Ségrégation sexuelle chez les ruminants : définitions, hypothèses et implications pour la conservation et la gestion

Journal of Mammalogy, 85(6):1039–1052, 2004

SEXUAL SEGREGATION IN RUMINANTS: DEFINITIONS, HYPOTHESES, AND IMPLICATIONS FOR CONSERVATION AND MANAGEMENT

R. Terry Bowyer*

Institute of Arctic Biology and Department of Biology and Wildlife, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, AK 99775, USA
Present address: Department of Biological Sciences, Idaho State University, Pocatello, ID 83209, USA

Résumé

Le concept de **ségrégation sexuelle** a été proposé pour la première fois par Charles Darwin. Parmi les mammifères, les ruminants ont fait l'objet de la plupart des recherches sur ce phénomène. La ségrégation sexuelle a été traditionnellement définie comme l'utilisation différentielle de l'espace (et souvent de l'habitat et du fourrage) par les sexes en dehors de la saison des amours, mais d'autres hypothèses liées aux **schémas d'activité** des sexes ont récemment été avancées. Ces nouvelles hypothèses ne permettent toutefois pas d'expliquer la séparation spatiale des sexes ou leur utilisation différente des habitats et des sources de nourriture. La **ségrégation sexuelle** doit être considérée dans un cadre de niche où le chevauchement sur un axe de niche s'accompagne d'un évitement sur un autre, notamment en termes d'espace, d'alimentation et d'habitat. **De plus**, la ségrégation sexuelle est sensible à l'échelle, ce qui limite l'utilité d'une approche comparative pour étudier les différences entre les espèces ou les populations. L'incapacité à distinguer les **causes évolutives** potentielles du dimorphisme sexuel chez les ruminants a conduit à une confusion quant à savoir si la polygamie ou la compétition intersexuelle a conduit à la ségrégation sexuelle. Ni la compétition exploitante ni la compétition par interférence, dans laquelle les mâles sont exclus de manière compétitive par les femelles, ne sont une cause probable de la ségrégation sexuelle. Je **suggère** que le modèle gastro-centrique, qui invoque les différences allométriques et les différences dans le cycle de vie entre les sexes, ou le risque de prédation, sont les **seules** hypothèses nécessaires pour expliquer la ségrégation sexuelle. Des recherches supplémentaires sont toutefois nécessaires pour vérifier certains aspects de ces hypothèses. La gestion et la conservation des ruminants nécessitent de considérer les sexes comme s'ils appartenaient à des espèces différentes, ce qui a des conséquences sur l'estimation des populations, la manipulation des récoltes et des habitats, et la propagation potentielle de maladies et de parasites, et pourrait avoir des conséquences génétiques pour certaines populations. Cette étude tente de résoudre des problèmes de longue date liés aux études sur la ségrégation sexuelle, mais de nombreuses recherches restent à accomplir, notamment des expériences plus manipulatrices.

Mots clés : adaptation, comportement, conservation, définition, gestion, niche, revue, ruminants, ségrégation sexuelle, théorie, ongulés

INTRODUCTION

Le concept de ségrégation sexuelle est ancien. Il a été formellement énoncé pour la première fois par Darwin (1871) dans le cadre d'une discussion sur l'hypothèse de Boner (1861) expliquant pourquoi les sexes du cerf élaphe (*Cervus elaphus*) vivaient séparés pendant une grande partie de l'année. **En réalité**, les fondements scientifiques de la ségrégation sexuelle avaient été conçus encore plus tôt par Darwin (1859 : 93-94) dans le cadre de sa discussion sur la sélection sexuelle. Il est donc possible que les deux sexes soient modifiés par la sélection naturelle en fonction de leurs habitats respectifs, comme c'est parfois le cas, ou qu'un sexe soit modifié par rapport à l'autre, comme c'est souvent le cas. Bien que de nombreuses idées anciennes concernant la ségrégation sexuelle n'aient pas résisté à l'épreuve du temps (Bleich et al. 1997 ; Main et al. 1996 ; Miquelle et al. 1992), les fondements de cette discipline reposent clairement sur Darwin (1859, 1871).

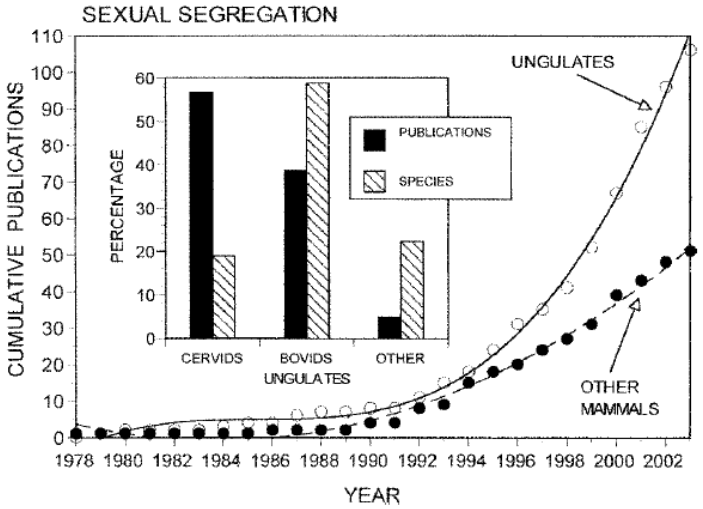

FIG. 1. Augmentation cumulative des publications concernant la ségrégation sexuelle chez les mammifères entre 1978 et juillet 2003, à partir de recherches bibliographiques effectuées à partir des mots clés « ségrégation sexuelle » et « mammifère » dans ISI Web of Science et Wildlife Worldwide. Les publications sur les ongulés (encart) sont comparées au nombre actuel d'espèces de cervidés, de bovidés et d'autres familles de mammifères.

La **ségrégation sexuelle** a été documentée pour diverses plantes, oiseaux et poissons (Bleich et al. 1997 ; Ruckstuhl et Neuhaus 2000), mais les études sur les mammifères dominent la littérature sur ce sujet. Parmi les espèces mammifères, les ongulés en général et les ruminants en particulier ont fait l'objet de la plupart des recherches sur ce sujet. Par exemple, au cours du dernier quart de siècle, le nombre de publications traitant de la ségrégation sexuelle chez les ongulés (>98% de ruminants) a doublé par rapport aux publications sur d'autres mammifères (Fig. 1). Parmi ces autres mammifères, les articles sur la ségrégation sexuelle étaient répartis de manière à peu près égale entre les chauves-souris, les rongeurs, les carnivores, les cétacés et les primates, avec quelques publications sur d'autres ordres. Par rapport au nombre d'espèces d'ongulés existantes, les publications sur les cervidés, et dans une moindre mesure sur les bovidés, sont les plus courantes (Fig. 1). La tendance à concentrer la recherche sur ces familles de ruminants résulte probablement de leur dimorphisme sexuel marqué (Loison et al. 1999 ; Perez-Barberia et al. 2002 ; Ralls 1977 ; Spaeth et al. 2001 ; Weckerly 1998) et des effets de ces différences allométriques sur la ségrégation sexuelle (Barboza et Bowyer 2000, 2001). **De plus**, la biologie de nombreux cervidés est particulièrement bien étudiée par rapport à d'autres taxons de mammifères

présentant une ségrégation sexuelle (Kie et al. 2003), ce qui fournit des informations uniques sur leur cycle de vie (Keech et al. 2000 ; Kie 1999 ; Leslie et al. 1999 ; McCullough 1999).

Bien que les auteurs se soient penchés sur les causes de la ségrégation sexuelle pendant de nombreuses années (Bleich et al. 1997 ; Main et al. 1996 ; Miquelle et al. 1992), ce n'est que depuis 1990 environ que l'on constate une augmentation prononcée des publications sur ce sujet (Fig. 1).

L'intérêt des biologistes spécialisés dans les ongulés a augmenté de manière exponentielle au cours de cette décennie (Fig. 1). Ce domaine d'étude a particulièrement intrigué les mammalogistes, car il se situe à l'interface entre la théorie et la pratique et a des conséquences importantes sur la manière dont les ressources naturelles précieuses sont conservées et gérées. **De plus**, les grands mammifères herbivores ont des effets considérables sur les processus fondamentaux des écosystèmes, notamment le cycle des nutriments, le rythme de succession des plantes et la diversité des autres animaux (Berger et al. 2001*b* ; Bowyer et al. 1997 ; Kie et al. 2003 ; Molvar et al. 1993). Il est évident que pour comprendre la répartition des ongulés dans le paysage et leurs effets sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes, il faut connaître la manière dont les sexes se répartissent l'espace, l'habitat et la nourriture.

DÉFINITION DE LA SÉGRÉGATION SEXUELLE

Barboza et Bowyer (2000) ont remarqué qu'il existe une grande **confusion** quant à la définition précise de la ségrégation sexuelle et que l'absence d'une définition opérationnelle a entravé les progrès dans la compréhension de ce phénomène. **Traditionnellement**, la ségrégation sexuelle a été définie comme l'utilisation différentielle de l'espace (et souvent de l'habitat ou du fourrage) par les sexes en dehors de la saison des amours (par exemple, Barboza et Bowyer 2000 ; Bleich et al. 1997 ; Bowyer 1984 ; Kie et Bowyer 1999 ; McCullough et al. 1989).

Récemment, d'autres définitions mécanistes (par exemple, la ségrégation sociale [vivre dans des groupes sociaux séparés en dehors de la saison des amours] - Conradt 1998*a*) impliquant des différences dans la synchronisation et les schémas d'activité des sexes ont été utilisées pour définir et expliquer la ségrégation sexuelle (Conradt 1998*a* ; Conradt et Roper 2000 ; Ruckstuhl 1998 ; Ruckstuhl et Kokko 2002 ; Ruckstuhl et Neuhaus 2000). **Néanmoins**, des questions ont été soulevées quant à savoir si les **différences d'activité** entre les sexes sont une **cause** ou une **conséquence** de la ségrégation sexuelle (c'est-à-dire si les différences d'activité sont une cause de la ségrégation sexuelle ou simplement une corrélation ? - Barboza et Bowyer 2001 ; Bowyer et Kie 2004) et dans quelle mesure cette hypothèse est applicable à l'ensemble des espèces ou des sites d'étude (Bowyer et Kie 2004 ; Mooring et al. 2003). **De plus**, des changements marqués dans le degré de ségrégation se sont produits sans modifications concomitantes de la taille ou de la composition sexuelle des groupes (Kie et Bowyer 1999). Ce résultat signifie que les changements dans la ségrégation sexuelle peuvent modifier la composition du groupe, mais que l'inverse n'est pas nécessairement vrai (c'est-à-dire que les changements dans la ségrégation se sont produits sans changements dans les types de groupes sociaux - Kie et Bowyer 1999). **En effet**, Bowyer et Kie (2004) ont fait valoir que la ségrégation sociale doit être considérée dans le cadre du concept plus large de

socialité (sensu Bowyer et al. 2001*a* ; Hirth 1977 ; Molvar et Bowyer 1994) afin de mieux comprendre ce processus et de déterminer s'il est lié à la ségrégation sexuelle.

Une **hypothèse** concernant **l'activité** des ruminants en liberté sera toutefois difficile à tester par une approche expérimentale. Un aspect particulièrement problématique du concept de **ségrégation sociale** est qu'il n'explique pas pourquoi les sexes se séparent spatialement, parfois dans des chaînes de montagnes distinctes pendant de longues périodes (Bleich et al. 1997). Je soutiens que toute hypothèse inclusive sur la ségrégation sexuelle devrait pouvoir tenir compte des **attributs spatiaux** de ce processus.

Il faudra beaucoup de perspicacité et d'efforts pour faire le tri entre les concepts de ségrégation sociale et de ségrégation écologique, qui a été divisée en ségrégation spatiale, ségrégation de l'habitat et ségrégation alimentaire par Mysterud (2000) - ces processus ne sont pas indépendants. Je pense que la difficulté à trouver un terrain d'entente pour une définition est bien plus problématique que l'utilisation d'approches ou de terminologies différentes pour étudier la ségrégation sexuelle et découle de l'incapacité générale à appliquer la sélection naturelle pour mieux comprendre ce processus. Je soutiens que la ségrégation sexuelle répond aux critères rigoureux proposés par Williams (1966) pour une adaptation. **En effet**, le dimorphisme sexuel et la variation du rapport des sexes chez les ongulés s'étendent sur des millions d'années (Berger et al. 2001*a*).

De plus, la présence généralisée de la ségrégation sexuelle chez les ongulés existants ayant des origines phylogénétiques diverses implique une causalité par un processus général (Bowyer et Kie 2004). Les approches mécanistes ou réductionnistes simples qui ne tiennent pas compte de la perspective évolutive ne suffisent pas. Bowver et Kie (2004) ont élargi le cadre de Mysterud (2000) pour proposer une évaluation basée sur la niche afin de comprendre la ségrégation des sexes chez les ruminants (Tableau 1).

TABLEAU 1. Modèle de niche permettant de conceptualiser trois modèles de ségrégation sexuelle chez les ongulés ; + indique le chevauchement des sexes, – indique la séparation des sexes. Le modèle ne prétend pas que le chevauchement ou la séparation soient complets sur un axe de niche particulier, mais indique la direction générale des résultats. D'autres combinaisons possibles de chevauchement et de séparation entre les sexes ont été jugées incompatibles avec la théorie de la niche (par exemple, chevauchement dans l'espace, le régime alimentaire et l'habitat) ou irréalisables (par exemple, chevauchement dans l'espace mais pas dans l'habitat) ; adapté de Bowyer et Kie (2004)

Pattern of segregation	Space	Diet	Habitat
I	+	–	+
II	–	+[a]	–[b]
III	–	–	+/–

[a] Certaines différences dans le régime alimentaire seraient prévisibles en raison des différences allométriques et des différences dans le cycle de vie entre les sexes.
[b] Les sexes pourraient potentiellement utiliser le même habitat à différents endroits.

Étant donné que les sexes des ruminants se comportent, à bien des égards, comme s'ils appartenaient à des espèces différentes (Bowyer et al. 2001*b* ; Kie et Bowyer 1999 ; Stewart et al. 2003b), ces grands mammifères doivent être considérés dans un cadre de niche où le chevauchement sur un axe de niche s'accompagne probablement d'un évitement sur un autre (Bowyer et Kie 2004 ; Kie et Bowyer 1999 ; Stewart et al. 2002, 2003*a* ; Tableau 1 ; Fig. 2). **Ainsi**, les sexes évitent la concurrence sur ≥1 axe de niche, d'une manière analogue aux espèces coexistantes (Stewart et al. 2002). Par exemple, à une **densité** de population **modérée** de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*), on observe une ségrégation spatiale

marquée entre les sexes, la niche alimentaire des femelles étant incluse dans celle des mâles. À une densité de population élevée, **cependant**, le chevauchement spatial des sexes était plus important, avec une divergence concomitante dans leur alimentation (Fig. 2). **De plus**, l'exclusion compétitive d'un sexe par l'autre n'est pas nécessaire pour postuler ce modèle de relations de niche entre les sexes (Tableau 1). Cette perspective basée sur la niche pour évaluer la ségrégation sexuelle évite le dilemme de la ségrégation des sexes sur la base du régime alimentaire mais pas de l'espace (ou vice versa) et la compartimentation qui en résulte des processus écologiquement liés.

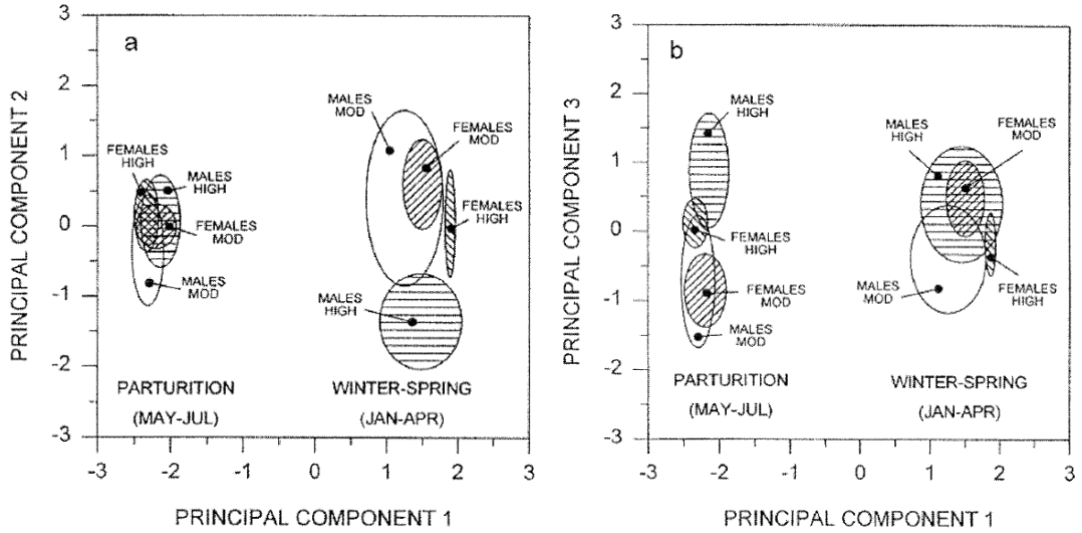

FIG. 2. a) Composantes principales 1 et 2 et **b**) 1 et 3 pour l'alimentation des cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) à densités modérées et élevées pendant l'hiver-printemps et la mise bas dans le sud du Texas, 1977 (d'après Kie et Bowyer 1999). Les ellipses représentent des intervalles de confiance à 95%, la composante principale 1 séparant les saisons. Il convient de noter qu'à densité modérée pendant l'hiver-printemps (panneau a), avec une ségrégation spatiale plus importante entre les sexes, un chevauchement substantiel des régimes alimentaires des mâles et des femelles s'est produit. À forte densité, avec un chevauchement spatial plus important, les sexes ont toutefois divergé dans leur niche alimentaire (panneau **a**). Ce même schéma se produit pendant la mise bas (panneau b), illustrant le fait que le chevauchement sur un axe de niche s'accompagne d'un évitement sur un autre.

MESURER ET DÉTECTER LA SÉGRÉGATION SEXUELLE

Il n'est pas simple de déterminer si une ségrégation sexuelle se produit. Certains axes de niche peuvent être plus faciles à mesurer que d'autres (Tableau 1), mais à moins d'évaluer l'espace, l'habitat et le régime alimentaire, l'absence apparente de ségrégation sexuelle pourrait n'être rien d'autre que l'incapacité à mesurer l'axe correct. **De plus**, la ségrégation sexuelle est extrêmement sensible à l'échelle (Bowyer et al. 1996, 2002 ; Kie et Bowyer 1999) et pourrait échapper à la détection si l'échelle temporelle ou spatiale choisie n'est pas la bonne (Fig. 3). Bowyer et al. (1996) proposent des suggestions pour déterminer l'échelle correcte, mais il est peu probable que la même échelle de mesure soit appropriée pour évaluer la ségrégation sexuelle entre les taxons. Par exemple, certaines espèces, comme le cerf de Virginie, pourraient se séparer à une échelle aussi fine que quelques hectares (Kie et Bowyer 1999 ; McCullough et al. 1989 ; Stewart et al. 2003*b*), tandis que d'autres, comme le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*), peuvent se séparer sexuellement dans des chaînes de montagnes distinctes distantes de 15 km (Bleich et al. 1997). **Par conséquent**, les comparaisons du degré de ségrégation sexuelle tirées de la littérature sont peu susceptibles d'être significatives en raison des difficultés à concilier les différentes échelles auxquelles ce partitionnement des niches a été mesuré (Mysterud 2000). Les réponses par oui ou par non à la question de savoir si une espèce particulière se ségrégue sexuellement, ou la détermination des échelles

temporelles et spatiales auxquelles la ségrégation se produit, pourraient également poser problème. Dans certains cas, l'absence observée de ségrégation sexuelle pourrait être d'ordre méthodologique plutôt que biologique.

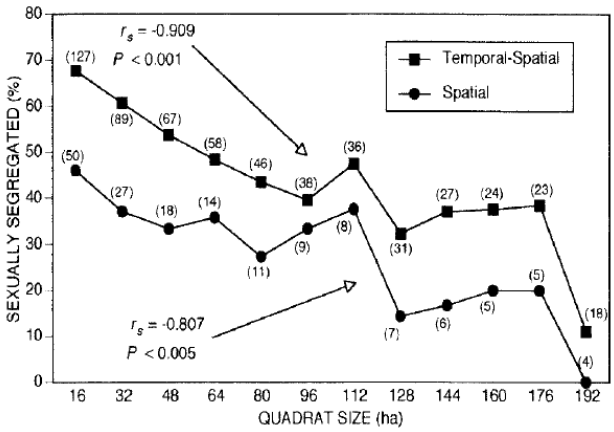

FIG. 3. Effets des échelles temporelles et spatiales sur les mesures de ségrégation sexuelle chez le cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus*) sur la base du pourcentage de quadrats contenant 90% d'un seul sexe dans le nord de la Californie, en juillet 1992. L'échelle spatio-temporelle a été analysée par semaine (et contient donc plus de quadrats), tandis que l'échelle spatiale combine les semaines. Le nombre de quadrats échantillonnés est indiqué entre parenthèses (d'après Bowyer et al. 1996). Il convient de noter qu'un intervalle d'échantillonnage plus court ou une taille de quadrat plus petite augmente le degré de ségrégation sexuelle

Certaines différences démographiques entre les sexes chez les ongulés pourraient être interprétées à tort comme une ségrégation sexuelle ou ne pas fournir de preuves suffisantes pour démontrer ce phénomène. **Par exemple**, les ongulés polygames présentent souvent des rapports de sexe fortement biaisés en faveur des femelles, ce qui résulte apparemment d'une mortalité différentielle des mâles due principalement à des activités de rut intenses (Berger et Gompper 1999 ; Bowyer 1981, 1991 ; Kie et White 1985) ou de la chasse (McCullough 1984). **Par conséquent**, le fait de constater que les mâles représentent une proportion plus faible ou sont moins nombreux que les femelles sur certains sites, ne constitue pas une preuve suffisante de ségrégation sexuelle.

Il est nécessaire d'étudier les différences dans les **proportions relatives** des sexes dans différentes zones ou habitats, ou de tester la différence dans la proportion d'un sexe occupant une zone particulière par rapport à l'ensemble de la population (Bowyer et Kie 2004 ; Kie et Bowyer 1999 ; Stewart et al. 2003*b* ; Fig. 4). Conradt (1998*b*) a mis au point une méthode de mesure de la ségrégation sexuelle qui corrige le rapport entre les sexes. Cette mesure peut toutefois exclure les individus solitaires.

De nombreuses espèces d'ongulés ont des systèmes sociaux qui incluent des individus solitaires (Bowyer et al. 2001a ; Kie et Bowyer 1999 ; Molvar et Bowyer 1994), et exclure ces animaux solitaires des calculs de ségrégation sexuelle semble inutilement conservateur. **De même**, observer la dissemblance dans la distribution spatiale (ou d'autres différences dans les axes de niche) entre les sexes des ongulés pendant la période de ségrégation sexuelle seule ne suffit pas, car ce schéma pourrait ne pas différer des périodes d'agrégation. Si un modèle presque identique se produit pendant l'agrégation sexuelle (par exemple, la période du rut), les différences observées dans la distribution spatiale (ou d'autres paramètres de niche) pourraient n'être qu'un artefact d'un échantillonnage à une échelle trop fine (une échelle suffisamment petite entraînera une ségrégation des sexes dans la plupart des cas, Bowyer et

al. 1996, 2002 ; Fig. 2). Des changements annuels dans le degré de ségrégation sont nécessaires pour documenter ce processus.

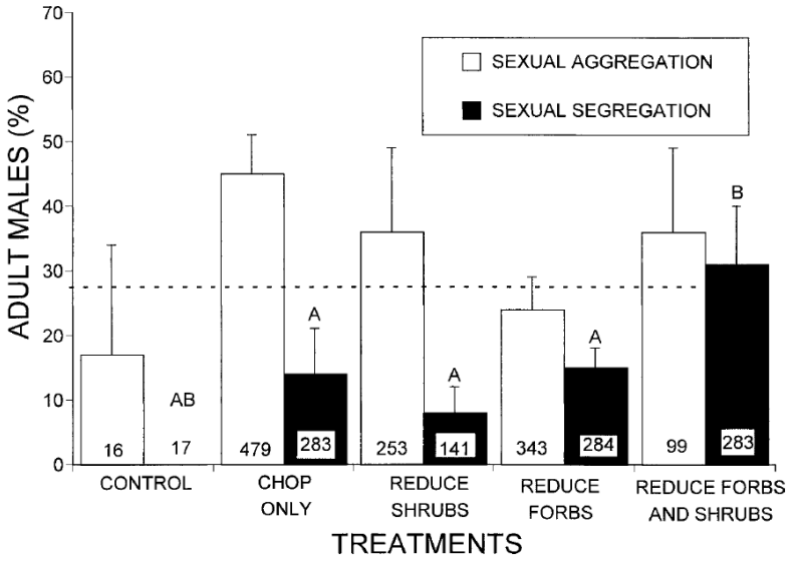

FIG. 4. Pourcentage (±SE) de cerfs à queue blanche mâles (*Odocoileus virginianus*) utilisant des traitements végétaux pendant l'agrégation sexuelle et la ségrégation sexuelle dans le sud du Texas, 1995-1996. La ligne pointillée représente le pourcentage global de mâles adultes observés dans la zone d'étude. Les lettres différentes au-dessus des barres indiquent des différences significatives (*P* <0,03) par rapport au pourcentage global ; la taille des échantillons est indiquée dans chaque barre (adapté de Stewart et al. 2003*b*)

Le simple fait de noter que les mâles et les femelles adultes utilisent leur habitat différemment à **certaines périodes** de l'année pourrait ne pas suffire pour comprendre les raisons de la ségrégation sexuelle chez les ruminants. La sélection naturelle favorisant la ségrégation des sexes opère vraisemblablement par le biais de la sélection de l'habitat par les individus, un processus qui pourrait ne pas se refléter dans l'utilisation de l'habitat. Par exemple, si la disponibilité des habitats différait entre les zones utilisées par les mâles et les femelles pendant la ségrégation, des schémas identiques de sélection de l'habitat entraîneraient des schémas différents d'utilisation de l'habitat par les sexes. Pour comprendre la ségrégation sexuelle, il est nécessaire de mesurer la sélection de l'habitat par les mâles et les femelles (par exemple, Bleich et al. 1997, Kie et Bowyer 1999), plutôt que son utilisation. Il convient toutefois d'être prudent lors de l'obtention de ces mesures, car la sélection de l'habitat par les ruminants dépend également de l'échelle (Boyce et al. 2003 ; Kie et al. 2002).

La **densité** de population des ongulés par rapport à la capacité de charge environnementale (*K*) peut également influencer les mesures de la ségrégation sexuelle. L'augmentation de la densité de population a entraîné des changements dans la sélection de l'habitat, le régime alimentaire et l'utilisation de l'espace par les deux sexes chez le cerf de Virginie (Kie et Bowyer 1999 ; Fig. 2). Un modèle simple de ségrégation sexuelle a également démontré des modifications du degré de ségrégation en fonction de l'évolution de la densité de population (Bowyer et al. 2002). **De plus**, des échelles de mesure suffisamment petites à faible densité de population pourraient indiquer une ségrégation lorsque les modèles de sélection de l'habitat par sexe sont identiques (Bowyer et al. 2002). Ces résultats rendent difficile, dans le meilleur des cas, les comparaisons absolues de la ségrégation entre les espèces, ou même entre les populations d'une même espèce, et limitent ainsi l'utilité d'une approche comparative pour résoudre les questions relatives à la ségrégation sexuelle.

Peu d'études sur la ségrégation sexuelle chez les ongulés ont pris en compte les biais potentiels liés à l'échelle de mesure, aux ratios de sexe, à la sélection de l'habitat et du régime alimentaire, à la densité de population, aux interactions potentielles entre ces variables et à leur évolution au cours du cycle annuel (Bowyer et al. 2002). Tant que les biologistes n'auront pas adopté de méthodes standard pour mesurer et évaluer la ségrégation sexuelle, je ne vois que peu de possibilités d'approfondir notre compréhension de ce sujet fascinant, en particulier pour les ruminants en liberté.

PROBLÈMES LIÉS AUX EXPLICATIONS DE LA SÉGRÉGATION SEXUELLE

De nombreuses hypothèses ont été avancées pour expliquer la ségrégation sexuelle chez les ongulés, dont beaucoup ont été rejetées. Miquelle et al. (1992), Main et al. (1996) et Bleich et al. (1997) ont fourni des listes détaillées d'hypothèses avancées pour expliquer la ségrégation sexuelle, les raisons qui sous-tendent ces hypothèses et les preuves permettant d'en rejeter certaines. Mon objectif ici n'est pas de réexaminer toutes les idées possibles.

Au contraire, cette étude s'appuie sur les travaux antérieurs et commence par le cadre fourni par ces publications. **Mon objectif** est de clarifier et de discuter les hypothèses viables concernant la ségrégation sexuelle. Je pense toutefois qu'il faut faire preuve de plus de prudence afin de ne pas ressusciter sans cesse d'anciennes idées ou hypothèses rejetées qui sont spécifiques à un site et peu prometteuses pour expliquer ce phénomène répandu dans toutes les régions et chez toutes les espèces. Je suis également d'accord avec Bleich et al. (1997) pour dire qu'il n'est pas utile de se contenter de décrire la ségrégation sexuelle pour une espèce ou une zone d'étude particulière qui n'a pas été documentée auparavant. De telles études descriptives ne contribuent guère à faire progresser notre compréhension des raisons pour lesquelles les sexes se séparent. Il est nécessaire de se concentrer davantage sur la vérification des hypothèses viables concernant la ségrégation sexuelle. **De plus**, ces résultats doivent être replacés dans un contexte **évolutif**.

Je pense que les hypothèses devraient se limiter à celles susceptibles d'expliquer la ségrégation sexuelle chez les ruminants polygames ; les ruminants monomorphes ne pratiquent pas la ségrégation sexuelle (Barboza et Bowyer 2000, 2001). Le régime alimentaire, le système digestif, le comportement d'accouplement, le dimorphisme sexuel et la taille globale de nombreux ruminants sont distincts de ceux des autres animaux. Même les hypothèses concernant d'autres grands mammifères ayant des histoires évolutives différentes ne sont pas appropriées pour les ruminants. Par exemple, l'infanticide chez les grizzlis (*Ursus arctos*), qui est censé influencer la ségrégation sexuelle chez ces grands carnivores (Wielgus et Bunnell 1994), offre une explication improbable pour les grands mammifères herbivores qui s'adonnent rarement à ce comportement. L'étendue et la portée des hypothèses abordées par les biologistes doivent tenir compte des **caractéristiques** du **cycle de vie** des animaux étudiés.

Trop souvent, la littérature sur la ségrégation sexuelle ne fait pas la distinction entre les causes immédiates et les causes ultimes, ce qui a conduit à une certaine confusion et à des efforts inutiles. **Par exemple**, le besoin d'eau libre des femelles allaitantes a été avancé comme hypothèse pour expliquer la ségrégation sexuelle chez certaines espèces (Bowyer 1984 ; Main et Coblentz 1996). Ce besoin est probablement spécifique à chaque espèce et à chaque site,

les ruminants adaptés au désert y répondant sans doute mieux que les autres (Bleich et al. 1997). Le besoin en eau libre est mieux compris dans un cadre plus large englobant les besoins reproductifs des femelles (sensu Bowyer et al. 1999), qui peuvent varier selon les espèces et les environnements. Il n'est pas nécessaire de tester les effets liés à l'eau ou d'autres effets proximaux (tels que la profondeur de la neige, la température ou le mode d'alimentation) dans chaque situation, car cela pourrait masquer les causes évolutives de la ségrégation sexuelle.

Ces **facteurs proximaux** peuvent exacerber ou limiter la ségrégation sexuelle dans des circonstances spécifiques, mais ils ne sont pas la cause profonde de ce phénomène. Distinguer les corrélats proximaux de la ségrégation sexuelle des hypothèses capables d'expliquer l'occurrence quasi omniprésente de ce comportement chez les ruminants polygames devrait être la norme pour les recherches futures. Les attributs proximaux de la séparation des sexes dans leur niche peuvent présenter un intérêt local, mais ne devraient pas être présentés dans un cadre trop étroit ou proposés comme seule explication de la ségrégation sexuelle, en particulier lorsque les causes ultimes n'ont pas été prises en compte.

HYPOTHÈSES ANTÉRIEURES SUR LA SÉGRÉGATION SEXUELLE

Il y a près de dix ans, Main et al. (1996) ont classé les hypothèses sur la ségrégation sexuelle chez les ongulés en trois catégories : stratégie reproductive, dimorphisme sexuel - taille corporelle et facteurs sociaux. Jusqu'à récemment, ces hypothèses ont contribué à orienter la recherche sur ce sujet important. Ces idées n'ont pas complètement perdu leur utilité et nécessitent des explications et des discussions pour des raisons historiques et conceptuelles.

L'hypothèse de la **stratégie reproductive** postule que les facteurs écologiques sont en grande partie responsables de la ségrégation sexuelle. Étant donné que le succès reproductif des mâles est probablement influencé par leur taille, leur force et leur endurance, les pressions sélectives favorisent les comportements qui maximisent le taux de croissance et la formation de réserves énergétiques. Le **succès reproductif** des femelles est déterminé principalement par la survie de leur progéniture, mais aussi par leur participation à des activités qui fournissent les ressources nécessaires pour répondre aux besoins de l'allaitement et favoriser leur survie. **Par conséquent**, la prédation, ou le risque de prédation, est souvent un élément clé de cette hypothèse. DePerno et al. (2003), **cependant**, ont traité la prédation et l'hypothèse de la stratégie reproductive comme des entités distinctes.

L'hypothèse du dimorphisme sexuel et de la taille corporelle implique que les facteurs physiologiques liés à la nutrition sont en grande partie responsables de la ségrégation sexuelle. La ségrégation sexuelle reflète le fait que chaque sexe s'approprie les ressources qui satisfont ses différents besoins physiologiques. Les mâles plus grands, dont les besoins métaboliques absolus sont plus importants, se nourrissent de fourrages abondants et riches en fibres qui sont dégradés plus efficacement par une longue rétention dans un rumen proportionnellement plus spacieux. Les femelles, plus petites, se nourrissent de manière **sélective** de fourrages pauvres en fibres et de haute qualité afin de satisfaire les besoins nutritionnels liés à la gestation et à la lactation. Cette hypothèse a été invoquée pour déduire le déplacement compétitif des mâles par les femelles dans les zones où le fourrage est moins abondant mais de haute qualité (Clutton-Brock et al. 1987, Main et Coblentz 1996).

L'hypothèse des facteurs sociaux présuppose que divers aspects de la socialité sont principalement responsables de la ségrégation sexuelle. Ces aspects comprennent la nécessité pour les mâles de former des associations afin de développer leurs compétences de combat, d'établir des hiérarchies de dominance pré-rut et d'apprendre l'emplacement des partenaires potentielles. Pour les femelles, les compétences acquises comprennent notamment la localisation de la nourriture, de l'eau et des zones propices à la mise bas. Cette hypothèse englobe également le comportement agressif des femelles qui déplacent les mâles et l'évitement mutuel des deux sexes (sensu Weckerly 2001 ; Weckerly et al. 2001).

Le **premier problème** posé par les hypothèses avancées par Main et al. (1996), ainsi que de nombreuses autres avancées pour expliquer la ségrégation sexuelle, est qu'elles ne s'excluent pas mutuellement (Bleich et al. 1997). Cela rend difficile la vérification sans équivoque d'une hypothèse particulière et brouille l'interprétation des résultats. Le mieux que l'on puisse faire dans ce cadre est peut-être de déterminer la contribution relative de chaque hypothèse à l'explication du degré de ségrégation sexuelle.

Un **deuxième problème**, inhérent à certains aspects de l'hypothèse de la stratégie reproductive de Main et al. (1996), est que cette hypothèse pourrait être trop générale pour être vérifiée. La plupart des caractéristiques des ongulés peuvent être attribuées à une stratégie reproductive, trop souvent de manière a posteriori, y compris des résultats qui n'étaient pas les objectifs principaux de la conception initiale de l'étude. **Par conséquent**, cette hypothèse peut être invoquée pour expliquer la plupart des adaptations des ongulés liées à leur comportement, leur écologie et leur physiologie. Il est difficile de déterminer si ces interprétations sont liées aux causes de la ségrégation sexuelle ou simplement à d'autres aspects de la biologie des ongulés, et elles sont difficiles à vérifier. **Cependant**, les aspects de cette hypothèse relatifs à la prédation peuvent être vérifiés.

Le **troisième aspect**, et le plus problématique, des hypothèses avancées par Main et al. (1996) est qu'elles **ne sont pas** indépendantes. Par exemple, les différences entre les sexes invoquées pour expliquer l'hypothèse du dimorphisme sexuel et de la taille corporelle sont également liées à la vulnérabilité des sexes à la prédation (Pierce et al. 2000*a*, 2000*b*), qui est englobée dans l'hypothèse de la stratégie reproductive. Les **facteurs sociaux**, en particulier les interactions agressives, sont ostensiblement liés au dimorphisme de la taille corporelle, et diverses stratégies reproductives impliquent presque certainement un comportement social. Même l'évitement mutuel des sexes pourrait trouver son origine dans les différences de taille corporelle liées aux exigences écologiques et physiques différentes des sexes (Weckerly et al. 2001). Il est urgent d'organiser les hypothèses sur la ségrégation sexuelle dans un cadre vérifiable, conforme à la théorie moderne de l'évolution.

Les recommandations concernant les caractéristiques des hypothèses permettant d'obtenir des tests critiques sur la ségrégation sexuelle sont présentées dans le Tableau 3. De nombreuses hypothèses existantes ne répondent pas à ces critères et ne fournissent donc pas une approche viable pour comprendre la ségrégation sexuelle. Le respect de ce cadre permettra de concevoir des recherches futures plus ciblées sur la ségrégation sexuelle et aidera à distinguer les études qui se contentent de décrire ce processus de celles qui visent à

en déterminer les causes. Quelles sont donc les hypothèses existantes qui reposent sur les fondements évolutifs nécessaires et qui sont conformes aux critères du Tableau 3 ?

TABLEAU 2. Conditions requises pour démontrer et comprendre la ségrégation sexuelle chez les ruminants

1. Il doit y avoir une variation saisonnière dans le degré de ségrégation sexuelle : les sexes doivent se séparer et se regrouper selon un schéma annuel.
2. Le rapport entre les sexes doit différer d'une région à l'autre ou par rapport au rapport entre les sexes de la population pendant la ségrégation sexuelle.
3. Pour comprendre le rôle de l'habitat lorsque les sexes sont séparés (c'est-à-dire lorsque la disponibilité de l'habitat diffère selon le sexe), il faut tenir compte des différences dans la sélection (utilisation par rapport à la disponibilité) de l'habitat par les sexes, et non de l'utilisation de l'habitat.
4. L'échelle doit être prise en compte dans la mesure de la ségrégation sexuelle. L'incapacité à détecter la ségrégation sexuelle peut être le résultat d'un échantillonnage à une échelle inappropriée.
5. L'espace, l'habitat et le régime alimentaire doivent être évalués pour déterminer si une ségrégation sexuelle se produit (Tableau 1).

TABLEAU 3. Caractéristiques requises pour les hypothèses avancées afin d'expliquer la ségrégation sexuelle chez les ruminants

1. Les hypothèses ne doivent pas être trop proches ou spécifiques à un site au point de ne pas pouvoir expliquer la quasi-omniprésence de la ségrégation sexuelle chez les ruminants polygames.
2. Les hypothèses doivent tenir compte de la nature temporelle et spatiale de ce phénomène chez les différentes espèces de ruminants.
3. Les hypothèses doivent être indépendantes, voire mutuellement exclusives.
4. Les hypothèses doivent distinguer la cause de l'effet.
5. Les hypothèses doivent être vérifiables.

RESSOURCES ET PRÉDATION

Je **soutiens** qu'il n'y a pas plus de deux hypothèses nécessaires pour expliquer la ségrégation sexuelle chez les ruminants : **l'acquisition de ressources**, modifiée par les différences allométriques et les différences dans le cycle de vie entre les sexes, et la **prédation**. Ces paradigmes ne sont pas de simples extensions des hypothèses relatives à la stratégie reproductive et au dimorphisme sexuel lié à la taille corporelle (Main et al. 1996), en partie en raison du manque d'indépendance entre les hypothèses précédemment avancées. **De plus**, ces deux hypothèses reposent sur des fondements évolutifs solides qui permettent de formuler des prédictions concernant la répartition des niches par sexe chez les ongulés.

Comprendre l'évolution du **dimorphisme sexuel** chez les ongulés est une première étape nécessaire pour développer et tester des hypothèses concernant la ségrégation sexuelle chez ces mammifères. Par exemple, la pensée actuelle soutient que le dimorphisme sexuel chez les ongulés a évolué via des systèmes d'accouplement hautement polygames, ce qui a entraîné une sélection directionnelle en faveur des mâles de grande taille (Loison et al. 1999 ; Ralls 1977 ; Weckerly 1998). Ralls (1977) a averti que les modèles aviaires, qui mettaient l'accent sur la compétition intersexuelle comme cause du dimorphisme (sensu Selander 1966 ; Temeles et al. 2000), pourraient ne pas être applicables aux mammifères en raison de leurs histoires évolutives diverses. **En effet**, l'hypothèse du dimorphisme sexuel lié à la taille corporelle (Main et al. 1996) ne fait aucune prédiction concernant la direction des différences de taille entre les sexes.

L'hypothèse selon laquelle la compétition exploiteuse entre les sexes était la cause du dimorphisme sexuel chez les ongulés a probablement conduit plusieurs auteurs (Clutton-Brock et al. 1987 ; Main et Coblentz 1996) à proposer que la ségrégation sexuelle résultait de l'exclusion compétitive des mâles par les femelles. Cette hypothèse a été rejetée à plusieurs reprises par des études expérimentales et observationnelles (Bleich et al. 1997 ; du Toit 1995 ; Kie et Bowyer 1999 ; Miquelle et al. 1992 ; Spaeth et al. 2004), y compris deux publications

similaires par des membres du groupe de recherche qui avait initialement proposé cette idée (Conradt et al. 1999, 2001). Les recherches de Kie et Bowyer (1999) ont particulièrement porté atteinte à cette hypothèse, car elles ont démontré une réduction de la ségrégation sexuelle à mesure que la densité de population augmentait. **Néanmoins**, la compétition intersexuelle continue d'être avancée comme une hypothèse viable pour expliquer la ségrégation sexuelle (Focardi et al. 2003), généralement sans que cette hypothèse ne soit soumise à un test critique.

La **compétition par interférence**, qui a été documentée chez les espèces de ruminants (Stewart et al. 2002), n'explique pas la ségrégation sexuelle, car ce mécanisme de compétition permet aux deux sexes d'utiliser le même espace à des moments différents (Spaeth et al. 2004). Il est vrai que la ségrégation sexuelle est sensible à l'échelle temporelle à laquelle elle est mesurée (Bowyer et al. 1996, 2002 ; Fig. 3). **Néanmoins**, la compétition par interférence ne peut expliquer la séparation spatiale des sexes sur les longs intervalles de temps et les grandes échelles spatiales pour lesquels elle a été signalée chez certains ruminants (Bleiche et al. 1997 ; Miquelle et al. 1992). Je pense que ce même raisonnement rend peu probable que l'agressivité sociale entre les sexes soit une cause de ségrégation sexuelle. Il est certain qu'aucun aspect de ces deux hypothèses ne pourrait entraîner des différences à long terme dans l'utilisation de l'espace ou l'alimentation entre les sexes.

Je concède qu'il serait utile de disposer de modèles conceptuels clairs détaillant en quoi la polygamie et la compétition intersexuelle pourraient différer dans leurs prédictions concernant la ségrégation sexuelle chez les ongulés ; malheureusement, de tels modèles dépassent le cadre de cet article. Je conclus **toutefois** que la compétition intersexuelle entraînant l'exclusion compétitive des mâles par les femelles est une explication peu probable de la ségrégation sexuelle et ne constitue pas un domaine de recherche fructueux pour l'avenir.

Le principe fondamental selon lequel la polygamie a entraîné une augmentation du dimorphisme sexuel chez les ruminants, qui a à son tour entraîné une ségrégation sexuelle, est à la base des hypothèses actuelles expliquant pourquoi les sexes ont tendance à vivre séparément pendant une grande partie de l'année. Il est clair que le dimorphisme sexuel en termes de taille corporelle entraîne des différences allométriques entre les sexes qui influencent profondément leur écologie et leurs caractéristiques biologiques (Barboza et Bowyer 2000, 2001 ; Jenks et al. 1994). **Néanmoins**, les différences de taille corporelle entre les sexes et les différences allométriques qui en résultent ne peuvent à elles seules expliquer la ségrégation sexuelle.

Les **différences allométriques** associées à l'augmentation de la taille corporelle se produisent chez les ruminants parce que les besoins énergétiques par unité de masse corporelle sont proportionnels à une puissance inférieure à l'unité, tandis que le **volume** du rumen est directement proportionnel à la masse corporelle (Demment et Van Soest 1985). **Par conséquent**, les espèces de ruminants plus grandes (et vraisemblablement les sexes plus grands de la même espèce) ont des rumens proportionnellement plus grands que les ruminants plus petits. Il convient d'être prudent dans ces extrapolations, car les différences allométriques entre les espèces peuvent ne pas s'appliquer au sein d'une même espèce (Barboza et Bowyer 2001). **Néanmoins**, les différences morphologiques et physiologiques

marquées entre les sexes facilitent probablement une utilisation différentielle du fourrage, car les animaux dotés d'un rumen plus grand peuvent digérer plus complètement les fourrages de moindre qualité que ceux dotés d'un rumen plus petit, même si les grands animaux ont besoin d'une quantité de fourrage absolument plus importante (Demment et Van Soest 1985).

Il reste à voir si des modèles similaires peuvent être développés pour les ongulés non ruminants qui présentent une fermentation du fourrage dans l'intestin postérieur. **Néanmoins**, ces modèles ne suffisent pas à eux seuls à expliquer la ségrégation sexuelle ; ils expliquent pourquoi les sexes doivent rester séparés, mais ne suffisent pas à expliquer le regroupement des sexes pendant une partie de l'année, qui comprend souvent la période du rut, mais aussi d'autres périodes que la saison des amours (Bleich et al. 1997 ; Bowyer 1984 ; Pierce et al. 2004). **L'hypothèse gastrocentrique** de Barboza et Bowyer (2000, 2001) intègre les différences allométriques entre les sexes et tient compte des changements annuels dans le comportement social des ruminants en fonction des caractéristiques de leur cycle de vie (c'est-à-dire qu'elle explique les périodes de regroupement et de ségrégation).

Le modèle gastrocentrique (Barboza et Bowyer 2000, 2001) élucide les causes de la ségrégation sexuelle chez les ruminants sur la base de l'allométrie, de la qualité minimale des aliments, de la rétention digestive et des besoins reproductifs différents des sexes (Fig. 5). Le modèle prédit que les cervidés mâles de plus grande taille consomment des fourrages abondants et riches en fibres, car la capacité ruminale prolonge la rétention et permet une plus grande utilisation des fibres pour l'énergie que chez les femelles non gestantes. La faible densité des animaux, l'abondance des fourrages et les adaptations spécifiques de la microflore ruminale font que les mâles consomment des fourrages fibreux jusqu'à ce que la quantité de nourriture diminue. Les femelles de plus petite taille sont mieux adaptées à la digestion post-ruminale du fourrage, en raison d'une consommation accrue, afin de fournir l'énergie et les protéines nécessaires à la reproduction.

Les besoins élevés en absorption de nutriments pendant la lactation entraînent un investissement dans les tissus intestinaux et hépatiques chez les femelles, ce qui augmente les coûts d'entretien et renforce ainsi l'utilisation différentielle des habitats et des fourrages lorsque les sexes sont séparés. L'un des principaux avantages de cette **nouvelle** approche est qu'elle explique la ségrégation sexuelle sans nécessiter l'exclusion compétitive des mâles par les femelles. Cette **hypothèse** explique également pourquoi les mâles n'occupent pas les zones de meilleure qualité préférées par les femelles : la morphologie et la physiologie digestives des mâles sont mal adaptées à la digestion de fourrages de trop haute qualité (Barboza et Bowyer 2000). **En outre**, cette hypothèse repose sur les différences entre les fourrages plutôt que sur la nécessité d'habitats hétérogènes ; la ségrégation sexuelle a été décrite dans des cas où les sexes ne choisissent pas leur habitat de manière différente (Bowyer 1984, 1986 ; Conradt 1999).

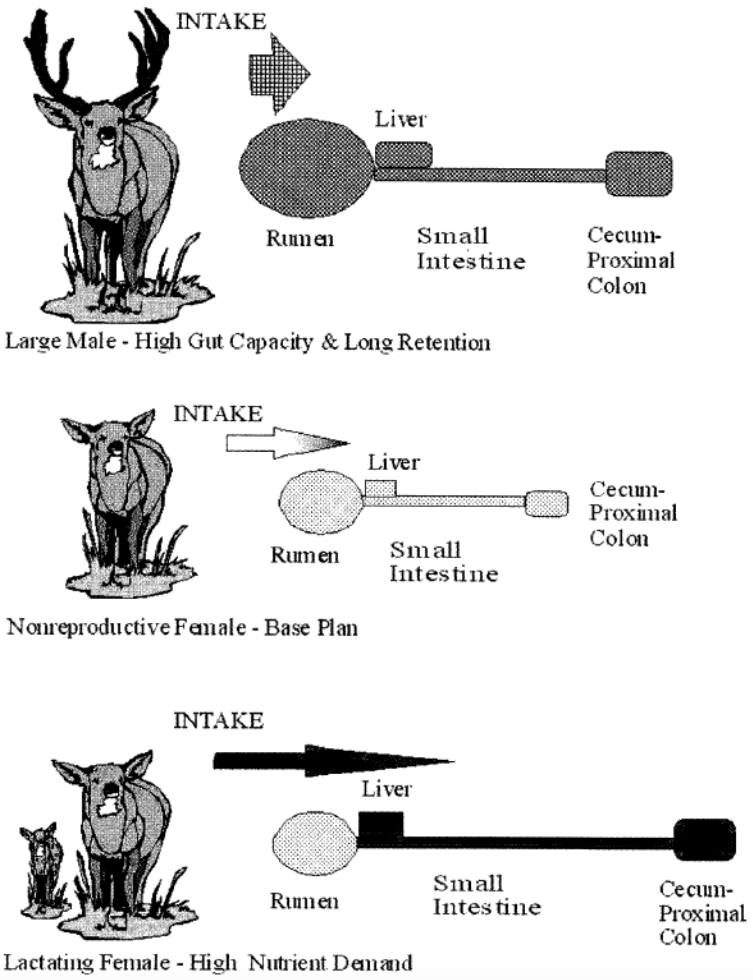

FIG. 5. Modèle gastrocentrique de l'apport alimentaire et de la fonction digestive chez les ruminants femelles non reproductrices, comparé à celui des grands mâles et des femelles allaitantes. La largeur des flèches reflète la quantité de nourriture ingérée ; la longueur des flèches indique la vitesse de **transit intestinal** ; les nuances de couleur indiquent la densité nutritionnelle des aliments. Les diagrammes des tubes digestifs sont pointillés afin de refléter les changements potentiels dans la teneur en fibres des aliments pour les mâles et l'augmentation de la taille et de la fonction post-ruminale des femelles allaitantes (adapté de Barboza et Bowyer 2000)

Néanmoins, les **habitats hétérogènes** et leur répartition dans le paysage pourraient aider à expliquer l'échelle à laquelle certaines espèces se séparent sexuellement (Bleich et al. 1997 ; Bowyer et al. 2002 ; Miquelle et al. 1992) ou pourquoi la même espèce pourrait se séparer à des échelles différentes dans des sites d'étude distincts. **De plus**, un paysage hétérogène, composé soit d'habitats différents, soit de quantités et de qualités de fourrage différentes, offre de multiples niches pour répondre aux besoins des ruminants sexuellement dimorphiques.

De même, il n'est pas nécessaire d'invoquer la prédation pour expliquer la ségrégation des sexes dans le modèle gastrocentrique (Barboza et Bowyer 2000). Certains aspects de cette hypothèse doivent encore être testés (Barboza et Bowyer 2001). Je pense toutefois que ces tests permettront d'affiner ce modèle plutôt que de conduire à son rejet. Cette hypothèse répond également aux exigences énoncées dans le Tableau 3 pour une approche viable de la compréhension de la ségrégation sexuelle.

La **prédation** peut également être à l'origine de la ségrégation sexuelle chez les ongulés. Bleich et al. (1997) ont clairement démontré que les mouflons femelles vivent dans des zones où les prédateurs sont moins nombreux que dans les zones occupées par les mâles (Fig. 6), même si les zones occupées par les femelles sont de moins bonne qualité que celles occupées

par les mâles. **En effet**, la prédation suffit à expliquer la ségrégation des sexes, mais elle n'est peut-être pas nécessaire (sensu l'hypothèse gastrocentrique). **Par exemple**, la ségrégation sexuelle se produit chez le cerf élaphe dans des circonstances où les prédateurs sont absents (Clutton-Brock et al. 1987). Il convient toutefois de faire preuve de prudence lorsqu'on en déduit que la prédation ne joue aucun rôle dans la ségrégation sexuelle, même en l'absence de prédateurs.

Une fois encore, une perspective **évolutive** est nécessaire pour comprendre ce processus. Certaines réactions des ongulés face aux prédateurs peuvent s'estomper rapidement en l'absence de grands carnivores, mais d'autres peuvent persister pendant des millénaires (Barten et al. 2001 ; Berger 1999). **De plus**, il peut être nécessaire de faire la distinction entre les réactions immédiates des ongulés face aux prédateurs et les comportements qui impliquent le risque de rencontrer un prédateur dans un habitat particulier ou dans d'autres circonstances afin de comprendre pourquoi les sexes se séparent (Bleich 1999 ; Bowyer 1987). Il existe de bons exemples où les ruminants femelles troquent une alimentation de meilleure qualité contre une plus grande sécurité face aux prédateurs pendant la ségrégation sexuelle (Barten et al. 2001 ; Berger 1991 ; Bleich et al. 1997 ; Corti et Shackelton 2002 ; Kie et Bowyer 1999 ; Rachlow et Bowyer 1998). **Par conséquent**, lorsque les femelles vivent dans des zones moins riches que les mâles alors que les sexes sont séparés, la prédation peut être invoquée comme la cause principale de la ségrégation sexuelle (il est évident que les femelles doivent toujours satisfaire leurs besoins nutritionnels pour la reproduction afin que ces populations puissent persister).

La **prédation** interagit probablement avec l'abondance de la nourriture (les hypothèses ne s'excluent pas mutuellement) lorsque les mâles d'élan (*Alces alces*) habitent des zones où la nourriture est plus abondante mais de moindre qualité, tandis que les femelles se séparent dans des zones où la nourriture est moins abondante mais où elles peuvent mieux se cacher, ce qui s'explique apparemment par le fait que les femelles et les jeunes sont plus vulnérables aux prédateurs (Bowyer et al. 2001*b*). Les cas où les femelles occupent de meilleurs territoires que les mâles (Bowyer 1984 ; Clutton-Brock et al. 1987 ; Main et Coblentz 1996) sont probablement le résultat de différences dans les besoins nutritionnels des deux sexes (sensu Barboza et Bowyer 2000, 2001).

Néanmoins, ces femelles pourraient simultanément choisir des sites offrant une nourriture de haute qualité tout en minimisant le risque de prédation dans des zones offrant davantage de couvertures pour se cacher. Il sera nécessaire de comprendre si les femelles font un compromis entre la nourriture et le risque de prédation ou si elles minimisent le rapport entre le risque de prédation et la nourriture (Bowyer et al. 1998, 1999) afin de trier parmi ces causes potentielles de ségrégation sexuelle. Il est important de noter que les deux hypothèses principales concernant la ségrégation sexuelle pourraient interagir pour produire une variété de résultats en ce qui concerne la qualité de l'alimentation obtenue par les sexes dans différents environnements, ce qui ne peut être interprété facilement sans une connaissance approfondie de la manière dont le risque de prédation et les besoins nutritionnels des sexes conduisent à leur séparation niche.

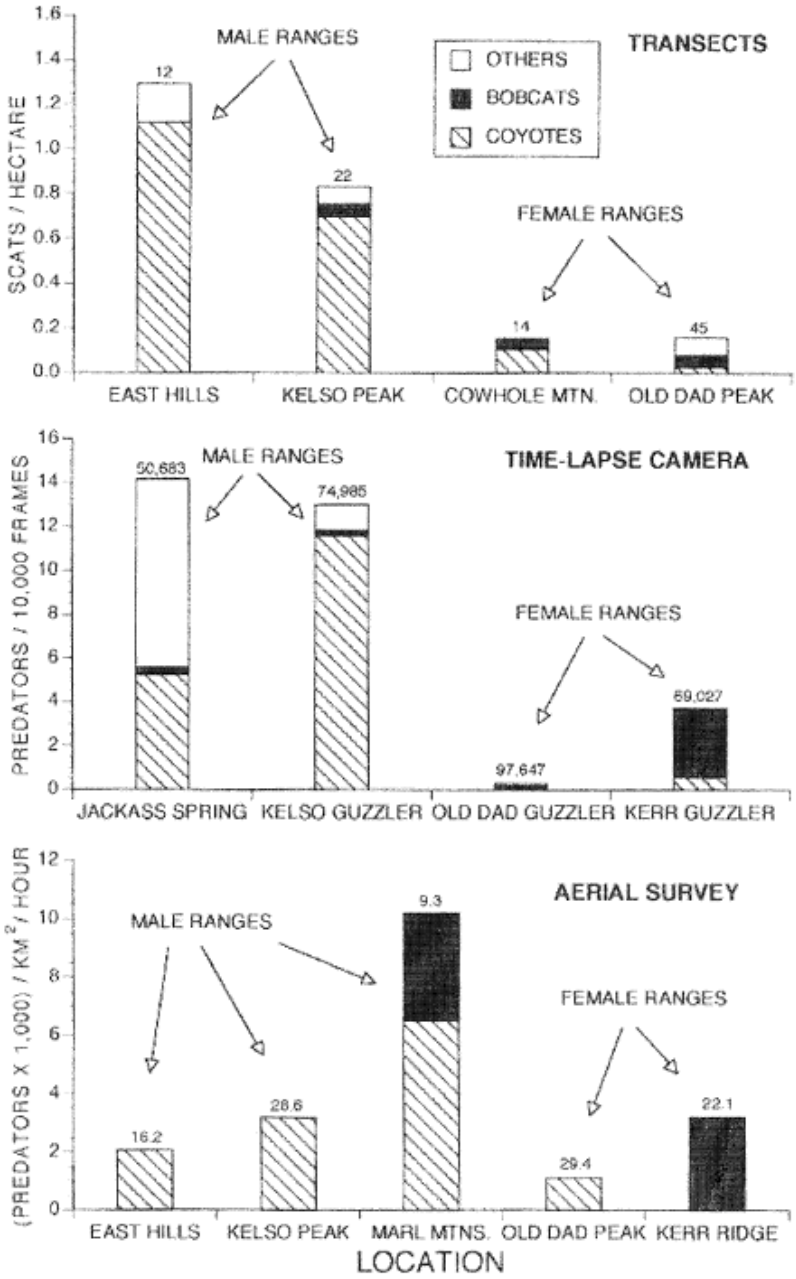

FIG. 6. Abondance relative des prédateurs dans les zones occupées principalement par des mouflons mâles ou femelles adultes (*Ovis canadensis*), comté de San Bernardino, Californie, 1987-1990. La taille des échantillons apparaît au-dessus des barres et représente le nombre de transects, les images évaluées à partir des films enregistrés par des caméras à intervalles réguliers et le temps de vol en hélicoptère (d'après Bleich et al. 1997)

GESTION ET CONSERVATION DES SEXES

Mes collègues et moi-même avons suggéré que les besoins écologiques des sexes chez les ruminants polygames étaient suffisamment différents pour qu'ils soient gérés comme s'il s'agissait d'espèces distinctes (Bowyer et al. 2001*b* ; Kie et Bowyer 1999 ; Stewart et al. 2003*b*). Les biologistes savent depuis des décennies que la chasse des femelles a **plus** d'impact sur la productivité (c'est-à-dire le recrutement des jeunes) des populations d'ongulés que la chasse des mâles (par exemple, Kie et al. 2003 ; McCullough 1979). Ce résultat s'explique par le fait que les sexes vivent séparés pendant une grande partie de l'année et que, **par conséquent**, les mâles ne sont pas en concurrence aussi intense avec les jeunes pour le fourrage que les femelles adultes. **Par conséquent**, les manipulations de l'habitat qui affectent le fourrage (ou

d'autres exigences de niche) pour un sexe ont la capacité d'influencer la productivité de ce sexe de manière disproportionnée par rapport à l'autre. **De même**, la modification de l'habitat occupé par un sexe pendant la ségrégation peut profiter à un sexe plutôt qu'à l'autre (Bowyer et al. 2001*b* ; Stewart et al. 2003*b* ; Fig. 3). Peu d'attention a été accordée à la manière dont la manipulation de l'habitat pourrait affecter différemment les sexes des ruminants. **En effet**, les gestionnaires de pâturages ont largement ignoré les effets différentiels des manipulations de l'habitat sur les sexes des grands mammifères, et seuls les textes les plus récents sur la gestion de la faune sauvage mentionnent ce sujet (Bolen et Robinson 2003 ; Krausman 2002).

La ségrégation sexuelle des ruminants peut affecter la dynamique prédateur-proie (Bowyer et al., sous presse). Par exemple, un ruminant mâle tué par un prédateur aura un effet proportionnellement moindre sur le recrutement des jeunes dans la population de proies que la mort d'une femelle (McCullough 1979). **Cependant**, comme les mâles des ruminants dimorphiques sont considérablement plus grands que les femelles (Weckerly 1998), la plus grande quantité de nourriture qu'ils fournissent est susceptible d'influencer davantage la reproduction des prédateurs que les femelles ou les jeunes, plus petits. Ces deux résultats sont susceptibles d'influencer la dynamique prédateur-proie d'une manière qui n'est pas prise en compte dans les modèles existants (Bowyer et al., sous presse). La répartition spatiale des sexes chez les ruminants et les effets de cette répartition sur la dynamique prédateur-proie sont des sujets qui nécessitent de toute urgence des recherches supplémentaires.

Les mouflons mâles peuvent effectuer de longs déplacements (15 km) depuis les zones occupées pendant la ségrégation vers les zones occupées par les femelles pendant la période du rut (Bleich et al. 1997). Les mouflons des deux sexes utilisent clairement des habitats différents pendant ces déplacements, un résultat qui doit être pris en compte dans les modèles de conservation. **Néanmoins**, trop peu d'attention a été accordée aux **corridors** nécessaires aux déplacements vers et depuis les zones de ségrégation et d'agrégation dans la conservation de ces ongulés de montagne uniques (Bleich et al. 1997). **De plus**, la manière dont les sexes se séparent puis s'agrègent pour s'accoupler pourrait affecter le flux génétique et donc la diversité génétique des populations (Rubin et Bleich, sous presse). **En effet**, tout processus qui entraîne une distribution non contiguë des animaux dans le paysage est susceptible d'affecter le flux génétique et la diversité (Chesser 1991*a*, 1991*b*). **Cependant**, l'étude de la ségrégation sexuelle doit encore passer du domaine de l'écologie et du comportement à celui de la biologie de la conservation et de la génétique, ce qui constitue un défi pour l'avenir.

De même, les changements dans l'organisation sociale et la répartition des sexes des ruminants dans le paysage pourraient affecter la propagation de certains parasites et maladies (Schauber et Woolf 2003). Par exemple, lorsque les mouflons mâles utilisent des terrains moins escarpés que les femelles (Bleich et al. 1997), les mâles pourraient entrer en contact avec du bétail, porteur d'agents infectieux (Krausman et Bowyer 2003), ou être plus sensibles que les femelles à d'autres sources de mortalité telles que les collisions avec des véhicules (Rubin et Bleich, sous presse). Il est clair que les sexes doivent être considérés séparément lorsqu'on examine les taux et les causes de mortalité.

La ségrégation sexuelle peut également biaiser les estimations de population pour les grands herbivores. Si les sexes ne sont pas échantillonnés pendant les périodes de regroupement, il est alors nécessaire de disposer d'une connaissance complète de leur répartition spatiale afin de concevoir des protocoles d'échantillonnage permettant d'inclure les deux sexes dans les estimations de la taille de la population. **Trop souvent**, les estimations de population et les mesures de l'utilisation et de la sélection de l'habitat sont présentées pour l'ensemble de la population, sans tenir compte des différentes exigences en matière de niche et des distributions spatiales des sexes qui en résultent. Une telle approche est imprudente et risque d'entraîner des erreurs de gestion liées à la chasse des animaux et à la manipulation de l'habitat. Il est clairement nécessaire d'intégrer les connaissances existantes sur la ségrégation sexuelle chez les ruminants dans la planification de la conservation et de la gestion.

BESOINS FUTURS EN MATIÈRE DE RECHERCHE

Plusieurs domaines de recherche fructueux sont susceptibles d'approfondir notre compréhension de la ségrégation sexuelle. L'hypothèse gastrocentrique doit être testée (sensu Knott et al., sous presse), en particulier les différences entre les sexes dans leur capacité à digérer et à assimiler des régimes alimentaires de qualité différente (Barboza et Bowyer 2001). **De plus**, ce modèle allométrique, qui intègre les stratégies de cycle de vie des sexes, n'explique pas pourquoi les femelles non reproductrices se séparent spatialement des mâles de la même manière que les femelles qui supportent les coûts de la gestation et de la lactation. Peut-être que certains aspects du risque de prédation ou d'autres facteurs sociaux seront nécessaires pour résoudre cette question (Bon et Campan 1996 ; Bonenfant et al. 2004). Je pense toutefois que ces questions doivent être replacées dans le cadre général des hypothèses existantes sur la ségrégation sexuelle et éviter les écueils d'une approche trop proximale. Les hypothèses doivent également expliquer la nature répandue de la ségrégation sexuelle, ne pas confondre cause et effet, et être vérifiables (Tableaux 2 et 3).

Le **concept** de ségrégation sexuelle doit être intégré de manière plus complète dans les disciplines de la gestion des pâturages et de la faune sauvage et devenir une considération standard, non seulement dans la conception de la recherche, mais aussi dans la planification des manipulations de l'habitat et des prélèvements d'animaux. **De même**, il est nécessaire que les domaines de la biologie de la conservation et de la génétique commencent à adopter des hypothèses liées à la ségrégation sexuelle et à intégrer ces idées dans leurs disciplines.

Enfin, des expériences plus manipulatrices sont nécessaires pour tester les hypothèses concernant la ségrégation sexuelle. Certains auteurs ont déjà commencé à mener de telles recherches (Bowyer et al. 2001*b* ; Kie et Bowyer 1999 ; Spaeth et al. 2004 ; Stewart et al. 2003*b*), mais des travaux supplémentaires seront nécessaires, en particulier pour résoudre les questions concernant les espèces en liberté. Bien que je pense que cette étude résolve de nombreux problèmes de longue date dans les études sur la ségrégation sexuelle, elle n'est en aucun cas la réponse définitive. J'espère que cette étude fournira un cadre pour les recherches futures.

Literature Cited

Barboza, P. S., and R. T. Bowyer. 2000. Sexual segregation in dimorphic deer: a new gastrocentric hypothesis. Journal of Mammalogy 81:473–489.

Barboza, P. S., and R. T. Bowyer. 2001. Seasonality of sexual segregation in dimorphic deer: extending the gastrocentric model. Alces 37:275–292.

Barten, N. L., R. T. Bowyer, and K. J. Jenkins. 2001. Habitat use by female caribou: tradeoffs associated with parturition. Journal of Wildlife Management 65:77–92.

Berger, J. 1991. Pregnancy incentives, predation constraints and habitat shifts: experimental and field evidence for wild bighorn sheep. Animal Behaviour 41:61–77.

Berger, J. 1999. Anthropogenic extinction of top carnivores and interspecific animal behaviour: implications of the rapid decoupling of a web involving wolves, bears, moose and ravens. Proceedings of the Royal Society of London B 266:2261–2267.

Berger, J., and M. E. Gompper. 1999. Sex ratios in extant ungulates: products of contemporary predation or past life histories? Journal of Mammalogy 80:1084–1113.

Berger, J., et al. 2001a. Back-casting sociality in extinct species: new perspectives using mass death assemblages and sex ratios. Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences 268:131–139.

Berger, J., P. B. Stacey, L. Bellis, and M. P. Johnson. 2001b. A mammalian predator–prey imbalance: grizzly bear and wolf extinction affect avian Neotropical migrants. Ecological Applications 11:947–960.

Bleich, V. C. 1999. Mountain sheep and coyotes: patterns of predator evasion in a mountain ungulate. Journal of Mammalogy 80: 283–289.

Bleich V. C., R. T. Bowyer, and J. D. Wehausen. 1997. Sexual segregation in mountain sheep: resources or predation? Wildlife Monographs 134:1–50.

Bolen E. G., and W. L. Robinson. 2003. Wildlife ecology and management. 5th ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Bon, R., and R. Campan. 1996. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. Behavioral Processes 38:131–154.

Bonenfant, C., et al. 2004. Multiple causes of sexual segregation in European red deer: enlightenments for varying breeding phenology at high and low latitude. Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences 271:883–892.

Boner, C. 1861. Forest creatures. Publisher unknown (not seen, cited in Darwin 1871).

Bowyer, R. T. 1981. Activity, movement, and distribution of Roosevelt elk during rut. Journal of Mammalogy 62:574–582.

Bowyer, R. T. 1984. Sexual segregation in southern mule deer. Journal of Mammalogy 65:410–417.

Bowyer, R. T. 1986. Habitat selection by southern mule deer. California Fish and Game 72:153–169.

Bowyer, R. T. 1987. Coyote group size relative to predation on mule deer. Mammalia 51:515–526.

Bowyer, R. T. 1991. Timing and synchrony of parturition and lactation in southern mule deer. Journal of Mammalogy 72:138–145.

Bowyer, R. T., and J. G. Kie. 2004. Effects of foraging activity on sexual segregation in mule deer. Journal of Mammalogy 85: 498–504.

Bowyer, R. T., J. G. Kie, and V. Van Ballenberghe. 1996. Sexual segregation in black-tailed deer: effects of scale. Journal of Wildlife Management 60:10–17.

Bowyer, R. T., J. G. Kie, and V. Van Ballenberghe. 1998. Habitat selection by neonatal black-tailed deer: climate, forage, or risk of predation? Journal of Mammalogy 79:415–425.

Bowyer, R. T., D. R. McCullough, and G. E. Belovsky. 2001a. Causes and consequences of sociality in mule deer. Alces 37: 371–402.

Chesser, R. K. 1991b. Influence of gene flow and breeding tactics on gene diversity within populations. Genetics 129:573–583.

Clutton-Brock, T. H., G. R. Iason, and F. E. Guinness. 1987. Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female red deer (*Cervus elaphus*). Journal of Zoology (London) 211:275–289.

Conradt, L. 1998a. Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants? Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences 265:1359–1363.

Conradt. L. 1998b. Measuring the degree of sexual segregation in group-living animals. Journal of Animal Ecology 67:217–226.

Conradt. L. 1999. Social segregation is not a consequence of habitat segregation in red deer and Soay sheep. Animal Behaviour 57:1151–1157.

Conradt, L., T. H. Clutton-Brock, and D. Thomson. 1999. Habitat segregation in ungulates: are males forced into suboptimal foraging habitats through indirect competition by females? Oecologia 119:367–377.

Conradt, L., I. J. Gordon, T. H. Clutton-Brock, D. Thomson, and F. E. Guinness. 2001. Could the indirect competition hypothesis explain inter-sexual site segregation in red deer (*Cervus elaphus* L.)? Journal of Zoology (London) 254:185–193.

Conradt, L., and T. J. Roper. 2000. Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences 267:2213–2218.

Corti, P., and D. M. Shackelton. 2002. Relationship between predation-risk factors and sexual segregation in Dall's sheep (*Ovis dalli dalli*). Canadian Journal of Zoology 80:2108–2117.

Darwin, C. R. 1859. On the origin of species by natural selection. Murray, London, United Kingdom.

Darwin, C. R. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. Murray, London, United Kingdom.

Demment, M. W., and P. J. Van Soest. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. American Naturalist 125:641–672.

DePerno, C. S., J. A. Jenks, and S. L. Griffin. 2003. Multidimensional

Bowyer, R. T., D. K. Person, and B. M. Pierce. In press. Detecting top-down versus bottom-up regulation of ungulates by large carnivores: implications for conservation of biodiversity. In Large carnivorous animals and biodiversity: does saving one conserve the other? (J. C. Ray, J. Berger, K. H. Redford, and R. S. Steneck, eds.). Island Press, Covelo, California.

Bowyer, R. T., B. M. Pierce, L. K. Duffy, and D. A. Haggstrom. 2001b. Sexual segregation in moose: effects of habitat manipulation. Alces 37:109–122.

Bowyer, R. T., et al. 2002. Assessing sexual segregation in deer. Journal of Wildlife Management 66:536–544.

Bowyer, R. T., V. Van Ballenberghe, and J. G. Kie. 1997. The role of moose in landscape processes: effects of biogeography, population dynamics, and predation. Pp. 265–287 in Wildlife and landscape ecology: effects and patterns of scale (J. A. Bissonette, ed.). Springer-Verlag, New York.

Bowyer, R. T., V. Van Ballenberghe, J. G. Kie, and J. A. K. Maier. 1999. Birth-site selection by Alaskan moose: maternal strategies for coping with a risky environment. Journal of Mammalogy 80:1070–1083.

Boyce, M. S., et al. 2003. Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park. Écoscience 10: 421–431.

Chesser, R. K. 1991a. Gene diversity and female philopatry. Genetics 127:437–447.

habitat selection, and dietary niche. Journal of Mammalogy 80: 1004–1020.

Kie, J. G., R. T. Bowyer, M. C. Nicholson, B. B. Boroski, and E. R. Loft. 2002. Landscape heterogeneity at differing scales: effects on spatial distribution of mule deer. Ecology 83:530–544.

Kie, J. G., R. T. Bowyer, and K. M. Stewart. 2003. Ungulates in western forests: habitat requirements, population dynamics, and ecosystem processes. Pp. 296–340 in Mammal community dynamics: management and conservation in the coniferous forests of western North America. (C. Zabel and R. Anthony, eds.). Cambridge University Press, New York.

Kie, J. G., and M. White. 1985. Population dynamics of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on the Welder Wildlife Refuge, Texas. Southwestern Naturalist 30:105–118.

Knott, K. K., P. S. Barboza, and R. T. Bowyer. In press. Growth in arctic ungulates: postnatal development and organ maturation in reindeer, caribou, and muskoxen. Journal of Mammalogy.

Krausman, P. R. 2002. Introduction to wildlife management: the basics. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Krausman, P. R., and R. T. Bowyer. 2003. Mountain sheep (*Ovis canadensis* and *O. dalli*). Pp. 1095–1115 in Wild mammals of North America: biology, management, and conservation. 2nd ed. (G. A. Feldhamer, B. C. Thompson, and J. A. Chapman, eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.

Leslie, D. M., Jr., R. T. Bowyer, and J. G. Kie. 1999. Life-history strategies of ungulates. Journal of Mammalogy 80:1067–1069.

Loison, A., J.-M. Gillard, C. Pélabon, and N. G. Yoccoz. 1999. What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? Evolutionary Ecology Research 1:611–633.

Main, M. B., and B. E. Coblentz. 1996. Sexual segregation in Rocky Mountain mule deer. Journal of Wildlife Management 60: 479–507.

Main, M. B., F. W. Weckerly, and V. C. Bleich. 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. Journal of Mammalogy 77:449–461.

DePerno, C. S., J. A. Jenks, and S. L. Griffin. 2003. Multidimensional cover characteristics: is variation in habitat selection related to white-tailed sexual segregation? Journal of Mammalogy 84: 1316–1329.

du Toit, J. 1995. Sexual segregation in kudu: sex differences in competitive ability, predation risk, or nutritional needs? South African Journal of Wildlife Research 25:127–132.

Focardi, S., K. Farnsworth, B. M. Poli, M. P. Ponzetta, and A. Tinelli. 2003. Sexual segregation in ungulates: individual behaviour and the missing link. Population Ecology 45:83–95.

Hirth, D. H. 1977. Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. Wildlife Monographs 53:1–55.

Jenks, J. A., D. M. Leslie, Jr., R. L. Lochmiller, and M. A. Melchiors. 1994. Variation in gastrointestinal characteristics of male and female white-tailed deer: implications for resource partitioning. Journal of Mammalogy 75:1045–1053.

Keech, M. A., R. T. Bowyer, J. M. Ver Hoef, R. D. Boertje, B. W. Dale, and T. R. Stephenson. 2000. Life-history consequences of maternal condition in Alaskan moose. Journal of Wildlife Management 64:450–462.

Kie, J. G. 1999. Optimal foraging and risk of predation: effects on behavior and social structure in ungulates. Journal of Mammalogy 80:1114–1129.

Kie, J. G., and R. T. Bowyer. 1999. Sexual segregation in white-tailed deer: density-dependent changes in use of space,

Mysterud, A. 2000. The relationship between ecological segregation and sexual body size dimorphism in large herbivores. Oecologia 124:40–54.

Perez-Barberia, F. J., I. J. Gordon, and M. Pagel. 2002. The origins of sexual dimorphism in body size of ungulates. Evolution 56: 1276–1285.

Pierce, B. M., V. C. Bleich, and R. T. Bowyer. 2000a. Social organization of mountain lions: does a land-tenure system regulate population size? Ecology 81:1533–1543.

Pierce, B. M., V. C. Bleich, and R. T. Bowyer. 2000b. Selection of mule deer by mountain lions and coyotes: effects of hunting style, body size, and reproductive status. Journal of Mammalogy 81: 462–472.

Pierce, B. M., R. T. Bowyer, and V. C. Bleich. 2004. Habitat selection by mule deer: forage benefits or risk of predation? Journal of Wildlife Management 68:533–541.

Rachlow, J. L., and R. T. Bowyer. 1998. Habitat selection by Dall's sheep (*Ovis dalli*): maternal trade-offs. Journal of Zoology (London) 245:457–465.

Ralls, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. American Naturalist 122:917–938.

Rubin, E. S., and V. C. Bleich. In press. Sexual segregation: a necessary consideration in wildlife conservation. In Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes (K. E. Ruckstuhl and P. Neuhaus, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Ruckstuhl, K. E. 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. Animal Behaviour 56:99–106.

Ruckstuhl, K. E., and H. Kokko. 2002. Modelling sexual segregation in ungulates: effects of group size, activity budgets and synchrony. Animal Behaviour 64:909–914.

Ruckstuhl, K. E., and P. Neuhaus. 2000. Causes of sexual segregation in ungulates: a new approach. Behaviour 137:361–377.

Schauber, E. M., and A. Woolf. 2003. Chronic wasting disease in deer and elk: a critique of current models and their application. Wildlife Society Bulletin 31:610–616.

Selander, R. K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche

McCullough, D. R. 1979. The George Reserve deer herd: population ecology of a K-selected species. The University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan.

McCullough, D. R. 1984. Lessons from the George Reserve, Michigan. Pp. 211–242 in White-tailed deer ecology and management (L. K. Halls, ed.). Stackpole Books Harrisburg, Pennsylvania.

McCullough, D. R. 1999. Density dependence and life-history strategies of ungulates. Journal of Mammalogy 80:1130–1146.

McCullough, D. R., D. H. Hirth, and S. J. Newhouse. 1989. Resource partitioning between sexes in white-tailed deer. Journal of Wildlife Management 53:277–283.

Miquelle, D. G., J. M. Peek, and V. Van Ballenberghe. 1992. Sexual segregation in Alaskan moose. Wildlife Monographs 122:1–57.

Molvar, E. M., and R. T. Bowyer. 1994. Costs and benefits of group living in a recently social ungulate: the Alaskan moose. Journal of Mammalogy 75:621–630.

Molvar, E. M., R. T. Bowyer, and V. Van Ballenberghe. 1993. Moose herbivory, browse quality and nutrient cycling in an Alaskan treeline community. Oecologia 65:51–57.

Mooring, M. S., et al. 2003. Sexual segregation in desert bighorn sheep (*Ovis canadensis mexicana*). Behaviour 140:183–207.

Weckerly, F. W. 1998. Sexual size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. Journal of Mammalogy 79:33–52.

Weckerly, F. W. 2001. Are large male Roosevelt elk less social because of aggression? Journal of Mammalogy 82:414–421.

Weckerly, F. W., M. A. Ricca, and K. P. Meyer. 2001. Sexual segregation in Roosevelt elk: cropping rates and aggression in same-sex groups. Journal of Mammalogy 82:825–835.

utilization in birds. Condor 68:113–151.

Spaeth, D. F., R. T. Bowyer, T. R. Stephenson, and P. S. Barboza. 2004. Sexual segregation in moose *Alces alces*: an experimental manipulation of foraging behaviour. Wildlife Biology 10:59–72.

Spaeth, D. F., K. J. Hundertmark, R. T. Bowyer, P. S. Barboza, T. R. Stephenson, and R. O. Peterson. 2001. Incisor arcades of Alaskan moose: is dimorphism related to sexual segregation? Alces 37:217–226.

Stewart, K. M., R. T. Bowyer, J. G. Kie, N. J. Cimon, and B. K. Johnson. 2002. Temporospatial distributions of elk, mule deer, and cattle: resource partitioning and competitive displacement. Journal of Mammalogy 83:229–244.

Stewart, K. M., R. T. Bowyer, J. G. Kie, B. L. Dick, and M. Ben-David. 2003a. Niche partitioning among mule deer, elk, and cattle: do stable isotopes reflect dietary niche? Écoscience 10: 297–302.

Stewart, K. M., T. E. Fulbright, D. L. Drawe, and R. T. Bowyer. 2003b. Sexual segregation in white-tailed deer: responses to habitat manipulations. Wildlife Society Bulletin 31:1210–1217.

Temeles, E. J., I. L. Pan, J. L. Brennan, and J. N. Horwitt. 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. Science 289:441–443.

Wielgus, R. B., and F. L. Bunnell. 1994. Sexual segregation and female grizzly bear avoidance of males. Journal of Wildlife Management 58:405–413.

Williams, G. C. 1966. Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Submitted 26 March 2004. Accepted 4 August 2004.