# De vastes territoires mâles au sein d'une population à faible densité de chevreuils (*Capreolus capreolus*), où les femelles ont de petits domaines de vie

## Large male territories in a low-density population of roe deer *Capreolus capreolus* with small female home ranges

Atle Mysterud

Mysterud, A. 1998: Large male territories in a low-density population of roe deer *Capreolus capreolus* with small female home ranges. - Wildl. Biol. 4: 231-235.

**Résumé**

**Deux hypothèses** concernant la répartition des chevreuils dans les zones à **faible densité** pendant la saison de reproduction sont les suivantes : **1**) la taille du territoire des mâles est égale à celle du domaine vital des femelles, ou **2**) la taille du territoire des mâles est supérieure à celle du domaine vital des femelles. J'ai testé ces deux hypothèses à l'aide de données sur la taille des aires de répartition de neuf chevreuils femelles et sur la taille des territoires de 12 chevreuils mâles suivis par radiopistage durant les étés 1994 à 1996 dans la vallée de Lier, au sud de la Norvège. **L'hypothèse 1** n'a pas été confirmée, la taille du territoire des mâles s'avérant 1,5 à 1,9 fois supérieure à celle des aires de répartition des femelles après correction en fonction de l'altitude. Les résultats contradictoires présents dans la littérature concernant l'effet de la densité sur la taille du territoire des chevreuils mâles suggèrent que la densité à elle seule ne permet pas de prédire de manière satisfaisante l'espacement des chevreuils. Je présente l'hypothèse de la dispersion des femelles, qui suppose que lorsque la superficie occupée par les femelles diminue (en raison de niveaux de ressources élevés), le rapport coût-efficacité de la territorialité masculine augmente. **Ainsi**, la taille du territoire des mâles chevreuils, par rapport à celle du domaine vital des femelles, devrait être maximale lorsque les femelles sont réparties en unités spatiales locales et que leur domaine vital est relativement petit. Des observations comparatives menées au sein de deux populations à faible densité semblent corroborer cette hypothèse.

**Mots-clés** : *Capreolus capreolus*, domaine vital, système d'accouplement, chevreuil, organisation sociale, territorialité

## INTRODUCTION

Chez les mammifères, le succès reproductif des femelles est généralement limité par l'accès aux ressources, tandis que celui des mâles est limité par l'accès aux femelles (Trivers 1972, Davies 1991). La répartition spatiale des femelles reflète donc généralement la répartition spatiale et temporelle des ressources, tandis que la répartition des mâles pendant la saison de reproduction est davantage influencée par la répartition des femelles réceptives (par exemple, Ostfeld 1985, Ims 1987, 1988). Les systèmes d'espacement peuvent varier d'une population à l'autre au sein d'une même espèce, en fonction des différences de densité, ainsi que de la

taille du domaine vital des femelles et de leur répartition spatiale (Clutton-Brock 1989, Davies 1991).

Les chevreuils femelles (*Capreolus capreolus*) vivent en **solitaires** dans des zones non défendues pendant la saison de reproduction, tandis que les chevreuils mâles se sont révélés territoriaux sur l'ensemble de leur aire de répartition géographique, à des densités très variables (Bramley 1970, Strandgaard 1972, Ellenberg 1978, Cederlund 1983, Bar, Selas, Lund & Hjeljord 1991, Bideau, Gérard, Vincent & Maublanc 1993, Andersen, Linnell & Aanes 1995, Vincent, Bideau, Hewison & Angibault 1995, Johansson 1996). La territorialité représente probablement une stratégie d'accouplement (Wahlström 1994, Andersen et al. 1995, Cederlund & Liberg 1995, Johansson 1996), bien qu'aucune stratégie d'accouplement alternative à la territorialité n'ait été signalée.

L'effet de la densité sur la taille du territoire des mâles de chevreuil fait l'objet d'un débat. Deux études récentes n'ont montré aucun changement dans la taille du territoire lorsque la densité passait de moyenne à élevée (Andersen et al. 1995, Johansson 1996), tandis que deux autres ont suggéré que la taille du territoire des mâles, mais pas celle des domaines vitaux des femelles, diminuait avec l'augmentation de la densité (Ellenberg 1978, Vincent et al. 1995). Ellenberg (1978) a **toutefois** étudié une population clôturée et nourrie artificiellement sans recourir à la radiotélémétrie, et Vincent et al. (1995) ont rapporté des tailles de domaine annuels incluant également la saison non territoriale. Les effets de confusion potentiels liés à l'habitat n'ont pas été pris en compte.

Les données sur le système d'espacement des chevreuils dans les populations à faible densité (< 5 chevreuils/100 ha) se limitent à l'étude de Cederlund (1983) menée à Grimso, en Suède, où la taille des territoires et des aires de répartition pour les deux sexes était d'environ 95 ha. Il est donc nécessaire de disposer de plus d'informations sur l'espacement des chevreuils dans les zones à faible densité. J'ai donc cherché à déterminer si **1**) les territoires des mâles sont aussi vastes que les aires de répartition des femelles ou si **2**) les territoires des mâles sont plus vastes que les aires de répartition des femelles au sein d'une population à faible densité (3 à 5 chevreuils/100 ha : Mysterud 1993) en Norvège. J'aborde également deux autres hypothèses qui pourraient s'avérer nécessaires pour prédire les systèmes d'espacement des chevreuils dans les populations à faible densité. L'une d'entre elles intègre la dispersion des femelles, qui a jusqu'à présent été négligée dans la littérature consacrée aux systèmes d'espacement des chevreuils (ICINS).

**Zone d'étude**

La zone d'étude est située dans la vallée de Lier, dans le comté de Buskerud, au sud de la Norvège (entre 59°45' et 60°00' N et 10°05' et 10°20' O) et a été décrite en détail par Mysterud & Østbye (1995*a,b*). La zone est boisée et se situe dans la région boréonémorale (Abrahamsen, Jacobsen, Kalliola, Dahl, Wilborg & Pählsson 1977), mais à des altitudes plus basses, les peuplements forestiers sont entrecoupés de petits champs agricoles. La topographie est vallonnée, s'élevant du lac Holsfiorden, à 63 m d'altitude, jusqu'à plus de 500 m à une distance de 1,5 à 2,5 km du lac. Les cartes d'évaluation forestière de la zone indiquent clairement que la productivité diminue avec l'altitude. Les mâles de chevreuil défendent leur territoire d'avril/mai à août (A. Mysterud, données non publiées).

## MATERIEL et METHODES

Des chevreuils adultes (âgés de plus de 2 ans) ont été capturés à l'aide de pièges-caisses ou de filets entre février et mars, de 1994 à 1996, puis équipés de colliers émetteurs (émetteurs Televilt Int. AB, modèle TXE-3). Les chevreuils ont été suivis pendant trois étés consécutifs : 1994 (deux femelles et trois mâles), 1995 (cinq femelles et cinq mâles) et 1996 (deux femelles et quatre mâles), bien que chaque chevreuil n'ait été suivi que pendant un seul été. L'un des deux mâles de 2 ans équipés d'un collier n'était pas territorial, avec un domaine de 670 ha, et a été exclu de l'analyse. Cet individu a donc été suivi une année supplémentaire, et son aire de répartition à l'âge de trois ans a été incluse. Les positions radio ont été enregistrées à un intervalle moyen de 18 heures (à partir de 10 h) entre le 1er et le 25 juillet (un mâle et une femelle ont été suivis en juin 1995, mais la taille des aires de répartition était identique entre juin et juillet 1995 ; A. Mysterud, données non publiées). Le point de départ de l'itinéraire de suivi (d'une durée de 2 à 8 heures) a été choisi au hasard afin que chaque individu soit triangulé à toutes les heures, ce qui permet d'éviter tout biais.

Les tailles des aires de répartition ont été estimées à l'aide de la méthode du polygone convexe minimal (MCP-100) (Mohr 1947), du MCP « pelé » (MCP-95), en excluant 5% des observations les plus éloignées de la moyenne harmonique (Schoener 1981), et de la méthode du noyau (Worton 1989) avec l'isoligne à 90%. Le logiciel RANGES IVm a été utilisé pour tous les calculs. Le choix des méthodes s'est inspiré des travaux d'Andreassen, Ims, Stenseth et Yoccoz (1993).

Les **deux hypothèses** concernant l'effet du sexe sur les différences de taille des domaines de répartition ont été testées. Les estimations du domaine de répartition MCP-95 ont été utilisées comme variable de réponse, car le MCP-95 présente une meilleure stabilité lorsque le nombre de points de repère augmente que le MCP-100 (A. Mysterud, données non publiées). Les estimations du MCP-95 étaient proches, en termes de taille, des estimations du noyau à 90% (voir ci-dessous). Trente points de localisation ont été utilisés, car il s'agit d'une norme recommandée (Kenward 1987). J'ai simultanément contrôlé les effets possibles de l'année (par exemple, la densité, la température, la productivité) et de l'altitude (voir la description de la zone d'étude).

## RESULTATS

Les territoires des mâles étaient plus vastes que les aires de répartition des femelles (ANCOVA, N = 21, $r^2$ = 0,756, F = 5,502, df = 1, P = 0,044). La taille du domaine augmentait avec l'altitude (F = 15,851, df = 1, P = 0,003), mais aucune différence n'a été observée entre les années (F = 1,096, df = 2, P = 0,375). Aucune des interactions n'était significative (sexe * altitude : F = 0,383, df = 1, P = 0,551 ; sexe * année : F = 0,415, df = 2, P = 0,672 ; altitude * année : F = 1,154, df = 2, P = 0,358 ; sexe × altitude × année : F = 0,406, df = 2, P = 0,678). Les observations de mâles adultes chassant des mâles plus jeunes justifient que les aires de répartition des mâles soient qualifiées de territoires : les territoires des 12 **mâles** territoriaux s'étendaient en moyenne sur 105,4 ha (intervalle : 41,4 – 292,3 ha), tandis que les aires de répartition des **femelles** s'étendaient en moyenne sur 49,5 ha (N = 9, intervalle : 5,6 – 119,8 ha), telles que mesurées par le MCP-95. La taille des aires de répartition des mâles et des femelles était respectivement de 60,7 ha (N = 7) et 32,0 ha (N = 7 ; rapport de 1,9) à basse altitude (en dessous de 250 m au-dessus du niveau de la mer), et de 167,8 (N

= 5) et 110,8 (N = 2 ; rapport de 1,5) à haute altitude (au-dessus de 250 m d'altitude), respectivement. Les tailles moyennes des territoires des mâles et des femelles étaient respectivement de 138,8 et 85,6 ha selon le MCP-100, et de 119,9 ha et 55,7 ha selon l'estimation du noyau à 90%.

Le **chevauchement** entre les territoires adjacents de mâles (N = 3), mesuré par la méthode MCP-95, s'élevait en moyenne à 0,1% (0-0,3%). Un seul cas d'excursion d'une femelle pendant la période du rut a été enregistré (sensu Andersen et al. 1995, Cederlund & Liberg 1995, Johansson 1996). Cette femelle a été repérée à 5,9 km en dehors de son domaine vital habituel le 13 juillet 1994 (les 11 juin et 13 août, cette même femelle s'était également déplacée vers cette même zone principale, A. Mysterud, données non publiées). Elle est partie pendant la nuit et est revenue la nuit suivante.

## DISCUSSION

La taille des territoires des chevreuils femelles rapportée dans mon étude est assez proche de celle observée dans une étude menée dans une zone à densité moyenne à élevée, comptant 10 chevreuils pour 100 ha, plus au sud en Norvège (Bjar et al. 1991). La taille du domaine vital des femelles varie peu en fonction de la densité (Ellenberg 1978, Vincent et al. 1995, Tufto, Andersen & Linnell 1996) et reflète principalement des **différences de qualité** du domaine vital (Bobek 1977, Wahlström & Kjellander 1995, Tufto et al. 1996). La taille des territoires dans mon étude est restée stable d'une année à l'autre, ce qui indique une densité stable pendant la période d'étude.

**L'hypothèse** selon laquelle les territoires des mâles auraient une taille égale à celle des domaines vitaux des femelles pendant la saison de reproduction dans les zones à faible densité (Cederlund 1983) n'a pas été confirmée. **En revanche**, les résultats de la présente étude ont corroboré l'hypothèse selon laquelle les mâles défendent des territoires plus vastes que les domaines vitaux des femelles au sein d'une population à faible densité. **Toutefois**, l'ampleur de cette différence s'est avérée étonnamment importante (un rapport pouvant atteindre 1,9, contre 1,5 rapporté par Vincent et al. (1995) pour une densité de 5 à 7 chevreuils/100 ha), surtout si on la compare au rapport de 1,0 observé dans l'étude de Grimsö en Suède (Cederlund 1983), qui faisait état d'une densité de 3 à 4 chevreuils/100 ha, comparable à celle de 3 à 5 chevreuils /100 ha observée à Lier, en Norvège (Mysterud 1993). Grimsö et Lier sont toutes deux situées dans des zones boisées. Je suggère donc que deux hypothèses différentes, bien que non mutuellement exclusives, puissent être utilisées pour prédire l'espacement entre les mâles à faible densité : **1**) l'hypothèse de la densité des mâles (Johansson 1996) et **2**) l'hypothèse de la dispersion des femelles (Clutton-Brock 1989).

### L'hypothèse de la densité des mâles

L'hypothèse de la densité des mâles stipule que la taille du territoire des mâles augmente lorsque la densité des mâles, et non la densité en soi, diminue (Johansson 1996). Le rapport des sexes peut varier d'une population à l'autre en raison de niveaux différents (i) de prédation des faons, favorisant les mâles, par le renard roux *Vulpes vulpes* (Aanes & Andersen 1996) ou (ii) de chasse sélective des mâles par l'homme. **Cependant**, il semble que cette hypothèse ne puisse à elle seule expliquer la différence de système d'espacement observée dans les zones d'étude de Grimsd et de Lier. Tant dans la zone d'étude de Grimsö en Suède (Cederlund

1983) que dans la vallée de Lier en Norvège (la présente étude), des renards étaient présents pendant la durée de l'étude (Lindström, Andrén, Angelstam, Cederlund, Hörnfeldt, Jäderberg, Lemnell, Martinsson, Sköld & Swenson 1994 ; A. Mysterud, obs. pers.). **De plus**, compte tenu des traditions cynégétiques similaires en Suède et en Norvège (la saison de chasse des mâles est plus longue d'un mois que celle des femelles dans les deux pays), il n'y a aucune raison de penser que les différences de pression cynégétique soient suffisamment importantes pour entraîner des rapports de sexe différents dans les deux zones.

**L'hypothèse de la dispersion des femelles**

L'hypothèse de la dispersion des femelles part du principe que la rentabilité de la territorialité des mâles augmente à mesure que les zones occupées par les femelles diminuent en raison de niveaux de ressources plus élevés (Clutton-Brock 1989). Certaines données étayant cette hypothèse peuvent être observées chez d'autres ongulés :

**a**) Au sein des Reduncinae (kobs *Kobus kob*, lechwe Kobus leche, cob à croissant *Kobus defassa* et cob des roseaux *Redunca arundinum*), la taille du territoire (de reproduction) des mâles est maximale lorsque les populations de femelles sont réparties en sous-unités spatiales locales et que l'étendue du domaine des femelles est relativement réduite (Clutton-Brock 1989) ;

**b**) La territorialité a été observée comme une stratégie d'accouplement alternative chez certaines populations Espagnoles de cerfs élaphes (*Cervus elaphus*) (Carranza, Alvarez & Redondo 1990) ; elle est considérée comme plus coûteuse que la défense des femelles (en termes de confrontations agressives) et est corrélée à la présence de zones de nourriture de haute qualité (Carranza, Fernandez-Llario & Gomendio 1996) ;

**c**) **De même**, chez l'antilocapre (*Antilocapra americana*), la territorialité des mâles est corrélée à une forte densité de ressources (Maher 1994).

Les observations de différents systèmes d'espacement des chevreuils à faible densité dans les zones d'étude de Lier et de Grimso semblent également corroborer cette hypothèse ; les domaines vitaux des femelles à Grimso (Cederlund 1983) étaient environ deux fois plus grands que la taille moyenne de ceux de la vallée de Lier. Le regroupement spatial des femelles, tel que rapporté chez les Reduncinae (voir a) ci-dessus), est susceptible de se produire dans les populations de chevreuils maintenues en dessous de leur capacité de charge, car la dispersion des femelles est faible à de faibles densités de population (Wahlström & Liberg 1995) et parce que les filles s'installent dans des domaines vitaux adjacents à ceux de leurs mères (Bjar et al. 1991). Je suggère donc que l'hypothèse de la dispersion des femelles — combinant une faible densité de population (mesure des intrus, des coûts) et des territoires féminins restreints et regroupés (en raison de l'abondance des ressources, des avantages) — puisse expliquer les différences d'espacement observées chez les chevreuils mâles entre cette étude et celle de Grimsö.

Une **hypothèse sous-jacente** tant à l'hypothèse de la densité masculine qu'à celle de la dispersion des femelles est que le détenteur du territoire tire des avantages d'un territoire de grande taille. **Cependant**, Johansson (1996) n'a constaté aucune augmentation du succès reproductif avec l'augmentation de la taille du territoire au sein d'une population à forte densité en Suède.

Cela ne constitue toutefois pas une raison suffisante pour rejeter ces deux hypothèses, car cette relation négative dépendait probablement d'une valeur aberrante (O. Li-berg, comm. pers.), et l'étude a été menée au sein d'une population à forte densité. Bien que la taille de l'échantillon de mon étude ait été réduite, mes résultats suggèrent que les grands territoires constituent une stratégie efficace à Lier, puisqu'une seule femelle (11,1%, N = 9) a effectué une sortie pendant le rut (vraisemblablement pour rendre visite à un autre mâle), contre 30 à 50% des femelles dans les populations à forte densité (Andersen et al. 1995, Johansson 1996). D'autres hypothèses doivent être avancées pour expliquer pleinement la taille stable des territoires et les chevauchements croissants de ceux-ci lorsque la densité de population passe de moyenne à élevée (10 à 40 chevreuils/100 ha, Andersen et al. 1995 ; 10 à 25 chevreuils/100 ha, Johansson 1996). Je suggère que les changements de taille des territoires et les changements de chevauchement se produisent selon une **séquence** : la taille des territoires des mâles diminue lorsque la densité de population passe de faible à moyenne (en fonction de la taille de l'aire de répartition des femelles et de leur dispersion), tandis que lors du passage d'une densité moyenne à une densité élevée, la taille des territoires reste stable mais le degré de chevauchement des territoires augmente.

**Remerciements** – Je remercie Rolf Anker Ims, Ivar Mysterud, Carole Toïgo, Jerry Thomas Warren, Bivind Ostbye et un évaluateur anonyme pour leurs précieux commentaires sur une version antérieure du manuscrit, ainsi que Tom Einar Overby pour son aide lors de la capture des animaux. Cette étude a bénéficié de subventions du Conseil Norvégien de la recherche (NFR), et le financement des travaux de terrain a été assuré par le Viltfondet au niveau central (Direction de la gestion de la nature) ainsi que par les autorités départementales des comtés de Buskerud, Hedmark, Oppland, Telemark et Vestfold.

## References

Aanes, R. & Andersen, R. 1996: The effects of sex, time of birth, and habitat on the vulnerability of roe deer fawns to red fox predation. - Canadian Journal of Zoology 74: 1857-1865.

Abrahamsen, J., Jacobsen, N.K., Kalliola, R., Dahl, E., Wilborg, L. & Påhlsson, L. 1977: Naturgeografisk regioninndeling av Norden. - Nordiska Utredningar Series B 34: 1-135. (In Norwegian).

Andersen, R., Linnell, J.D.C. & Aanes, R. 1995: Rådyr i kulturlandskapet. (In Norwegian with English summary: Roe deer in a cultural landscape). - Fagrapport NINA 010, 80 pp.

Andreassen, H.P., Ims, R.A., Stenseth, N.C. & Yoccoz, N.G. 1993: Investigating space use by means of radiotelemetry and other methods: a methodological guide. - In: Stenseth, N.C. & Ims, R.A. (Eds.); The biology of lemmings. The Linnean Society of London, London, pp. 589-618.

Bideau, E., Gerard, J.F., Vincent, J.P. & Maublanc, M.L. 1993: Effects of age and sex on space occupation by European roe deer. - Journal of Mammalogy 74: 745-751.

Bjar, G., Selås, V., Lund, L.O. & Hjeljord, O. 1991: Movements and home range dynamics of roe deer, Capreolus capreolus L., in southeastern Norway. - Fauna norvegica Series A 12: 12-18.

Bobek, B. 1977: Summer food as the factor limiting roe deer population size. - Nature 268: 47-49.

Bramley, P.S. 1970: Territoriality and reproductive behaviour of roe deer. - Journal of Reproductive Fertility, Supplement 11: 43-70.

Carranza, J., Alvarez, F. & Redondo, T. 1990: Territoriality as a mating strategy in red deer. - Animal Behaviour 40: 79-88.

Carranza, J., Fernandez-Llario, P. & Gomendio, M. 1996: Correlates of territoriality in rutting red deer. - Ethology 102: 793-805.

Cederlund, G. 1983: Home range dynamics and habitat selection by roe deer in a boreal area in central Sweden. - Acta Theriologica 28: 443-460.

Cederlund, G. & Liberg, O. 1995: Rådjuret. Viltet, ekologin och jakten. - Svenska Jägareforbundet, Solna, 301 pp. (In Swedish).

Clutton-Brock, T.H. 1989: Mammalian mating systems. - Proceedings of the Royal Society of London Series B 236: 339-372.

Davies, N.B. 1991: Mating systems. - In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (Eds.); Behavioural Ecology, an evolutionary approach. Blackwell Scientific publication, London, pp. 263-294.

Ellenberg, H. 1978: Zur Populationsökologie des Rehes (Capreolus capreolus L., Cervidae) in Mitteleuropa. (In German with English summary: On the population ecology of roe deer (Capreolus capreolus L., Cervidae) in central Europe). - Spixiana, Supplement 2: 1-211.

Ims, R.A. 1987: Responses in the spatial organization and behaviour to manipulations of the food resource in the vole Cletrionomys rufocanus. - Journal of Animal Ecology 56: 585-596.

Ims, R.A. 1988: Spatial clumping of sexually receptive females induces space sharing among male voles. - Nature 335: 541-543.

Johansson, A. 1996: Territorial dynamics and marking behaviour in male roe deer. - PhD thesis, University of Stockholm, 44 pp.

Kenward, R. 1987: Wildlife radio tagging. - Academic Press, London.

Lindström, E.R., Andrén, H., Angelstam, P., Cederlund, G., Hörnfeldt, B., Jäderberg, L., Lemnell, P-A., Martinsson, B., Sköld, K. & Swenson, J. 1994: Disease reveals the predator: sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. - Ecology 75: 1042-1049.

Maher, C.R. 1994: Pronghorn male spatial organization: population differences in degree of nonterritoriality. - Canadian Journal of Zoology 72: 455-464.

Mohr, C.O. 1947: Table of equivalent populations of North American small mammals. - American Midland Naturalist 37: 223-249.

Mysterud, A. 1993: Rådyrets (Capreolus capreolus) liggeplasser og leieatferd om vinteren. - M.Sc. thesis, University of Oslo, 93 pp. (In Norwegian).

Mysterud, A. & Østbye, E. 1995a: Bed-site selection by European roe deer (Capreolus capreolus) in southeastern Norway during winter. - Canadian Journal of Zoology 73: 924-932.

Mysterud, A. & Østbye, E. 1995b: Roe deer Capreolus capreolus feeding on yew Taxus baccata in relation to bilberry Vaccinium myrtillus density and snow depth. - Wildlife Biology 1: 249-253.

Ostfeld, R.S. 1985: Limiting resources and territoriality in microtine rodents. - American Naturalist 126: 1-15.

Schoener, T.W. 1981: An empirically based estimate of home range. - Theoretical Population Biology 20: 281-325.

Strandgaard, H. 1972: The roe deer (Capreolus capreolus) population at Kalø and the factors regulating its size. - Danish Review of Game Biology 7 (1): 1-205.

Trivers, R.L. 1972: Parental investment and sexual selection. - In: Campbell, B. (Ed.); Sexual selection and the descent of man. Aldine Press, Chicago, pp. 136-179.

Tufto, J., Andersen, R. & Linnell, J.D.C. 1996: Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. - Journal of Animal Ecology 65: 715-724.

Vincent, J.P., Bideau, E., Hewison, A.J.M. & Angibault, J.M. 1995: The influence of increasing density on body weight, kid production, home range and winter grouping in roe deer (Capreolus capreolus). - Journal of Zoology 236: 371-382.

Wahlström, L.K. 1994: The significance of male-male aggression for yearling dispersal in roe deer (Capreolus capreolus). - Behavioral Ecology and Sociobiology 35: 409-412.

Wahlström, L.K. & Kjellander, P. 1995: Ideal free distribution and natal dispersal in female roe deer. - Oecologia 103: 302-308.

Wahlström, L.K. & Liberg, O. 1995: Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (Capreolus capreolus). - Journal of Zoology 235: 455-467.

Worton, B.J. 1989: Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. - Ecology 70: 164-168.