite (Swift et al., 2002). Cette méthode permet de déterminer l'âge des orignaux avec une précision de 94% à 98% à un an près (Boertje et al., 2015). Nous

avons déterminé l'état de gestation à l'aide d'une échographie transrectale (Stephenson et al., 1995) et avons équipé les femelles gestantes d'émetteurs vaginaux implantables. Nous avons équipé tous les individus de colliers GPS (VERTEX PLUS ; Vectronic Aerospace GmBHI. Tous les colliers GPS avaient des taux de fixation horaires et trois accéléromètres orthogonaux collectant des données d'activité moyennes sur 5 minutes. Les protocoles de capture et de manipulation ont été autorisés par le Wyoming Game and Fish Department (chapitre 33-1285) et approuvés par le comité institutionnel de soins et d'utilisation des animaux de l'université du Wyoming (protocoles 20200305KM00412-01, 20220111KM00532-01). Tous les travaux ont été réalisés conformément aux directives de l'American Society of Mammologist relatives à l'utilisation de mammifères sauvages dans la recherche (Sikes, 2016).

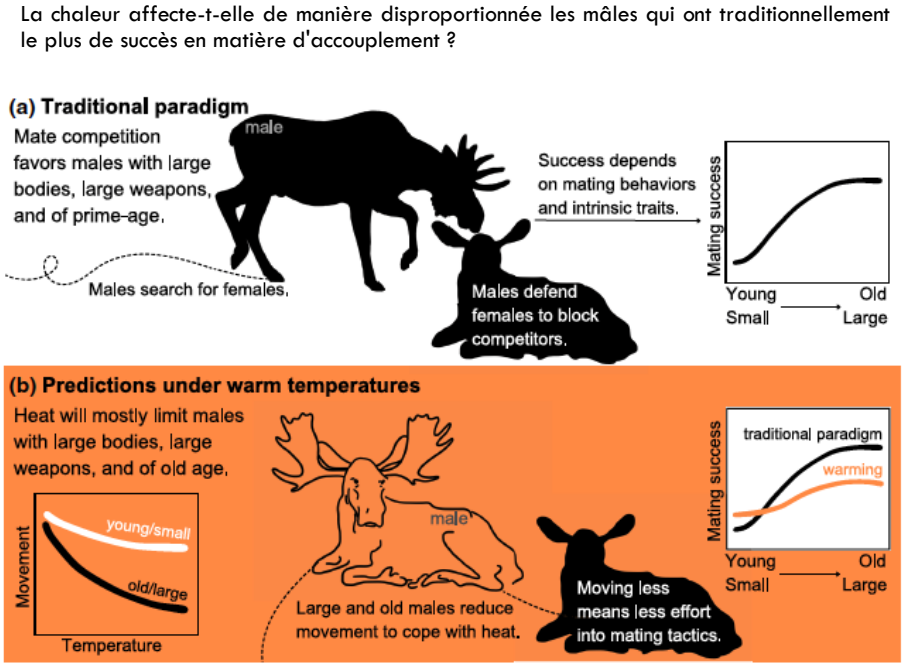


FIGURE 1. Représentation schématique du changement prévu dans la dynamique d'accouplement chez l'orignal à mesure que les températures chaudes deviennent plus courantes en raison des changements climatiques. Dans le paradigme traditionnel (**a**), les orignaux mâles se déplacent intensément pour rechercher et défendre les femelles. La compétition pour l'accouplement favorise les mâles dans la force de l'âge, qui ont généralement un corps imposant et de grands bois. La combinaison du comportement et des caractéristiques tend à favoriser le succès de l'accouplement. Dans des conditions chaudes (b), nous prévoyons que ce paradigme traditionnel sera bouleversé. Les mâles âgés, de grande taille et dotés de grands bois pourraient réduire leurs déplacements davantage que leurs concurrents plus jeunes, de petite taille et dotés de petits bois. Nous prévoyons donc que les températures chaudes pourraient modifier le choix des mâles qui entrent en contact avec les femelles et s'assurent des partenaires

Au cours des automnes 2020 à 2022, nous avons classé la taille des bois des orignaux mâles équipés d'un collier GPS grâce à des observations sur le terrain et à des photographies. Les systèmes de notation des orignaux sont différents de ceux des autres cervidés, car la structure palmée crée des morphologies de bois plus diverses que la notation basée sur les pointes des bois de cervidés. Nous avons utilisé les méthodes de classification existantes dérivées pour les sous-espèces plus grandes, les normes Boone et Crockett et les registres de chasse pour les élans de Shiras afin d'alimenter notre système de notation (voir Tableau S1 ; Figure S1). Le système de notation (1-5) était basé sur la forme des bois, la structure palmée, les approximations de taille standard (envergure, hauteur et largeur) et les estimations qualitatives de la taille par rapport à la tête et aux oreilles. Nous avons estimé les mesures

lorsque cela était possible, en utilisant la longueur de l'oreille (20 cm) et la distance entre les pédicules (17,5 cm).

2.3. Modélisation des mouvements

Afin de quantifier les tactiques d'accouplement (recherche d'un partenaire et défense des femelles), nous avons identifié les comportements probables à l'aide de modèles d'espace d'état et avons utilisé les interactions connues avec les femelles équipées d'un collier GPS comme validation (Figure S5). Nous avons censuré toutes les données GPS à des positions 3D ou 2D et à une dilution de précision ≤ 5 (Lewis et al., 2007). Pour les mâles, nous avons calculé la distance euclidienne (longueur de pas) et le changement de direction (angles de virage) entre les points GPS séquentiels. Nous avons construit un modèle de Markov caché à trois états (package momentuHMM) paramétré avec la longueur de pas et l'angle de virage du mouvement des mâles. Nous avons désigné des paramètres de départ pour trois états (longueur des pas = moyenne ± SD ; angle de virage = moyenne ± concentration angulaire) : campement (longueur des pas = 25 ± 100 ; angle de virage = -2,7 ± 0,1), tortueux (200 ± 300 ; 0,1 ± 0,5) et exploratoire (800 ± 700 ; 0,0 ± 0,1). Notre modèle a classé les positions GPS horaires comme étant soit en campement (longueur de pas moyenne = 41 m, angle moyen = 2,96°), tortueux (237 m, 0,30°) ou exploratoire (1430 m, -0,06° ; Figure S4). Afin de préciser et de valider davantage les comportements d'accouplement, nous avons inspecté visuellement lequel des trois états correspondait aux interactions connues entre les orignaux mâles et femelles équipés d'un collier GPS (c'est-à-dire la défense des femelles). Les états de campement et de tortuosité étaient tous deux associés à des épisodes d'interaction avec les femelles. Nous avons donc validé manuellement un état couché (<20 m de longueur de pas ; Verzuh et al., 2021) comme étant la distance d'erreur GPS typique pour un collier stationnaire, regroupé les états campés et tortueux en un seul état de défense des femelles et désigné le mouvement exploratoire restant comme un comportement de recherche de partenaire. L'état couché n'excluait pas la proximité des femelles, il quantifiait simplement un état stationnaire ou de repos.

Pour quantifier l'effort de déplacement, nous avons dérivé l'accélération dynamique globale du corps (ODBA) à partir de données d'activité triaxiales de 5 minutes (Wilson et al., 2006). Nous avons choisi l'ODBA comme mesure de l'effort de déplacement car elle est fortement corrélée à la dépense énergétique mesurée par le VO_2 (Green et al., 2009 ; Wilson et al., 2006). Nous avons calculé l'ODBA en additionnant la valeur absolue de l'accélération dynamique des axes X, Y et Z (package rbl). Nous avons additionné notre ODBA sur 5 minutes pour générer des mesures quotidiennes de la dépense énergétique, en filtrant les jours qui avaient moins de 95% des données sur 5 minutes. Nous avons dérivé la même mesure ODBA pour les femelles afin de l'utiliser comme mesure de contrôle de l'effort de déplacement. Pour quantifier les opportunités d'accouplement, nous avons additionné le nombre de positions horaires dans lesquelles un mâle se trouvait à moins de 50 mètres d'une femelle équipée d'un collier chaque jour de la période d'étude (package wildlifeDI). Nous avons utilisé le contact avec les femelles comme indicateur des opportunités d'accouplement, car le chevauchement spatial avec des partenaires potentiels a été associé de manière positive au succès de l'accouplement (Marmet et al., 2012 ; Montana et al., 2020 ; Willisch et al., 2012 ; Tableau 1).

TABLEAU 1. Échelle d'inférence pour cette étude, examinant comment les caractéristiques et la température influencent la dynamique d'accouplement des orignaux

Scale of inference	Scale at which the factor of interest is applied	Number of replicates at the appropriate scale
Individuals	Traits	$n=30$ animal years

2.4. Analyses statistiques

Nous avons défini notre période focale au sein de la saison de reproduction (du 28 septembre au 13 octobre ; 80% des conceptions ; Figure S3) en calculant rétrospectivement la durée moyenne de gestation (231 jours ; Schwartz, 1992) à partir des naissances confirmées (N = 28). Nous avons choisi cette période focale (c'est-à-dire « le pic de la saison des amours ») parce que nous nous intéressions aux comportements d'accouplement lorsque la plupart des accouplements réussis avaient lieu et que nous voulions exclure les accouplements en début et en fin de saison. Nous avons modélisé les tactiques, les efforts et les opportunités d'accouplement en fonction des traits individuels et des conditions environnementales. Nous avons évalué toutes les covariables pour la colinéarité et vérifié les facteurs d'inflation de la variance (r < 0,5, VIF < 3 pour l'inclusion ; Zuur et al., 2007). Pour faire face à la colinéarité entre l'âge et la classe de bois (r = 0,6), nous avons effectué une régression résiduelle séquentielle, en modélisant la classe de bois en fonction de l'âge et en utilisant les résidus de cette régression pour créer une covariable de la taille des bois corrigée en fonction de l'âge (package Ime4). Nos modèles globaux pour les tactiques, les efforts et les opportunités contenaient la même structure de base.

Les covariables de base étaient l'âge, la taille des bois corrigée en fonction de l'âge et la température maximale quotidienne. Nous avons utilisé les températures ambiantes du centre de la zone d'étude (43°52' N, 109°19' O ; Kirwin Snotel 560) pour calculer la température maximale quotidienne. Dans tous les modèles, nous avons d'abord évalué un terme « jour de l'année » afin de tenir compte de tout changement non pris en compte lié à la progression de la saison pendant notre période d'étude. Pour chaque modèle, nous avons évalué les termes d'âge quadratique et de température maximale quotidienne afin de tenir compte de la non-linéarité et avons évalué les interactions entre les traits individuels et les conditions thermiques. Afin de déterminer si les conditions thermiques affectaient différemment les mâles présentant des traits différents, nous avons évalué les interactions entre la température maximale quotidienne et l'âge et la taille des bois corrigée en fonction de l'âge. Nous avons conservé les termes « jour de l'année », « non linéaire » et « interaction » si leurs coefficients différaient de zéro (intervalles de confiance à 95% ne chevauchant pas zéro) et si l'ajustement du modèle, mesuré par le critère d'information d'Akaike (2 ΔAIC), était amélioré. Si plusieurs modèles concurrents tombaient sous la barre des 2 ΔAIC, nous avons retenu le modèle le plus parcimonieux. Le seul modèle dont la structure différait était celui des opportunités d'accouplement en fonction de l'effort, qui ne conservait que l'effort et l'âge comme termes de base et évaluait le jour de l'année dans la sélection du modèle.

Pour évaluer les tactiques d'accouplement, nous avons utilisé une régression de Dirichlet à effets fixes pour modéliser la relation entre la proportion de temps consacré à la recherche d'un partenaire, à la défense des femelles et aux comportements de repos en fonction des caractéristiques individuelles et des conditions environnementales (package DirichletReg). La régression de Dirichlet, une extension de la régression bêta, peut être utilisée pour modéliser des données proportionnelles continues avec plus de deux catégories (Gueorguieva et al.,

2008). À notre connaissance, il n'existait pas de méthodes de modélisation mixtes pour la régression de Dirichlet. Au lieu d'un effet aléatoire pour tenir compte des années répétées de suivi des mêmes individus, nous avons modélisé quatre itérations avec un sous-ensemble de données pour une année choisie au hasard par individu et avons comparé les modèles de sous-ensembles à l'ensemble de données complet afin d'identifier les incohérences causées par la pseudo-réplication. Les résultats du modèle étaient généralement cohérents et indiquaient que l'échantillonnage répété des individus ne faussait pas les résultats ni n'exagérait la signification des effets (Tableau S2).

Nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes généralisés pour évaluer l'effort de déplacement en fonction de l'âge, de la taille des bois corrigée en fonction de l'âge et de la température maximale quotidienne. Comme notre mesure de l'effort de déplacement était continue et supérieure à zéro, nous avons utilisé la distribution gamma avec une fonction de liaison logarithmique (glmm**TM**MB package). Nous avons également généré des modèles d'effort de déplacement chez les femelles avec la même structure afin de servir de groupe pseudo-témoin pour la comparaison avec les mâles. Pour tenir compte de l'excès de zéros dans les opportunités d'accouplement, nous avons utilisé des modèles binomiaux négatifs mixtes gonflés par des zéros (package glmm**TM**MB) pour modéliser le nombre de contacts horaires avec les femelles en fonction des traits individuels et des facteurs environnementaux, et pour modéliser les contacts avec les femelles en fonction de l'effort mis à l'échelle avec un terme fixe pour tenir compte de l'âge. Dans les modèles d'effort de déplacement et d'opportunités d'accouplement, nous avons inclus une interception aléatoire de l'identifiant de l'animal et de l'année. Nous avons effectué des analyses avec R v.4.3.0 (R Core Team, 2023).

3. RESULTATS

Notre analyse a porté sur 30 années-animaux pour les mâles (N = 16 mâles) : la répartition des âges des mâles (1,5-11,5 ; Figure S2) représentait la durée de vie reproductive réaliste des orignaux sauvages (Markussen et al., 2019). Notre analyse de référence de l'effort de déplacement chez les femelles comprenait 32 années-animaux chez les mâles. Nous avons censuré une année-animal mâle en raison d'une mortalité liée à la malnutrition survenue peu après la saison des amours (28 octobre 2022) et associée à un déplacement limité. Au cours de notre période d'observation (28 septembre-13 octobre), les températures quotidiennes maximales ont varié entre -3 et 17°C. L'effort de déplacement des mâles a augmenté à l'approche de la saison des amours et a diminué à la fin de celle-ci, bien qu'il soit resté relativement stable pendant notre période d'observation (Figure S3).

Contrairement à notre hypothèse selon laquelle l'allocation de l'accouplement augmenterait en fonction des traits favorables, les traits liés à la dominance étaient associés négativement au temps et à l'énergie consacrés au comportement reproductif (Figures 2 et 3). À mesure que les mâles vieillissaient, ce qui est lié à l'augmentation de la taille de leur corps et de leurs bois, ils passaient légèrement moins de temps à défendre les femelles et plus de temps couchés (-0,051 [-0,113 à 0,012] ; Figure 2 ; Tableau S3). Les grands bois étaient associés à plus de temps passé à se reposer et moins de temps consacré à l'accouplement (défense des femelles : -0,092 [-0,158 à -0,025] ; recherche d'une partenaire -0,148 [-0,240 à -0,056] ; Figure 2 ; Tableau S3). Dans notre modèle de tactiques d'accouplement, les effets de l'âge et de la taille des bois corrigée en fonction de l'âge étaient faibles, mais les changements dans les

budgets d'activité se sont accumulés au fil du temps. Une différence de 8 ans d'âge correspondait à une journée supplémentaire passée à se reposer (23,1 h) pendant la haute saison des amours. L'effort de déplacement diminuait avec l'âge (en particulier à des températures chaudes ; âge : -0,043 [-0,097 à 0,012], âge × temp : -0,004 -0,007 à 0,000 : Figure 3 ; Tableau S7. La taille des bois corrigée en fonction de l'âge n'était pas associée à l'effort de déplacement (0,028 [-0,057 à 0,112] ; Tableau S7).

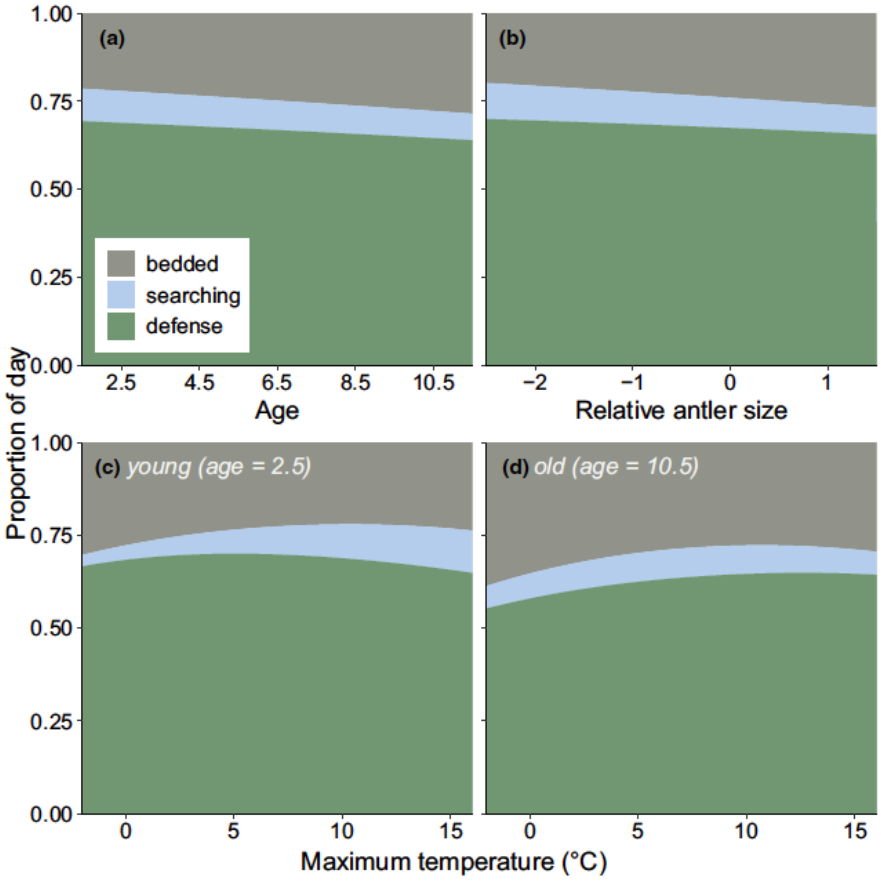


FIGURE 2. Budgets d'activité liés aux stratégies d'accouplement en fonction de l'âge (**a**), de la taille des bois corrigée en fonction de l'âge (**b**) et de l'interaction entre l'âge et la température maximale quotidienne (**c, d**) chez les orignaux mâles adultes pendant la période de pointe de la saison des amours. À mesure que l'âge augmentait, les mâles passaient légèrement plus de temps couchés. À mesure que la taille des bois augmentait, les mâles passaient plus de temps couchés et moins de temps à mettre en œuvre des stratégies d'accouplement. Lorsque les températures étaient élevées (> 10°C), les mâles âgés passaient moins de temps à rechercher des partenaires et plus de temps couchés. Les jeunes mâles passaient plus de temps à rechercher des partenaires lorsque les températures augmentaient. Les températures froides entraînaient également une augmentation du temps passé couché, en particulier chez les mâles âgés. Les états comportementaux ont été désignés à l'aide de modèles de Markov cachés, puis validés manuellement. Proportion du temps passé dans les états comportementaux prédite à partir de modèles de régression de Dirichlet.

Les **réponses comportementales** aux conditions environnementales variaient en fonction de l'âge. La température modifiait la répartition du temps et de l'énergie consacrés à la reproduction (Figures 2 et 3). Les températures fraîches et chaudes entraînaient toutes deux une réduction du temps consacré aux tactiques d'accouplement (Figure 2). Lorsque les températures étaient chaudes, les mâles âgés réduisaient le temps consacré à la recherche d'une partenaire par rapport au temps passé à se reposer, mais les jeunes mâles faisaient le contraire, augmentant le temps consacré à la recherche d'une partenaire lorsque les températures étaient chaudes (âge : 0,037 [-0,046 à 0,120], température liée à l'âge : -0,009 [-0,016 à -0,001] ; Figure 2 ; Tableau S3).

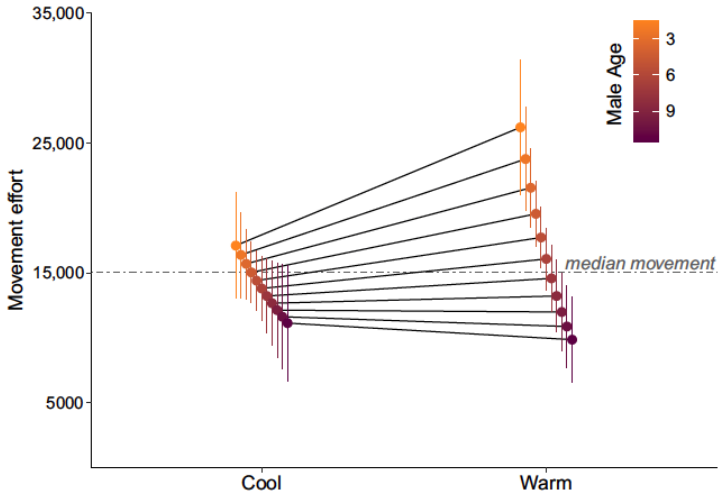


FIGURE 3. La température maximale quotidienne a influencé différemment l'effort de déplacement (accélération dynamique globale du corps [ODBA]) selon l'âge des mâles (1,5 à 11,5 ans) pendant la saison de reproduction. Les jeunes mâles ont augmenté leur effort de déplacement lorsque les températures maximales quotidiennes étaient chaudes (15 °C) par rapport à des températures fraîches (0°C), tandis que les mâles âgés ont maintenu ou réduit leur effort de déplacement à des températures chaudes par rapport à des températures fraîches. L'ODBA a été calculée à partir de données d'activité triaxiales sur 5 minutes. La ligne grise en pointillés indique le mouvement médian des mâles. Valeurs prédites générées à partir d'un modèle linéaire généralisé mixte avec distribution gamma et fonction de liaison logarithmique

De même, les températures chaudes ont exacerbé les différences d'effort de déplacement entre les classes d'âge : les mâles âgés ont maintenu ou réduit leur déplacement, tandis que les jeunes mâles ont augmenté leur déplacement (Figure 3). La chaleur amplifiait la relation négative entre l'âge et l'effort de déplacement (âge : -0,043 [-0,097 à 0,012], température liée à l'âge : -0,004 [-0,007 à -0,000] ; Tableau S7), ce qui signifie que le déclin de l'effort lié à l'âge était plus marqué à des températures chaudes qu'à des températures fraîches (Figure 3 ; Figure S6). **Ainsi**, les températures chaudes ont exacerbé les différences de mouvement entre les âges. L'effort de déplacement a augmenté avec la température (0,034 [0,014 à 0,054] ; Tableau S7), probablement en raison de l'augmentation des déplacements des jeunes mâles (Figure 3). Les changements liés à l'âge dans l'effort de déplacement étaient propres aux mâles ; pour les femelles, l'âge n'était pas lié à l'effort de déplacement et les températures chaudes entraînaient une légère diminution des déplacements (Figure S6).

Bien que les températures chaudes aient freiné les déplacements des mâles âgés (Figures 2 et 3), elles n'ont pas réduit leurs chances de s'accoupler (Tableau S11). Dans la composante à inflation nulle, les chances d'excès de zéros (c'est-à-dire d'absence de contact) étaient les plus faibles à des températures chaudes (-0,076 [-0,135 à -0,017]). L'âge et l'effort de déplacement ont influencé les possibilités d'accouplement (Figure 4). Dans la composante à inflation nulle, les chances d'excès de zéros (c'est-à-dire d'absence de contact) ont diminué de manière non linéaire avec l'âge (âge : 1,408 [0,274 à 2,542], âge -0,150 (-0,249 à -0,051) ; Tableau S11). Les opportunités d'accouplement ont fortement augmenté après l'âge de six ans (Figure 4), ce qui a confirmé notre hypothèse selon laquelle les traits favorables augmentent les opportunités d'accouplement.

L'âge était positivement associé aux opportunités d'accouplement, même lorsque l'effort restait constant (0,101 [0,028 à 0,174] ; Tableau S15) ; chaque année de vie augmentait les opportunités d'accouplement de 10%. Lorsque nous avons pris en compte l'âge, l'augmentation de l'effort de déplacement n'a pas entraîné d'augmentation des opportunités

d'accouplement (Figure 4 ; Tableau S15). Le déplacement était associé négativement au contact avec les femelles dans la composante conditionnelle du modèle (-0,273 [-0,387 à -0,159] ; Figure 4 ; Tableau S15).

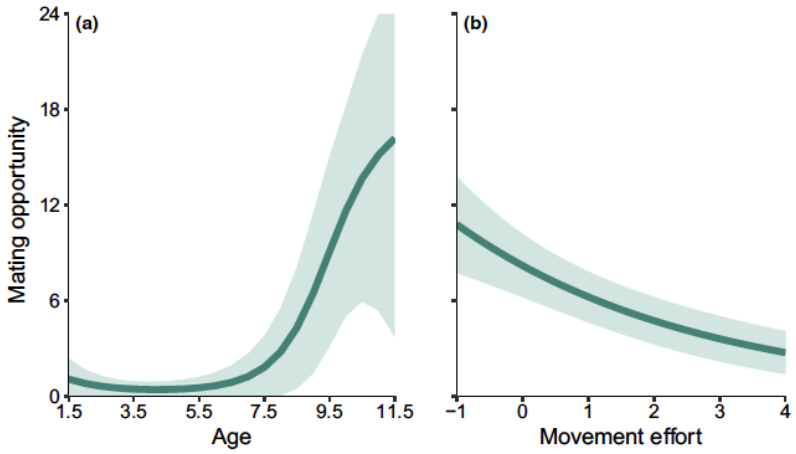


FIGURE 4. Les occasions d'accouplement (nombre d'heures par jour en contact avec les femelles) augmentaient avec l'âge (**a**) et diminuaient avec l'effort de déplacement (**b**) chez les orignaux mâles adultes pendant la période de pointe de la saison des amours. L'effort de déplacement (accélération dynamique globale du corps) a été calculé à partir de données d'activité triaxiales enregistrées toutes les 5 minutes. Les valeurs prévues ont été générées à partir de deux modèles linéaires mixtes généralisés à inflation zéro avec une distribution binomiale négative

4. DISCUSSION

Dans les systèmes polygames, le comportement des mâles est intimement lié aux résultats reproductifs et à la dynamique des populations (Morrow et al., 2003 ; Rankin & Kokko, 2007), ce qui souligne l'importance des facteurs qui modifient les performances des mâles lorsque l'environnement change (Apollonio et al., 2013 ; Corlatti et al., 2020). Nous avons évalué comment les caractéristiques et les conditions environnementales influençaient le comportement et les opportunités d'accouplement chez un reproducteur à longue durée de vie et à fort capital. **Conformément** à nos hypothèses, les températures chaudes ont entravé de manière disproportionnée les mouvements reproductifs chez les mâles d'âge mûr et âgés. **Cependant**, les températures chaudes n'ont pas réduit les opportunités d'accouplement, malgré les changements de comportement. Dans un cadre sensible au risque, nous avions prévu que les mâles présentant des traits favorables prendraient plus de risques (c'est-à-dire fourniraient plus d'efforts) et que ces risques seraient associés à des récompenses (les efforts génèrent des opportunités). **Contrairement** à nos attentes, l'âge et la taille des bois étaient associés négativement au temps et aux efforts consacrés aux déplacements, mais associés positivement aux opportunités d'accouplement. **De plus**, les efforts de déplacement n'augmentaient pas les opportunités d'accouplement, ce qui suggère que ce sont les traits favorables, et non les déplacements, qui sont essentiels à la réussite de l'accouplement. **Ainsi**, alors que les mâles ont modifié leur comportement reproductif en réponse à un facteur de stress environnemental, l'allocation au déplacement n'a pas donné lieu à des opportunités d'accouplement et n'était pas cohérente avec les augmentations liées à l'âge prévues dans le cadre d'une reproduction sensible au risque.

Chez une espèce sensible à la chaleur à la limite de sa tolérance thermique, les conditions environnementales ont modifié le comportement d'accouplement, une observation pressante alors que les conditions se réchauffent dans les systèmes tempérés. Les effets thermiques n'étaient toutefois pas uniformes pour tous les traits. Les températures chaudes pendant la

haute saison de reproduction ont incité les mâles âgés et d'âge mûr à passer **plus** de temps couchés et **moins** de temps à s'accoupler. Les températures chaudes ont amplifié la relation négative entre l'âge et l'effort de déplacement, ce qui signifie que le réchauffement pendant la saison de reproduction a probablement des conséquences plus importantes pour les mâles âgés. Étant donné que les mâles d'âge mûr et âgés ont plus de chances de réussir leur accouplement (Markussen et al., 2019), les températures chaudes limitaient de manière disproportionnée les déplacements dans le segment reproducteur principal de la population. L'augmentation des efforts de déplacement des jeunes mâles pourrait aggraver les désavantages auxquels sont confrontés les mâles âgés par temps chaud en accentuant encore davantage la différence relative entre les efforts de déplacement selon l'âge. **Cependant**, dans notre système d'étude, les déplacements n'ont pas augmenté les possibilités d'accouplement, ce qui a peut-être protégé les mâles âgés des conséquences de leur sensibilité à la chaleur.

Dans d'autres systèmes, la modification du comportement reproductif des mâles peut réduire le chevauchement avec les femelles (Corlatti et al., 2020) et même faire baisser le nombre de naissances (Apollonio et al., 2013). Si les températures élevées limitent considérablement les efforts de reproduction des mâles âgés, le changement environnemental **pourrait** modifier le choix des mâles qui engendrent une progéniture. Étant donné que les grands corps et les bois sont des formes de publicité honnête de la qualité des mâles (Vanpé et al., 2007) et qu'ils ont été associés à un poids plus élevé à la naissance et à une meilleure survie des descendants (Keech et al., 2000 ; Milner et al., 2007), les perturbations environnementales du comportement d'accouplement pourraient avoir des conséquences plus larges (Apollonio et al., 2013 ; Corlatti et al., 2020 ; Olsson et al., 2011), même si les particularités de ce système protègent contre de tels effets.

L'allocation de temps et d'efforts à l'accouplement tend à être sensible au risque (Bärdsen et al., 2008), car les mâles peuvent être blessés ou mourir s'ils répartissent mal leur énergie (Ditchkoff et al., 2001). Dans ce cadre, les mâles en âge de procréer devraient consacrer davantage d'efforts à la reproduction, ce qui devrait entraîner un chevauchement spatial avec les femelles et donc une opportunité de s'accoupler. Bien que le contact avec les femelles ne garantisse pas le succès reproductif, le chevauchement spatial avec les femelles a été associé à des résultats positifs en matière de condition physique (Marmet et al., 2012 ; Montana et al., 2020 ; Willisch et al., 2012). **Contrairement** à l'augmentation typique des efforts de reproduction liée à l'âge chez les espèces à longue durée de vie (Foley et al., 2018 ; Maher & Byers, 1987), les orignaux réduisent leurs déplacements pour s'accoupler à mesure qu'ils vieillissent. **Cependant**, les déplacements ne sont qu'une composante des efforts. Pendant la saison des amours, les orignaux mâles cessent de se nourrir lorsqu'ils atteignent l'âge mûr (Miquelle, 1990), ce qui leur laisse du temps pour se reposer (Willisch & Ingold, 2007) et les dispense de participer à des activités chronophages (c'est-à-dire se nourrir et ruminer). **Cependant**, le soulagement des contraintes de temps a un **coût somatique**, comme en témoigne la perte de masse importante chez les mâles âgés et d'âge mûr (Monteith et al., 2020 ; Mysterud et al., 2005). Le **déclin** des déplacements lié à l'âge doit donc être compris dans le contexte de l'apport énergétique ou de son absence. Lorsqu'on l'intègre à l'état énergétique, on peut conclure que, malgré le déclin des mouvements, l'effort reproductif intégré continue d'augmenter avec l'âge (Mysterud et al., 2005). Les réductions inattendues des mouvements des mâles élucident les multiples mécanismes de l'effort reproductif chez les mâles, dont les contributions relatives ont rarement été évaluées (Mysterud et al., 2004).

En effet, nos résultats confirment que la composante principale de l'effort reproductif n'est pas le mouvement, mais la capacité à cesser de s'alimenter, rendue possible par la reproduction intensive (Foley et al., 2018 ; Monteith et al., 2020).

L'effort reproductif intégré révèle que ce sont les traits favorables, et non le mouvement, qui ouvrent la voie à des opportunités d'accouplement, une dynamique qui peut protéger les mâles âgés contre les conséquences de la chaleur qui limite leurs mouvements. Les avantages reproductifs liés à l'âge peuvent s'expliquer de nombreuses façons, notamment par la compétition, l'expérience ou le choix des femelles. À mesure que les mâles vieillissent, ce qui est associé à la croissance du corps et des bois (Stewart et al., 2000), ils peuvent acquérir une domination sociale évidente (Newbolt et al., 2017), ce qui peut atténuer la rigueur et la fréquence des compétitions exigeant de nombreux déplacements. Les traits sexuels secondaires qui se développent avec l'âge pourraient également être récompensés par les femelles. Les femelles orignaux réagissent différemment aux mâles en fonction de leurs caractéristiques, ajustant leurs vocalisations pour attirer des partenaires plus désirables (Bowyer et al., 2011). La réceptivité des femelles pourrait permettre des opportunités d'accouplement avec un effort de déplacement limité, ce qui pourrait atténuer les contraintes imposées par le réchauffement climatique. **De plus**, les mâles ayant de nombreuses opportunités peuvent avoir un faible niveau de déplacement, ce qui est une conséquence de leur adaptation au rythme des femelles, qui ont tendance à se déplacer moins que les mâles (Figure S3).

Bien que les mécanismes spécifiques restent inconnus, les voies par lesquelles l'âge modifie le comportement d'accouplement pourraient façonner, voire empêcher, la manière dont les changements environnementaux perturbent les schémas existants en matière d'opportunités de reproduction. **En effet**, contrairement aux déplacements des mâles, le comportement et la **réceptivité** des femelles peuvent être un facteur déterminant du succès de l'accouplement qui reste plus constant dans un gradient de conditions environnementales, ce qui confère une **stabilité** au système d'accouplement. **Ainsi**, les schémas et les modes de réussite de l'accouplement peuvent modifier le mécanisme et l'ampleur de la perturbation de la reproduction par les conditions environnementales. Il est impératif de comprendre les mécanismes explicites par lesquels le réchauffement climatique modifie la reproduction sexuée afin de mettre en place des mesures de conservation ciblées et des prévisions précises.

Nos travaux fournissent des informations sur les stratégies de reproduction en situation de **stress thermique** et révèlent les facteurs intrinsèques et environnementaux qui influencent la dynamique de reproduction dans un système polygame. Nous démontrons l'influence des températures chaudes sur l'allocation reproductive, en particulier pour le segment reproducteur primaire de la population. **De plus en plus**, les mâles peuvent être contraints de faire face à des conditions où des traits qui étaient autrefois avantageux compliquent désormais leur sensibilité aux changements environnementaux. **Contrairement** à l'idée répandue concernant les espèces à longue durée de vie (Yoccoz et al., 2002), l'effort de déplacement consacré à la reproduction diminue avec l'âge. Ce sont les caractéristiques favorables, plutôt que les conditions de déplacement ou environnementales, qui déterminent les possibilités de reproduction, un phénomène qui met en évidence le rôle de l'arrêt de l'alimentation dans l'effort reproductif. **Par extension**, nos travaux remettent en cause les notions traditionnelles selon lesquelles l'effort reproductif des mâles est ostentatoire,

audacieux ou exagéré, et soulignent plutôt l'importance du temps. Pour les espèces à longue durée de vie, les avantages du temps se manifestent à deux échelles : (**1**) à travers les années de croissance nécessaires pour atteindre la taille maximale et (**2**) à travers la pause accordée par la reproduction capitale, qui offre un avantage encore à définir. **Ainsi**, nous contribuons à une compréhension **plus nuancée** de la dynamique d'accouplement chez les mâles polygames, en soulignant les compromis entre les traits physiques et le comportement reproductif, et en identifiant un point de pression potentiel lié au changement environnemental.

REFERENCES

Aguilera-Merlo, C., Muñoz, E., Dominguez, S., Scardapane, L., & Piezzi, R. (2005). Epididymis of viscacha (*Lagostomus maximus maximus*): Morphological changes during the annual reproductive cycle. *The Anatomical Record Part A*, *282A*, 83–92. https://doi.org/10.1002/ar.a.20144

Alarcón, P. A. E., Morales, J. M., Donázar, J. A., Sánchez-Zapata, J. A., Hiraldo, F., & Lambertucci, S. A. (2017). Sexual-size dimorphism modulates the trade-off between exploiting food and wind resources in a large avian scavenger. *Scientific Reports*, *7*, 11461. https://doi.org/10.1038/s41598-017-11855-0

Altmann, M. (1959). Group dynamics in Wyoming moose during the rutting season. *Journal of Mammalogy*, *40*(3), 420–424. https://doi.org/10.2307/1376569

Apollonio, M., Brivio, F., Rossi, I., Bassano, B., & Grignolio, S. (2013). Consequences of snowy winters on male mating strategies and reproduction in a mountain ungulate. *Behavioural Processes*, *98*(2013), 44–50. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.05.001

Aublet, J. F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D., & Bassano, B. (2009). Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia*, *159*, 237–247. https://doi.org/10.1007/s00442-008-1198-4

Bårdsen, B. J., Fauchald, P., Tveraa, T., Langeland, K., Yoccoz, N. G., & Ims, R. A. (2008). Experimental evidence of a risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Ecology*, *89*(3), 829–837. https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90141-610.1890/07-0414.1

Boertje, R. D., Ellis, M. M., & Kellie, K. A. (2015). Accuracy of moose age determinations from canine and incisor cementum annuli. *Wildlife Society Bulletin*, *39*(2), 383–389. https://doi.org/10.1002/wsb.537

Bowyer, R. T., Rachlow, J. L., Stewart, K. M., & Van Ballenberghe, V. (2011). Vocalizations by Alaskan moose: Female incitation of male aggression. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*, 2251–2260. https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90141-610.1007/s00265-011-1234-y

Buzatto, B. A., & Machado, G. (2008). Resource defense polygyny shifts to female defense polygyny over the course of the reproductive season of a Neotropical harvestman. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *63*, 85–94. https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90141-610.1007/s00265-008-0638-9

Colpo, K. D., & Reyes Jiménez, L. M. (2023). Changes in the activity budget of the fiddler crab *Leptuca uruguayensis* throughout the reproductive period in temperate estuaries. *Zoology*, *159*(2023), 126104. https://doi.org/10.1016/j.zool.2023.126104

Corlatti, L., Bassano, B., & Lovari, S. (2020). Weather stochasticity and alternative reproductive tactics in Northern chamois, *Rupicapra rupicapra*. *Biological Journal of the Linnean Society*, *130*, 359–364. https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa030

Goyens, J., Van Wassenbergh, S., Dirckx, J., & Aerts, P. (2015). Cost of flight and the evolution of stag beetle weaponry. *Journal of the Royal Society Interface*, *12*, 20150222. https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0222

Green, J. A., Halsey, L. G., Wilson, R. P., & Frappell, P. B. (2009). Estimating energy expenditure of animals using the accelerometry technique: Activity, inactivity and comparison with the heart-rate technique. *Journal of Experimental Biology*, *212*, 471–482. https://doi.org/10.1242/jeb.026377

Grossi, B., & Canals, M. (2015). Energetics, scaling and sexual size dimorphism of spiders. *Acta Biotheoretica*, *63*, 71–81. https://doi.org/10.1007/s10441-014-9237-5

Gueorguieva, R., Rosenheck, R., & Zelterman, D. (2008). Dirichlet component regression and its applications to psychiatric data. *Computational Statistics and Data Analysis*, *52*, 5344–5355. https://doi.org/10.1016/j.csda.2008.05.030

Jönsson, K. I. (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, *78*, 57–66. https://doi.org/10.2307/3545800

Keech, M. A., Bowyer, R. T., Ver Hoef, J. M., Boertje, R. D., Dale, B. W., & Stephenson, T. R. (2000). Life-history consequences of maternal condition in Alaskan moose. *The Journal of Wildlife Management*, *64*(2), 450–462. https://doi.org/10.2307/3803243

Lane, J. E., Boutin, S., Gunn, M. R., & Coltman, D. W. (2009). Sexually selected behaviour: Red squirrel males search for reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, *78*, 296–304. https://doi.org/10.2307/27696369

Lane, J. E., Boutin, S., Speakman, J. R., & Humphries, M. M. (2010). Energetic costs of male reproduction in a scramble competition mating system. *Journal of Animal Ecology*, *79*, 27–34. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01592.x

Levine, R. L., Dwinnell, S. P. H., Kroger, B., Class, C., & Monteith, K. L. (2022). Helicopter-based immobilization of moose using butorphanol-azaperone-medetomidine. *Wildlife Society Bulletin*, *46*, e1327. https://doi.org/10.1002/wsb.1327

Levine, R. L., Kroger, B., & Monteith, K. L. (2024). Data from: Thermal conditions alter the mating behavior of males in a polygynous sys-

Crocker, D. E., Houser, D. S., & Webb, P. M. (2012). Impact of body reserves on energy expenditure, water flux, and mating success in breeding male Northern Elephant Seals. *Physiological and Biochemical Zoology*, *85*(1), 11–20. https://doi.org/10.1086/663634

Cuadrado, M. (2001). Mate guarding and social mating system in male common chameleons (*Chamaeleo chamaeleon*). *Journal of Zoology*, *255*, 425–435. https://doi.org/10.1017/S0952836901001510

Deutsch, C. J., Haley, M. P., & Leboeuf, B. J. (1990). Reproductive effort of male northern elephant seals: Estimates from mass loss. *Canadian Journal of Zoology*, *68*, 2580–2593. https://doi.org/10.1139/z90-360

Ditchkoff, S. S., Welch, E. R., Lochmiller, R. L., Masters, R. E., & Starry, W. R. (2001). Age-specific causes of mortality among male white-tailed deer support mate-competition theory. *The Journal of Wildlife Management*, *65*(3), 552–559. https://doi.org/10.2307/3803108

Dodge, S., Bohrer, G., Bildstein, K., Davidson, S. C., Weinzierl, R., Bechard, M. J., Barber, D., Kays, R., Brandes, D., Han, J. W., & Wikelski, M. (2014). Environmental drivers of variability in the movement ecology of Turkey vultures (*Cathartes aura*) in North and South America. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, *369*, 20130195. https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0195

Emlen, S. T., & Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, *197*, 215–223. https://doi.org/10.1126/science.327542

Foley, A. M., Hewitt, D. G., DeYoung, R. W., Schnupp, M. J., Hellickson, M. W., & Lockwood, M. A. (2018). Reproductive effort and success of males in scramble-competition polygyny: Evidence for tradeoffs between foraging and mate search. *Journal of Animal Ecology*, *87*, 1600–1614. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12893

Montana, L., Rousseu, F., Garant, D., & Festa-Bianchet, M. (2020). Siring success in kangaroos: Size matters for those in the right place at the right time. *Behavioral Ecology*, *31*(3), 750–760. https://doi.org/10.1093/beheco/araa020

Monteith, K. L., Klaver, R. W., Hersey, K. R., Holland, A. A., Thomas, T. P., & Kauffman, M. J. (2015). Effects of climate and plant phenology on recruitment of moose at the southern extent of their range. *Oecologia*, *178*, 1137–1148. https://doi.org/10.1007/s00442-015-3296-4

Monteith, K. L., Monteith, K. B., Jenks, J. A., & Jakopak, R. P. (2020). One in the hand worth two in the bush? Reproductive effort of young males is not affected by the presence of adult males. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *8*, 274. https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00274

Morrow, E. H., Arnqvist, G., & Pitnick, S. (2003). Adaptation versus pleiotropy: Why do males harm their mates? *Behavioral Ecology*, *14*(6), 802–806. https://doi.org/10.1093/beheco/arg073

Mysterud, A., Langvatn, R., & Stenseth, N. C. (2004). Patterns of reproductive effort in male ungulates. *Journal of Zoology*, *264*, 209–215. https://doi.org/10.1017/s0952836904005618

Mysterud, A., Solberg, E. J., & Yoccoz, N. G. (2005). Ageing and reproductive effort in male moose under variable levels of intrasexual competition. *Journal of Animal Ecology*, *74*, 742–754. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00965.x

Newbolt, C. H., Acker, P. K., Neuman, T. J., Hoffman, S. I., Ditchkoff, S. S., & Steury, T. D. (2017). Factors influencing reproductive success in male white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management*, *81*(2), 206–217. https://doi.org/10.1002/jwmg.21191

Olsson, M., Wapstra, E., Schwartz, T., Madsen, T., Ujvari, B., & Uller, T. (2011). In hot pursuit: Fluctuating mating system and sexual selection in sand lizards. *Evolution*, *65*(2), 574–583. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01152.x

Parker, G. (1978). Evolution of competitive mate searching. *Annual Review of Entomology*, *23*, 173–196. https://doi.org/10.1146/annurev.en.23.010178.001133

R Core Team. (2023). *A language and environment for statistical computing*.

Rankin, J. D., & Kokko, H. (2007). Do males matter? The role of males in population dynamics. *Oikos*, *116*, 335–348. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15451.x

tem. *Dryad Digital Repository*. https://doi.org/10.5061/dryad.7sqv9s52b

Lewis, J. S., Rachlow, J. L., Garton, E. O., & Vierling, L. A. (2007). Effects of habitat on GPS collar performance: Using data screening to reduce location error. *Journal of Applied Ecology*, *44*(3), 663–671. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01286.x

Lincoln, G. A. (1972). The role of antlers in the behaviour of red deer. *Journal of Experimental Zoology*, *182*, 233–250. https://doi.org/10.1002/jez.1401820208

Maher, C. R., & Byers, J. A. (1987). Age-related changes in reproductive effort of male bison. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *21*, 91–96. https://doi.org/10.2307/4600062

Markussen, S. S., Herfindal, I., Loison, A., Solberg, E. J., Haanes, H., Røed, K. H., Heim, M., & Sæther, B. E. (2019). Determinants of age at first reproduction and lifetime breeding success revealed by full paternity assignment in a male ungulate. *Oikos*, *128*, 328–337. https://doi.org/10.1111/oik.05494

Marmet, J., Pisanu, B., Chapuis, J. L., Jacob, G., & Baudry, E. (2012). Factors affecting male and female reproductive success in a chipmunk (*Tamias sibiricus*) with a scramble competition mating system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *66*, 1449–1457. https://doi.org/10.1007/s00265-012-1399-z

Milner, J. M., Nilsen, E. B., & Andreassen, H. P. (2007). Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores. *Conservation Biology*, *21*(1), 36–47. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00591.x

Miquelle, D. G. (1990). Why don't bull moose eat during the rut? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *27*, 145–151. https://doi.org/10.2307/4600457

Stewart, K. M., Bowyer, R. T., Kie, J. G., & Gasaway, W. C. (2000). Antler size relative to body mass in moose: Tradeoffs associated with reproduction. *Alces*, *36*, 77–83.

Swift, P. K., Bleich, V. C., Stephenson, T. R., Adams, A. E., Gonzales, B. J., Pierce, B. M., & Marshal, J. P. (2002). Tooth extraction from live-captured mule deer in the absence of chemical immobilization. *Wildlife Society Bulletin*, *30*(1), 253–262. https://doi.org/10.2307/3784661

Taylor, L. A., Vollrath, F., Lambert, B., Lunn, D., Douglas-Hamilton, I., & Wittemyer, G. (2020). Movement reveals reproductive tactics in male elephants. *Journal of Animal Ecology*, *89*, 57–67. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13035

Thompson, D. P., Crouse, J. A., Jaques, S., & Barboza, P. S. (2020). Redefining physiological responses of moose (*Alces alces*) to warm environmental conditions. *Journal of Thermal Biology*, *90*, 102581. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102581

Van Ballenberghe, V., & Miquelle, D. G. (1993). Mating in moose: Timing, behavior, and male access patterns. *Canadian Journal of Zoology*, *71*, 1687–1690. https://doi.org/10.1139/z93-23

Vanpé, C., Gaillard, J. M., Kjellander, P., Mysterud, A., Magnien, P., Delorme, D., Laere, G. V., Klein, F., Liberg, O., & Hewison, A. J. M. (2007). Antler size provides an honest signal of male phenotypic quality in roe deer. *The American Naturalist*, *169*(4), 481–493. https://doi.org/10.1086/512046

Verzuh, T. L., Hall, L. E., Cufaude, T., Knox, L., Class, C., & Monteith, K. L. (2021). Behavioural flexibility in a heat-sensitive endotherm: The role of bed sites as thermal refuges. *Animal Behaviour*, *178*(2021), 77–86. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.05.020

Willisch, C. S., Biebach, I., Koller, U., Bucher, T., Marreros, N., Ryser-Degiorgis, M. P., Keller, L. F., & Neuhaus, P. (2012). Male reproductive pattern in a polygynous ungulate with a slow life-history: The role of age, social status and alternative mating tactics. *Evolutionary Ecology*, *26*, 187–206. https://doi.org/10.1007/s10682-011-9486-6

Willisch, C. S., & Ingold, P. (2007). Feeding or resting? The strategy of rutting male alpine chamois. *Ethology*, *113*(2007), 97–104. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01301.x

Wilson, R. P., White, C. R., Quintana, F., Halsey, L. G., Liebsch, N., Martin, G. R., & Butler, P. J. (2006). Moving towards acceleration for estimates of activity-specific metabolic rate in free-living animals: The

Rice, J., Tredennick, A., & Joyce, L. (2012). *Climate change on the Shoshone National Forest, Wyoming: A synthesis of past climate, climate projections, and ecosystem implications*. United States Department of Agriculture.

Sand, H., Cederlund, G., & Danell, K. (1995). Geographical and latitudinal variation in growth patterns and adult body size of Swedish moose (*Alces alces*). *Oecologia*, *102*, 433–442. https://doi.org/10.1007/bf00341355

Schwagmeyer, P. L., & Woontner, S. J. (1986). Scramble competition polygyny in thirteen-lined ground squirrels: The relative contributions of overt conflict and competitive mate searching. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *19*, 359–364. https://doi.org/10.2307/4599970

Schwartz, C. C. (1992). Reproductive biology of North American moose. *Alces*, *28*, 165–173.

Sikes, R. S. (2016). 2016 Guidelines for the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy*, *97*(3), 663–688. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078

Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford University Press.

Stephens, P. A., Houston, A. I., Harding, K. C., Boyd, I. L., & McNamara, J. M. (2014). Capital and income breeding: The role of food supply. *Ecology*, *95*(4), 882–896. https://doi.org/10.1890/13-1434.1

Stephenson, T. R., Testa, J. W., Adams, G. P., Sasser, R. G., Schwartz, C. C., & Hundermark, K. J. (1995). Diagnosis of pregnancy and twinning in moose by ultrasonography and serum assay. *Alces*, *31*, 167–172.

case of the cormorant. *Journal of Animal Ecology*, *75*, 1081–1090. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01127.x

Yoccoz, N. G., Mysterud, A., Langvatn, R., & Stenseth, N. C. (2002). Age- and density-dependent reproductive effort in male red deer. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, *269*, 1523–1528. https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2047

Yu, L., Zhong, S., Heilman, W. E., & Bian, X. (2018). Trends in seasonal warm anomalies across the contiguous United States: Contributions from nautral climate variability. *Scientific Reports*, *8*, 3435. https://doi.og/10.1038/s41598-018-21817-9

Zahavi, A. (1975). Mate selection—A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, *53*, 205–214. https://doi.org/10.1016/0022-5193(75)90111-3

Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Smith, G. M. (2007). *Analysing ecological data*. Springer.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

Figure S1. Moose (*Alces alces*) antler.

Figure S2. Distribution of ages of study animals across years for adult male moose in northwestern Wyoming, U.S.A., 2020–2022.

Figure S3. Trends in movement effort (top) and conceptions (bottom) across the mating season (20 September–22 October).