Tester la ségrégation et l'agrégation sexuelles : les anciennes méthodes sont les meilleures

Testing sexual segregation and aggregation: old ways are best

Christophe Bonenfant, Jean-Michel Gaillard, Anne Loison, Manuela Royer, Daniel Chessel

▶ To cite this version:

Christophe Bonenfant, Jean-Michel Gaillard, Anne Loison, Manuela Royer, Daniel Chessel. Testing sexual segregation and aggregation: old ways are best. Ecology, 2007, 88 (12), pp.3202-3208. 10.1890/07-0129.1 . hal-01107529

Résumé

L'étude de la ségrégation sexuelle a fait l'objet d'une attention croissante au cours des deux dernières décennies. Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer l'existence de la ségrégation sexuelle, telles que « l'hypothèse du risque de prédation », « l'hypothèse de la sélection du fourrage » et « l'hypothèse du budget d'activité ». **Cependant**, il est difficile de vérifier quelle hypothèse explique la ségrégation sexuelle en raison de l'absence de consensus sur une mesure formelle de la ségrégation sexuelle. En utilisant une dérivation du célèbre chi carré (appelé SSAS au lieu des coefficients de ségrégation existants), nous proposons un moyen fiable de tester la variation temporelle de la ségrégation et de l'agrégation sexuelles, même dans les cas où une grande proportion d'animaux sont observés seuls. Une procédure de randomisation permet de tester l'hypothèse nulle d'indépendance des distributions des mâles et des femelles entre les groupes. L'utilité du SSAS dans l'étude de la ségrégation sexuelle est démontrée à l'aide de trois études de cas sur des populations d'ongulés appartenant à des espèces ayant des cycles de vie et des schémas de regroupement annuels contrastés (isard, cerf élaphe et chevreuil). Les coefficients de ségrégation existants n'étaient pas fiables, car pour une valeur donnée, la ségrégation sexuelle pouvait se produire ou non. **De même**, les coefficients de ségrégation existants donnaient de mauvais résultats lorsque les mâles et les femelles s'agrégeaient. Le nouveau SSAS n'était pas sujet à de telles limitations et permettait de tirer des conclusions claires quant à la ségrégation, l'agrégation ou le simple mélange aléatoire des mâles et des femelles, applicables à toutes les espèces.

Mots-clés : *Capreolus capreolus ; Cervus elaphus* ; Chi-carré ; Isard ; Cerf élaphe ; Chevreuil ; *Rupicapra pyrenaica*, Agrégation sexuelle ; Coefficient de ségrégation ; Ségrégation sexuelle.

INTRODUCTION

L'étude de la ségrégation sexuelle (Darwin 1859, 1871), c'est-à-dire la séparation des mâles et des femelles par habitat, spatialement ou socialement en dehors de la saison de reproduction (MacCullough et al. 1989), a fait l'objet d'une attention croissante au cours des deux dernières décennies (Bowyer 2004). Ce phénomène semble être courant chez un grand nombre d'espèces animales (Bleich et al. 1997, Ruckstuhl et Neuhaus 2005). Plusieurs hypothèses non

exclusives ont été proposées pour expliquer la ségrégation sexuelle (Bon et Campan 1996, Bowyer 2004, Ruckstuhl et Kokko 2002). Parmi celles-ci, on trouve « **l'hypothèse du risque de prédation** » (Bleich et al. 1997, Bowyer 1984, Miquelle et al. 1992), « **l'hypothèse de la sélection du fourrage** » (Clutton-Brock et al. 1987, Staines et al. 1982) et « **l'hypothèse du budget d'activité** » (Ruckstuhl 1998, Ruckstuhl et Neuhaus 2000) sont les plus fréquemment mentionnées (Bowyer 2004). **Cependant**, la mesure dans laquelle l'une ou l'autre de ces hypothèses peut expliquer la plupart des situations observées reste incertaine (Mooring et Rominger 2004 vs. Neuhaus et Ruckstuhl 2004 ; Ruckstuhl et Neuhaus 2002 vs. Yearsley et Pérez-Barbéria 2005).

La confusion autour de la terminologie relative à la ségrégation sexuelle (Barboza et Bowyer 2000, Bowyer 2004, Bowyer et al. 1996, Main et al. 1996) et l'absence de mesure générale de la ségrégation sexuelle entravent notre capacité à découvrir les mécanismes qui régissent l'évolution de la ségrégation sexuelle. Par exemple, alors que Conradt (1998) a passé en revue trois méthodes potentielles pour quantifier la ségrégation sexuelle, d'autres mesures auraient pu être utilisées, telles que la distance d'Edwards (Edwards 1971), l'indice de chevauchement (« D2 », Manly 2005) ou la distance de Nei (Nei 1972). L'utilisation d'un si grand nombre d'indices basés sur des mesures différentes a empêché toute comparaison fiable entre les espèces ou entre les populations, malgré le rôle potentiellement essentiel de ces comparaisons pour notre compréhension globale de l'évolution de la ségrégation sexuelle (Mysterud 2000).

Dans le but de développer une mesure formelle de la ségrégation, Conrad (1998) a proposé que l'écart entre la composition observée du groupe par sexe et une association aléatoire d'animaux constitue une définition objective de la ségrégation sexuelle. Le « **coefficient de ségrégation** » (CS) qui en résulte fournit une mesure supposée indépendante des variations stochastiques telles que le rapport des sexes, la taille du groupe ou le nombre d'observations. Il devrait également permettre de différencier l'importance relative de la ségrégation sociale, de la ségrégation spatiale et de la ségrégation liée à l'habitat (Bon 1991, Conradt 1998). Malgré ses propriétés intéressantes, le coefficient de ségrégation a rarement été utilisé (<10 utilisations rapportées sur environ 100 articles publiés par an depuis 2000), probablement en raison de sa formulation mathématique et de l'absence de logiciel permettant de le mettre en œuvre. **Cependant**, le coefficient de ségrégation (Conradt 1998) a récemment été critiqué comme étant inutilement conservateur, car il exclut les « groupes » composés d'animaux isolés (Bowyer 2004), qui pourraient être particulièrement importants chez certaines espèces. **Ainsi**, le coefficient de ségrégation est peu susceptible de quantifier de manière adéquate les variations annuelles des schémas de regroupement chez les espèces légèrement grégaires. **De plus**, le coefficient de ségrégation ne peut quantifier le degré d'agrégation de la même manière qu'il le fait pour le degré de ségrégation sexuelle (Conradt 1998, 1999). **Par conséquent**, le coefficient de ségrégation n'est peut-être pas aussi universellement applicable qu'on le pensait auparavant, de sorte que son utilisation reste controversée.

Nous préconisons ici l'utilisation de la statistique classique du chi carré, qui permet de tenir compte de ces problèmes et de tester de manière fiable l'évolution de la ségrégation et de l'agrégation sexuelles au fil du temps, même lorsqu'une grande partie des animaux sont solitaires. **En outre**, nous illustrons l'utilité de la statistique du chi carré et déterminons de manière fiable si la ségrégation et l'agrégation sexuelles se produisent ou non dans trois études de cas portant sur des populations d'ongulés présentant des schémas de regroupement

saisonniers contrastés. Nous suggérons qu'il pourrait en réalité être impossible de mesurer la ségrégation sexuelle et qu'il serait préférable de privilégier les tests de ségrégation et d'agrégation.

Développement du SSAS…

Coefficients de ségrégation existants…

Lien entre le coefficient de ségrégation et le SSAS…

Test de signification de la ségrégation ou de l'agrégation…

MATERIEL

Les modèles biologiques

Isard (*Rupicapra pyrenaica* Bonaparte), cerf élaphe (*Cervus elaphus* L.) et chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) ont une biologie et un comportement contrastés (Andersen et Linnell 1998, Clutton-Brock et al. 1982). Le cerf élaphe est une espèce très dimorphique avec une ségrégation marquée entre les sexes. Sur notre site d'étude, la masse corporelle habillée des cerfs élaphes mâles était supérieure de 30,4% à celle des femelles (respectivement 80,4 kg et 59,7 kg, Bonenfant et al. 2002). Une comparaison récente entre deux populations de cerfs élaphes (dont celle-ci) ayant des périodes de reproduction différentes suggère que les hypothèses du risque de prédation et du budget d'activité pourraient expliquer la ségrégation à différentes périodes de l'année (Bonenfant et al. 2004). **Contrairement** aux cerfs élaphes, les chevreuils sont plus solitaires et ne forment de petits groupes qu'en hiver (Bideau et al. 1983). Dans notre étude, les mâles étaient 7,2% plus grands que les femelles (masse corporelle moyenne de 26,1 kg et 24,3 kg). Bien que très peu d'études aient été menées sur la ségrégation sexuelle chez le chevreuil (mais voir Mysterud 1999), nous nous attendions à une ségrégation limitée en raison du léger dimorphisme de taille (Andersen et Linnell 1998). L'isard est un ongulé de montagne dont le dimorphisme sexuel en taille est **intermédiaire** entre celui du cerf élaphe et celui du chevreuil (Loison et al. 1999). Malgré son dimorphisme sexuel plutôt faible (masse corporelle moyenne de 24,7 kg pour les femelles et 25,8 kg pour les mâles, soit un dimorphisme de 6,7%), la ségrégation sociale et habitat des isards mâles et femelles a déjà été documentée dans les Alpes (Shank 1985).

Les données

Les données sur les trois espèces d'ongulés ont été collectées de manière continue de janvier à décembre par des agents de terrain de l'Office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS) en France (toutes disponibles sur : http://pbil.univ-lyon1.fr/R/donnees/).

L'ensemble de données sur le cerf élaphe comprend 677 observations de groupes effectuées dans la réserve nationale de La Petite Pierre (Bonenfant et al. 2002) entre 1980 et 1999. L'ensemble de données sur les chevreuils comprend 1 214 groupes observés dans le « Territoire d'Étude et d'Expérimentation » des Trois-Fontaines (Gaillard et al. 1993) en 1981 et 1982. L'ensemble de données sur les chamois comprend les observations annuelles de chamois dans les Bazès, soit un total de 265 groupes enregistrés (Loison et al. 2002, pour plus de détails) entre 1998 et 2000. Pour les trois sites d'étude, la composition des groupes a été recueillie quotidiennement, à pied ou en voiture. Le sexe et la classe d'âge de chaque

individu (jeune de l'année, jeune d'un an ou adulte) ont été enregistrés. Pour un mois donné, la composition des groupes de toutes les années a été regroupée, car nous ne disposons actuellement d'aucune preuve de changements annuels dans les schémas de ségrégation sexuelle (Bonenfant et al. 2004).

FIG. 2

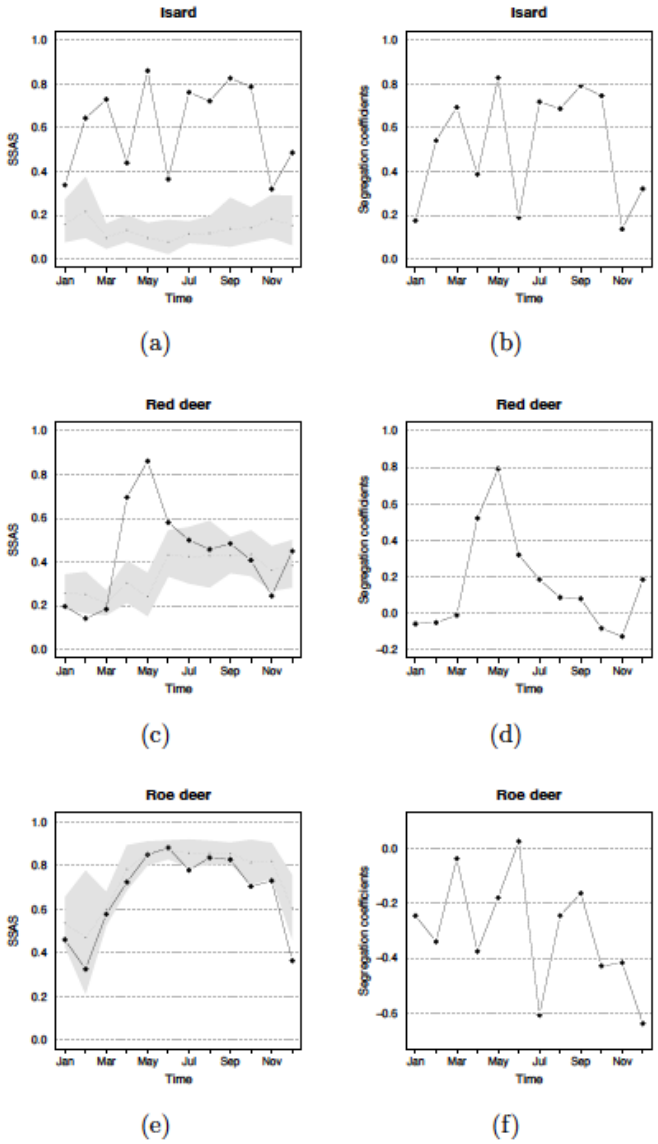


FIG. 2 : Modèles annuels de **ségrégation/agrégation** sexuelle chez l'isard (a-b), le cerf élaphe (c-d) et le chevreuil (e-f) testés à l'aide de l'indice de ségrégation et d'agrégation sexuelle (SSAS) (a, c, e) et tels qu'indiqués par le coefficient de ségrégation (b, d, f). Le SSAS indique une ségrégation ou une agrégation sexuelle significative si la valeur observée se situe respectivement au-dessus ou en dessous de la zone ombrée (avec un niveau d'erreur de 5%). Pour l'isard, la ségrégation sexuelle est élevée et significative pour chaque mois, tant selon le coefficient de ségrégation que selon le SSAS (a-b). Pour le cerf élaphe, une ségrégation sexuelle significative s'est produite d'avril à juillet, en plus d'une agrégation sexuelle significative en novembre, janvier et février (c), ce qui est similaire au schéma que nous avons observé avec le coefficient de ségrégation (d). En revanche, même si le SSAS (f) montre une structure saisonnière marquée du groupe chez le chevreuil, le coefficient de ségrégation ne suggère aucun schéma clair dans le temps et une agrégation sexuelle apparente, indiquée par des valeurs négatives. Une telle divergence s'explique par le fait que le coefficient de ségrégation ne tient pas compte des animaux solitaires (Conradt, 1998*b*).

RESULTATS

Lorsque nous avons effectué les analyses sur les **cerfs élaphes** à l'aide du SSAS pour chaque mois, nous avons observé une variation temporelle notable dans la ségrégation sexuelle, avec

une **ségrégation** significative survenant uniquement pendant 3 mois (avril, mai et juin) et une **agrégation** sexuelle survenant pendant 3 mois en hiver (novembre, janvier et février, Fig. 2c). La procédure de test SSAS nous a fourni une image plus informative de la variation temporelle dans la ségrégation sexuelle que le SC (Fig. 2d).

Les mâles et les femelles de **chevreuils** ne se sont pas ségrégués au cours d'aucun mois (tous les tests SSAS contre la ségrégation ont un $P > 0,05$). D'après les tests SSAS contre l'agrégation, les chevreuils en juillet et décembre ont montré une agrégation significative des sexes (Fig. 2e). Une fréquence élevée de groupes d'animaux isolés (78%) a été observée chez les chevreuils (taille moyenne des groupes : 1,27 ± 0,60). Au cours de onze mois sur douze, les valeurs négatives du SC suggéraient que les chevreuils mâles et femelles s'agglutinaient (Fig. 2f). **Cependant**, ce résultat est incorrect, car aucune ségrégation ni agglutination n'a pu être détectée, sauf pendant deux mois lors des tests avec le SSAS.

Malgré la nature grégaire de **l'isard** (taille moyenne du groupe : 7,84 ± 7,32), aucun regroupement des mâles et des femelles n'a été observé au cours des mois et la ségrégation sexuelle était **élevée** et significative tout au long de l'année (tous les tests SSAS ont un $P < 0,05$, Fig. 2a). Aucun individu solitaire n'a été observé chez l'isard. Par rapport au SC (Fig. 2b), seul le SSAS a permis de conclure clairement que la ségrégation sexuelle chez l'isard était significative tout au long de l'année.

DISCUSSION

Tester ou mesurer la ségrégation sexuelle ?

L'utilisation du SSAS ne permet pas de mesurer la ségrégation en soi, mais de tester la ségrégation et l'agrégation par rapport à une association aléatoire de mâles et de femelles. Définir une mesure de dépendance pour des données catégorielles est un problème général en statistique et « il n'existe peut-être pas de solution générale au problème de trouver une telle mesure » (Lancaster 1969, p. 239). Tout comme le χ^2, les valeurs SSAS ne peuvent pas être utilisées comme mesure de la force de la ségrégation sexuelle (Agresti 1990). Seul le test SSAS est pertinent et doit être utilisé comme règle de décision (association aléatoire vs. ségrégation ou agrégation).

La comparaison des valeurs SSAS n'a aucun sens si l'on n'estime pas les limites de confiance (CI) autour des valeurs observées pour tenir compte de la variance d'échantillonnage. **Cependant**, l'obtention de ces limites de confiance suppose que les propriétés de distribution des SSAS soient connues sous les hypothèses nulle et alternative. Sous H_0, N × SSAS suivrait une distribution χ^2 si les deux tailles d'échantillon sont grandes et si k (le nombre de groupes) est maintenu constant. Sous H_1, N × SSAS suivrait une distribution χ^2 non centrée dans deux conditions : (**1**) les tailles des échantillons sont grandes, et (**2**) une hypothèse détaillée dans l'annexe électronique 1 est remplie (Théorème 6). Cette deuxième hypothèse ne peut être vérifiée dans la pratique car le « groupe » n'est pas une étiquette fixe et varie dans le temps (Annexe électronique 1, Théorème 8). Cela empêche d'estimer l'IC autour des valeurs SSAS. **Par conséquent**, on ne peut conclure que la ségrégation est plus forte ou plus faible chez deux espèces différentes ou entre les mois pour une espèce donnée, en comparant simplement et directement les SSAS (par exemple, pour l'isard et le chevreuil). **Néanmoins**, nous démontrons ci-dessous que cette limitation vaut également pour le SC.

Plusieurs problèmes mathématiques compromettent la validité des coefficients de ségrégation (SC) et nous énumérons ici certains des plus importants. Bien qu'il soit présenté comme une mesure de la ségrégation sexuelle (Conradt 1998), le SC n'en est pas une. La valeur attendue du SC n'est pas 0, mais $-1/(N-1)$ (Annexe électronique 1, Corollaire 7) dans la formulation de Conradt (1998). **De même**, en utilisant la formule corrigée (Conradt 1999), la valeur attendue du SC n'est toujours pas égale à 0 et est mal définie sous H_0 (la somme sous la racine carrée peut prendre des valeurs négatives : Annexe électronique 1, Corollaire 7). **Par conséquent**, pour les deux formulations de SC, ne peut pas être pris comme référence pour une association aléatoire des sexes. **En outre**, contrairement au SASS qui est basé sur la différence entre la distribution observée et la distribution attendue des mâles et des femelles parmi les groupes sous H_0, la formulation SC ne nécessite pas les valeurs attendues du tableau de contingence. **Par conséquent**, un test de SC ne garantit pas un test contre une association aléatoire des sexes dans tous les cas (même avec une procédure de randomisation). **Enfin**, comme le montrent les valeurs SSAS, la comparaison de deux valeurs SC ne fournit aucune information sur une éventuelle différence de ségrégation sexuelle. **De plus**, l'exclusion des animaux solitaires peut donner des résultats erronés, comme conclure à tort à un modèle d'agrégation fallacieux, comme nous l'avons observé pour les chevreuils (Figures 2e-f). Il est clair que les deux formulations SC ne peuvent pas traiter de manière fiable les modèles d'agrégation ni être appliquées à des espèces légèrement grégaires.

Même si les valeurs SSAS et SC partagent des formulations mathématiques proches, leur utilisation pour évaluer les modèles biologiques diffère profondément. **Par conséquent**, nous préconisons un test basé sur les valeurs SSAS. Les connaissances biologiques sur la ségrégation et l'agrégation sexuelles sont mieux acquises avec la procédure de test SSAS qu'avec la SC. La plupart du temps, aucune conclusion ferme ne peut être tirée de la SC, car elle ne permet pas de distinguer une association aléatoire des sexes d'un véritable processus de ségrégation-agrégation. Par exemple, la valeur SC en juillet pour le cerf élaphe est de 0,20 (Fig. 2d), ce qui ne permet pas de conclure s'il y a ou non ségrégation sexuelle. Pour l'isard (Fig. 2b), on observe une valeur SC approximativement identique (0,20) en juin. Selon l'approche de Conradt (1998), la ségrégation sexuelle devrait être similaire chez les deux espèces (même valeur de SC : 0,2). **Cependant**, la ségrégation sexuelle ne se produit que chez l'isard, mais pas chez le cerf élaphe, comme l'a montré le test SSAS (Figures 2a-c). Ces divergences entre l'interprétation du SC et du SSAS soulignent l'importance de tester les schémas de groupe plutôt que de mesurer une valeur quelconque.

Interprétation biologique du SSAS

À l'aide du SSAS, nous avons mis en évidence trois processus radicalement différents chez trois espèces contrastées. Chez le **chamois**, la sociabilité a été observée tout au long de l'année et associée à une ségrégation sexuelle persistante. Ce modèle est cohérent et généralement décrit chez d'autres ongulés de montagne (mouton à grosses cornes, *Ovis canadensis* Shaw, et bouquetin, *Capra ibex* L., voir Ruckstuhl et Neuhaus 2000). La **sociabilité variait** selon la saison chez le **cerf élaphe**, avec une ségrégation importante pendant 3 mois et une agrégation importante pendant 3 mois, ce qui confirme la tactique anti-prédateurs, car la ségrégation ne se produisait que pendant la saison de mise-bas (Bonenfant et al. 2004). Nous avons confirmé la tendance **solitaire** des **chevreuils**, sauf en hiver où ils forment des

groupes plus importants (Bideau et al. 1983, Hewison et al. 1998). L'association entre les chevreuils mâles et femelles était principalement **aléatoire**, sauf pendant la période d'accouplement (juillet, voir Bramley 1970). **Ainsi**, les trois espèces présentaient trois modèles de regroupement différents et contrastés qu'une valeur moyenne n'aurait pas permis de révéler.

Il est tentant de comparer les valeurs SSAS pour une espèce donnée ou entre les espèces (par exemple, Bonenfant et al. 2004, Loe et al. 2006, Coulson et al. 2006), mais cela n'est pas recommandé. Les comparaisons entre espèces à l'aide de la procédure de test SSAS sont toutefois possibles en établissant une typologie des modèles de regroupement. Une telle classification est nécessaire en raison de la forte structure temporelle de la composition et de la taille des groupes (Bowyer 2004) et parce que le processus sous-jacent de ségrégation sexuelle diffère selon la structure sociale de l'espèce (par exemple, l'existence de groupes matrilinéaires). À l'aide du SSAS, on peut distinguer les espèces sexuellement ségréguées présentant une ségrégation complète tout au long de l'année (comme l'isard) des espèces présentant une ségrégation saisonnière (comme le cerf élaphe).

Conclusion

L'approche SSAS proposée offre aux biologistes une solution générale au problème de la détection de la ségrégation et de l'agrégation. Cette approche est applicable à toutes les espèces à n'importe quel moment de leur cycle de vie, et a déjà été proposée il y a plus de 100 ans. Nous soulignons que le SSAS est fourni avec une fonction prête à l'emploi (Annexe électronique 2) qui peut être exécutée dans le logiciel libre R (R Development Core Team 2006). La procédure de test SSAS actuelle évalue l'occurrence de la ségrégation-agrégation, c'est-à-dire qu'elle ne fait pas de distinction entre les composantes habitat et sociales de la ségrégation sexuelle. Comme le SSAS est basé sur la théorie χ^2, sa décomposition peut être calculée à l'aide d'outils statistiques adéquats tels que les décompositions du chi carré, les modèles log-linéaires (Agresti 1990) ou les analyses de correspondance où les descripteurs environnementaux peuvent être entrés comme variables explicatives. **Par conséquent**, toutes ces méthodes permettent de séparer la ségrégation sociale de la ségrégation liée à l'habitat ou d'étudier les effets du rapport des sexes ou de la densité sur le comportement de regroupement des animaux.

Literature Cited

Agresti, A., 1990. Categorical data analyses. Wiley – Interscience Publication, New-York.

Andersen, R. and J. D. C. Linnell, 1998. Ecological correlates of mortality of roe deer fawns in a predator-free environment. Canadian Journal of Zoology **76**:1217–1225.

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

Bideau, E., J. Vincent, and F. Maire, 1983. Evolution saisonnière de la taille de groupe chez le chevreuil en milieu forestier. Revue d'Ecologie – La Terre et la Vie **37**:161–169.

Bleich, V. C., T. R. Bowyer, and J. D. Wehausen, 1997. Sexual segregation in mountain sheep: Resources or predation? Wildlife Monographs **134**:3–50.

Bon, R., 1991. Social and spatial segregation of males and females in polygamous ungulates: proximate factors. In F. Spitz, G. Janeau, G. Gonzales, and S. Aulagnier, editors, *Ongulés/Ungulates 1991. Proceedings of the International Symposium Ongulés/Ungulates 1991*, pages 195–198, Paris. S. F. E. M. P. – I. R. G. M.

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

Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, F. Klein, and A. Loison, 2002. Sex- and age-dependent

effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. Ecography **25**:446–458.

Bonenfant, C., L. E. Loe, A. Mysterud, R. Langvatn, N. C. Stenseth, J. M. Gaillard, and F. Klein, 2004. Multiple causes of sexual segregation in European red deer: enlightenments from varying breeding phenology at high and low latitude. Proceedings of the Royal Society of London Series B **271**:883–892.

Bowyer, R. T., 2004. Sexual segregation in ruminants: Definitions, hypotheses, and implications for conservation and management. Journal of Mammalogy **85**:1039–1052.

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

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

Bramley, P., 1970. Territoriality and reproductive behaviour of roe deer. Journal of Reproduction and Fertility **S11**:43–70.

Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness, and S. D. Albon, 1982. Red deer : behavior and ecology of two sexes. University of Chicago Press, Chicago.

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 **211**:275–289.

Conradt, L., 1998. 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 feral Soay sheep. Animal Behaviour **57**:1151–1157.

Coulson, G., A. MacFarlane, S. Parsons, and J. Cutter, 2006. Evolution of sexual segregation in mammalian herbivores: kangaroos as a marsupial models. Autralian Journal of Zoology **54**:217–224.

Darwin, C., 1859. On the origin of species by means of natural selection or, the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.

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

Edwards, A., 1971. Distance between populations on the basis of gene frequencies. Biometrics **27**:873–881.

Gaillard, J.-M., D. Delorme, J.-M. Boutin, G. van Laere, B. Boisaubert, and R. Pradel, 1993. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting population. Journal of Animal Ecology **62**:778–791.

Hewison, A., J. Vincent, and D. Reby, 1998. The European roe deer: The biology of success, chapter Social organisation of European roe deer, pages 189–219. Scandinavian University Press, Oslo.

Lancaster, H. O., 1969. The Chi-squared distribution. Wiley Publications in Statistics, New York.

Loe, L., R. Irvine, C. Bonenfant, A. Stien, R. Langvatn, S. Albon, A. Mysterud, and N. Stenseth, 2006. Testing five hypotheses of sexual segregation in an arctic ungulate. Journal of Animal Ecology **75**:485–496.

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

Loison, A., C. Toïgo, J. Appolinaire, and J. Michallet, 2002. Demographic processes

in colonizing populations of isard (*Rupicapra pyrenaica*) and ibex (*Capra ibex*). Journal of Zoology **256**:199–205.

MacCullough, D., D. Hirth, and S. Newhouse, 1989. Resource partitionning between sexes in white-tailed deer. Journal of Wildlife Management **53**:277–283.

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.

Manly, B., 2005. Multivariate statistical methods: A primer. Champan & Hall, Boca Raton.

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

Mooring, M. and E. Rominger, 2004. Is the activity budget hypothesis the holy grail of sexual segregation? Behaviour **141**:521–530.

Mysterud, A., 1999. Seasonal migration pattern and home range of roe deer (capreolus capreolus) in an altitudinal gradient in southern norway. Journal of Zoology **247**:479–486.

Mysterud, A., 2000. Diet overlap among ruminants in Fennoscandia. Oecologia **124**:130–137.

Nei, M., 1972. Genetic distance between populations. American Naturalist **106**:283–.

Neuhaus, P. and K. Ruckstuhl, 2004. Can the activity budget hypothesis explain sexual segregation in desert bighorn sheep? Behaviour **141**:513–520.

Patefield, W., 1981. Algorithm AS159. An efficient method of generating r x c tables with given row and column totals. Journal of the Royal Statistical Society, Series C **30**:91–97.

Pearson, K., 1900. On the criterion that a given system deviations from the probable in the case of correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have risen from random sampling. Philosophical Magazine **50**:157–175.

R Development Core Team, 2006. R: A language and environment for statistical computing.

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

Ruckstuhl, K. and P. Neuhaus, 2005. Sexual segregation in vertebrates: Ecology of the two sexes. Cambridge University Press.

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

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

Ruckstuhl, K. E. and P. Neuhaus, 2002. Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society **77**:77–96.

Shank, C. C., 1985. Inter- and intra-sexual segregation of chamois (*Rupicapra rupicapra*) by altitude and habitat during summer. Zeitschrift für Saeugetierkunde **50**:117–125.

Staines, B. W., J. M. Crisp, and T. Parish, 1982. Differences in the quality of food eaten by red deer (*Cervus elaphus*) stags and hinds in winter. Journal of Applied Ecology **19**:65–77.

Yearsley, I. and F. Pérez-Barbéria, 2005. Does the activity budget hypothesis explain sexual segregation in ungulates? Animal Behaviour **69**:257–267.