



INRAE



UNIVERSITÉ
TOULOUSE III
PAUL SABATIER



Des causes purement sociales peuvent-elles générer une ségrégation sexuelle entre habitats ?

Valérian Petit

Laboratoire d'accueil : Comportement et Écologie de la Faune Sauvage

Encadrant : Jean-François Gérard

**Stage réalisé dans le cadre du module Initiation à la Recherche, Master
1 Biodiversité, Écologie et Evolution, 2020-2021**

Sommaire

Résumé	1
Abstract	1
1.Introduction	2
2.Matériels et méthodes	3
2.1.Modèle 1	5
2.2.Modèle 2	6
2.3.Modèle 3	7
2.4.Modèle 4	7
3.Résultats	7
3.1.Modèle 1	7
3.2.Modèle 2	9
3.3.Modèle 3	10
3.4.Modèle 4	11
4.Discussion	14
5.Bibliographie	16

Résumé

Chez les grands herbivores, en dehors de la période de rut, les mâles et femelles adultes ont tendance à former des groupes distincts et peuvent également occuper des habitats différents. Les causes de cette ségrégation des sexes restent discutées.

En s'inspirant du cas du Cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), quatre modèles de formation de groupes sur un espace explicite en deux dimensions incluant un milieu fermé et un milieu ouvert, ont été développés. Dans le premier modèle, les groupes se déplacent avec une probabilité constante, peuvent éclater, et fusionnent quand ils sont à portée de vue. Dans le second modèle, la probabilité de déplacement n'est plus constante, mais diminue avec la taille du groupe. Dans le troisième modèle, tous les individus sont des femelles qui s'évitent les unes les autres. Le quatrième modèle inclut à la fois des femelles se comportant comme dans le troisième modèle et des mâles se comportant comme dans le second.

La simulation des modèles nous permet de générer une ségrégation sexuelle entre habitats en l'absence de toute préférence individuelle pour l'un ou l'autre des deux milieux.

Abstract

In large herbivores, outside the rutting period, adult males and females tend to make up distinct groups and may also occupy different habitats. The causes of this sexual segregation remain a matter of debate.

Based on the case of the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), four models of group formation over an explicit two-dimensional space including both a closed and an open habitat were developed. In the first model, groups move with a constant probability, can break up, and merge with the sighted groups. In the second model, the probability of moving is no longer a constant, but decreases as group size increases. In the third model, all the individuals are females that avoid each other. The fourth model includes both females behaving as in the third model and males behaving as in the second model. The models' simulation allows sexual segregation between habitats to be obtained without any individual preference for one of the two habitats.

1.Introduction

La ségrégation sexuelle est un phénomène répandu chez les vertébrés (Ruckstuhl et Neuhaus 2005) et tout particulièrement chez les grands herbivores : en dehors des périodes de rut, les femelles et mâles adultes de nombreuses espèces sont fréquemment observés dans des groupes distincts et/ou des habitats différents (Ruckstuhl & Neuhaus 2000, MacFarlane & Coulson 2005b).

Les causes de ce phénomène restent discutées, certains auteurs privilégiant des hypothèses impliquant des différences entre mâles et femelles dans le choix des habitats (Main et al. 1996, Barboza & Bowyer 2000, Mason et al. 2017), d'autres privilégiant des hypothèses impliquant des mécanismes sociaux (Bon & Campan 1996, MacFarlane & Coulson 2009). A l'heure actuelle, on considère assez souvent que les deux types de causes sont à l'œuvre. En utilisant le "coefficient de ségrégation" élaboré par Conradt (1998) ou la "statistique de ségrégation et d'agrégation sexuelle" développée par Bonenfant et al. (2007), plusieurs études de terrain ont en effet montré que les adultes des deux sexes ont tendance à utiliser des habitats différents, ainsi qu'à former des groupes distincts dans ces différents habitats (Conradt 1999, Bon et al. 2001, Bonenfant et al 2004, MacFarlane & Coulson 2005a, Villerette et al. 2006, Singh et al. 2010, Bourgoïn et al. 2018, Crampe et al. 2021).

Face à de tels résultats, il est toujours possible d'imaginer que la description des habitats n'est pas assez précise ou pertinente, et qu'avec une meilleure description, la tendance des femelles et mâles adultes à former des groupes distincts apparaîtrait finalement comme une ségrégation entre habitats. Mais inversement, on peut se demander si le fait que les deux sexes utilisent des habitats différents ne peut pas être dû à des interactions sociales.

Chez le Cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) par exemple, deux types de groupes sont communément observés en dehors du rut : d'une part, de petits groupes de mâles adultes ; d'autre part, des "groupes familiaux" composés d'une unique femelle adulte, de ses jeunes de l'année et éventuellement de ceux de l'année précédente (Marchinton & Hirth 1984). Ces deux types de groupes sont observés aussi bien en forêt que dans les paysages incluant à la fois de la forêt et des prairies. Cependant, dans ce dernier cas, des groupes de mâles de plus grande taille se forment en milieu ouvert, tandis que les groupes familiaux restent majoritairement en milieu forestier (LaGory 1986, LaGory et al. 1991). On peut dès lors se demander si cette ségrégation sexuelle entre habitats n'est pas le résultat de deux mécanismes sociaux. Un premier mécanisme pourrait être un évitement de tout autre adulte

de la part des femelles. Les animaux se voyant à plus grande distance en milieu ouvert qu'en milieu fermé, cet évitement pourrait conduire les femelles à se concentrer en milieu forestier. Le second mécanisme est en relation avec la dynamique des groupes de mâles. Chez les grands herbivores, les groupes sont le plus souvent des entités non-permanentes, qui fusionnent et éclatent au fil des heures. Cette seule dynamique génère un accroissement de la taille moyenne des groupes avec l'ouverture de l'habitat (Gerard et al. 2002). Par ailleurs, plus la taille des groupes est importante, et plus la prise alimentaire devient l'activité dominante (LaGory 1986, Michelena & Deneubourg 2014), ce qui peut s'accompagner d'une réduction de la mobilité des groupes, comme Bardonnnet et al. (2012) l'observent chez le Chevreuil d'Europe (*Capreolus capreolus*). On peut dès lors se demander si une réduction de la mobilité des groupes avec leur taille ne peut pas favoriser la diffusion des animaux du milieu fermé vers le milieu ouvert, et donc leur concentration dans le milieu ouvert.

L'objectif de ce travail est de vérifier si ces hypothèses sont plausibles aux moyens de modèles informatiques et de simulations, autrement dit de vérifier si un évitement de la part des femelles et la dynamique de groupes évoquée ci-dessus pour les mâles peuvent conduire à une ségrégation entre habitats dans un espace incluant un milieu fermé et un milieu ouvert.

2. Matériels et méthodes

Afin de reproduire les déplacements d'animaux dans un espace en deux dimensions, différents modèles ont été réalisés avec le logiciel RStudio.

Dans tous les modèles, l'espace est représenté sous la forme d'un tableau de 50 lignes et de 100 colonnes. Chaque case correspond à un carré de 50 mètres de côté, ce qui donne une surface de 12,5 km² au total.

Le nombre indiqué dans une case correspond au nombre d'individus présents. Lorsque ce nombre est non nul, les individus présents sont considérés comme membres d'un même groupe. Lorsque ce nombre est nul, la case est considérée comme vide.

L'espace est périodique : un individu ou un groupe qui sort par un côté du tableau se retrouve dans la case opposée de l'autre côté du tableau comme le montre le schéma de la figure 1. Ceci permet d'éviter des effets sur les bordures du tableau avec des individus qui ne pourraient pas se déplacer dans n'importe quelle direction.

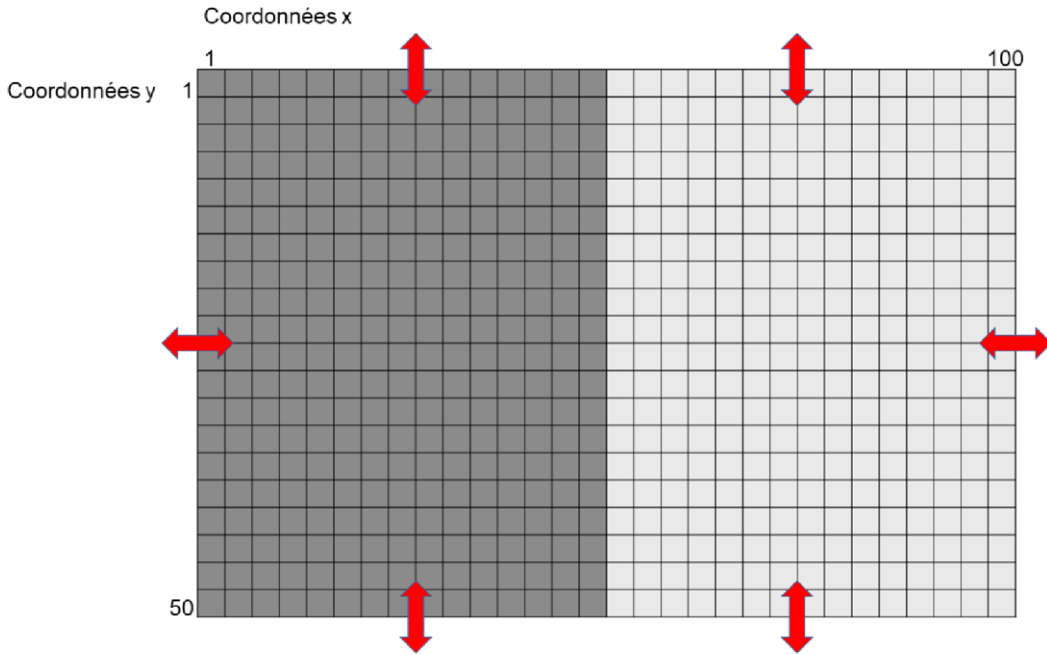


Figure 1. Représentation schématique de l'espace, la zone la plus foncée correspond à l'habitat fermé, la zone la plus claire est l'habitat ouvert

De plus, l'espace est divisé en deux surfaces égales, le milieu fermé et le milieu ouvert (figure 1). Les animaux dans une case du milieu fermé ne voient que le contenu de leur case. Dans le milieu ouvert, ils voient leur case ainsi que les 24 cases voisines si elles sont toutes dans le milieu ouvert. Le nombre total de cases perçues peut diminuer à 20 ou 15 selon la distance à la lisière comme le montre le schéma de la figure 2.

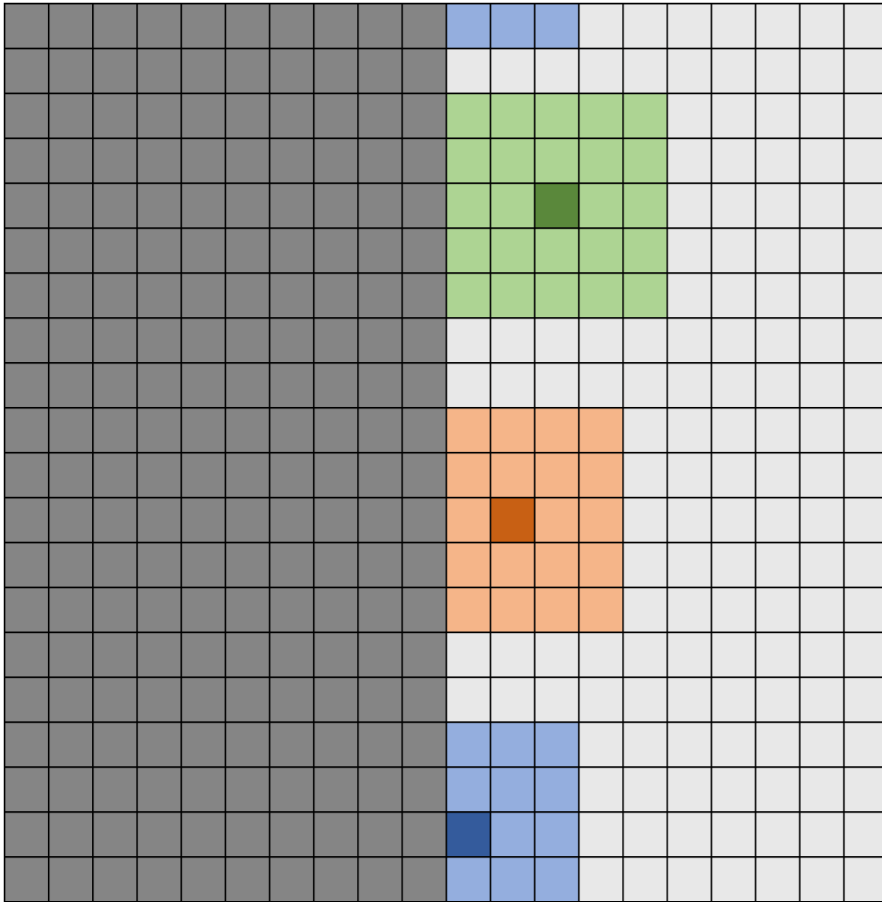


Figure 2. La zone la plus foncée est l'habitat fermé, la zone la plus claire est l'habitat ouvert, les zones colorées correspondent aux cases à portée de vue des groupes présent dans les cases colorées plus foncées

2.1 Modèle 1

Au début de chaque simulation du modèle, 125 individus sont distribués aléatoirement dans le tableau. La densité d'individus est ainsi de 10 individus par kilomètre carré, ce qui correspond à une densité modérée pour un grand herbivore (voir par exemple Hirth 1977, Vincent et al. 1991, Creel & Winnie 2005).

À chaque pas de temps, une case non-nulle est tirée au hasard. Le groupe correspondant a une probabilité égale à $1 - \exp(-\beta * s)$ de se diviser en 2 groupes distincts, où le paramètre β est fixé à 0,02 et s est le nombre d'individus dans le groupe. Une telle probabilité d'éclatement d'un groupe correspond à ce que proposent Gueron & Levin (1995) dans leur modèle de formation de groupes. Par ailleurs, comme dans le modèle de Gueron et Levin, un groupe de taille n qui se divise en deux à la même probabilité de donner deux groupes de tailles 1 et $n-1$, 2 et $n-2$, 3 et $n-3$, etc.

L'un des deux groupes issus de l'éclatement est considéré comme « moteur de l'éclatement » et se déplace dans une des 8 cases voisines de celle dont il est issu, dans une direction aléatoire. Le groupe qui n'est pas considéré comme moteur reste immobile avec une probabilité fixée à 0,03 ou se déplace dans une case immédiatement voisine sélectionnée au hasard avec une probabilité de 0,97.

En cas d'éclatement, le pas de temps s'arrête à ce stade. S'il n'y a pas d'éclatement, le groupe se déplace avec une probabilité de 0,97 dans une des cases voisines tirée au hasard. De plus, si le groupe se trouve en milieu ouvert et qu'un ou plusieurs groupes se trouvent en vue, le groupe fusionne avec l'un d'eux, en priorité avec un groupe distant d'une seule case : le groupe se déplace immédiatement dans la case du groupe avec lequel il fusionne, les tailles des deux groupes s'additionnent et ils n'en forment plus qu'un seul.

La simulation se termine lorsque 50 000 pas de temps se sont écoulés. À la fin de chaque simulation, le tableau obtenu est enregistré dans un objet de type array, qui permet de contenir plusieurs matrices de mêmes dimensions. Un total de 1000 simulations est réalisé.

2.2 Deuxième modèle

Dans le deuxième modèle, une modification est apportée à la probabilité de rester sur place. Au lieu d'être fixée à 0,03, elle suit une loi logistique valant $P_{\max}/(1+((P_{\max}/P_{\min})^1)*\exp(-r*(s-1)))$.

Le paramètre s est le nombre d'individus présents dans le groupe sélectionné. Les paramètres P_{\min} et P_{\max} sont respectivement les probabilités minimale et maximale de rester sur place. Le paramètre r contrôle la rapidité à laquelle la probabilité de rester sur place augmente de P_{\min} vers P_{\max} lorsque la taille du groupe s'accroît.

Dans le cas présent, P_{\min} a été fixée à 0,03, P_{\max} à 0,6, et r à 0,7. Un individu isolé a ainsi une probabilité de rester sur place de 0,03 comme dans le modèle 1. Un groupe de 10 individus a quant à lui une probabilité de 0.58 de rester sur place.

La loi logistique et les valeurs des paramètres s'inspirent de ce que Bardonnnet et al. (2012) ont obtenu pour le Chevreuil en plaine agricole.

Comme dans le premier modèle, toutes les simulations sont réalisées avec un total de 125 individus initialement distribués au hasard dans le tableau.

2.3 Troisième modèle

Dans ce modèle, tous les individus sont des femelles. Comme dans le modèle 1, elles se déplacent de case en case avec une probabilité de 0,97. Cependant, au lieu de former des groupes qui fusionnent et éclatent, elles sont totalement solitaires et évitent tous les individus perçus : si, après un déplacement, une femelle arrive dans une case déjà occupée ou depuis laquelle elle perçoit un ou plusieurs autres individus, elle entame une marche aléatoire de case en case jusqu'à ne plus voir aucun individu.

Comme pour les modèles 1 et 2, toutes les simulations sont réalisées avec un total de 125 individus initialement distribués au hasard.

2.4 Quatrième modèle

Dans ce modèle, la population est constituée de 125 mâles et 125 femelles. Les mâles se comportent comme les individus du modèle 2. Les femelles se comportent comme dans le modèle 3. Elles vont donc éviter les autres femelles ainsi que les groupes de mâles. Quand une femelle se déplace, elle ne s'arrête que si il n'y pas de groupes à portée de vue. Dans le cas contraire, elle entame une marche aléatoire.

Après un déplacement d'un groupe de mâles, si une ou plusieurs femelles se trouvent en vue, celles-ci entament une marche aléatoire de case en case jusqu'à ne plus voir aucun autre individu.

3. Résultats

3.1 Premier modèle

Sur 1000 simulations du modèle 1 avec 50 000 pas de temps et 125 individus, on obtient en moyenne (\pm erreur-standard) 62,90 (\pm 0,40) animaux en milieu fermé et 62,1 (\pm 0,40) en milieu ouvert. Plus généralement, le nombre moyen d'individus ne varie pas avec la coordonnée x.

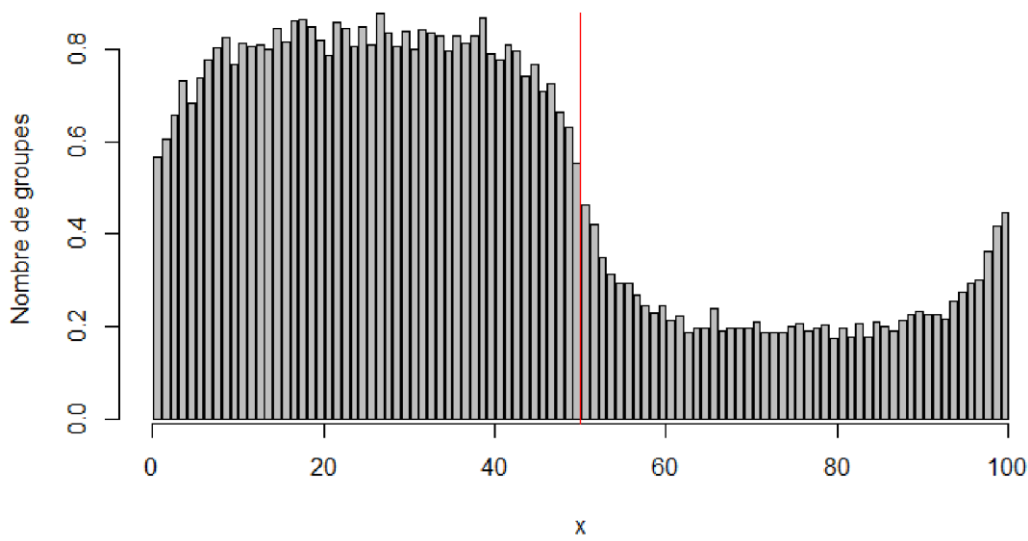


Figure 3. *Modèle 1, nombre moyen de groupes selon la coordonnée x. La ligne rouge correspond à la limite entre le milieu fermé à gauche et le milieu ouvert à droite.*

En revanche, le nombre moyen de groupes varie avec la coordonnée x. Comme le montre la figure 3, il est maximal au milieu de l'habitat fermé et diminue lorsque l'on se dirige vers le centre de l'habitat ouvert (figure 3).

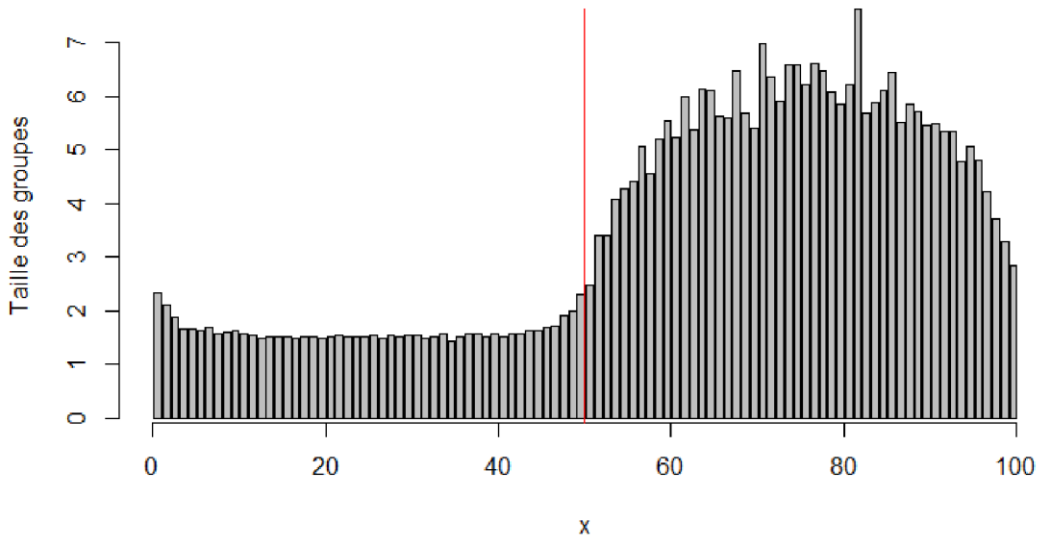


Figure 4. *Modèle 1, taille moyenne des groupes selon la coordonnée x. La ligne rouge correspond à la limite entre le milieu fermé à gauche et le milieu ouvert à droite.*

A l'inverse, on observe un gradient dans la taille des groupes, qui atteint son maximum au centre du milieu ouvert (figure 4). La taille des groupes est en moyenne (\pm e.s.) de 1,61 (± 0.01) en milieu fermé et de 5,25 (± 0.04) en milieu ouvert.

3.2 Modèle 2

Sur 1000 simulations du modèle 2 avec 200 000 pas de temps et 125 individus, on obtient en moyenne (\pm e.s.) 50,35 (\pm 0,40) animaux en milieu fermé et 74,65 (\pm 0,40) en milieu ouvert.

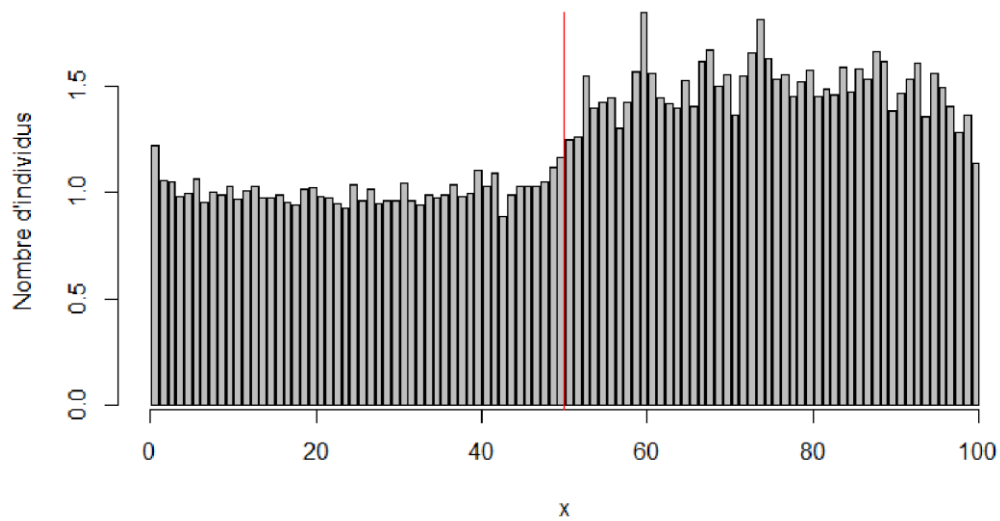


Figure 5. Modèle 2, nombre moyen d'individus selon la coordonnée x . La ligne rouge correspond à la limite entre le milieu fermé à gauche et le milieu ouvert à droite.

On peut observer un gradient dans le nombre moyen d'individus qui augmente quand on se déplace du milieu fermé vers le milieu ouvert (figure 5).

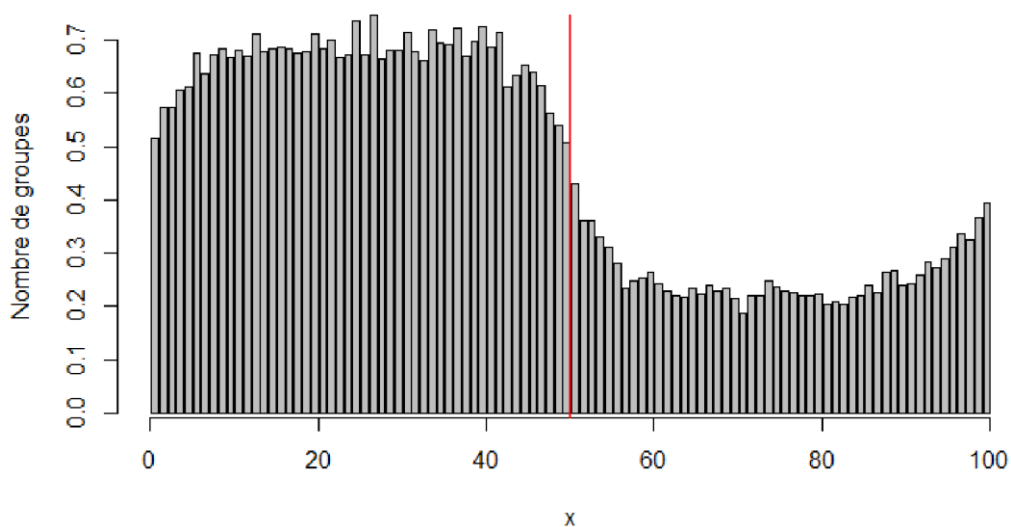


Figure 6. Modèle 2, nombre moyen de groupes selon la coordonnée x . La ligne rouge correspond à la limite entre le milieu fermé à gauche et le milieu ouvert à droite.

On retrouve des résultats similaires à ceux du modèle 1 en ce qui concerne le nombre moyen de groupes (figure 6) et la taille des groupes (figure 7) selon la coordonnée x .

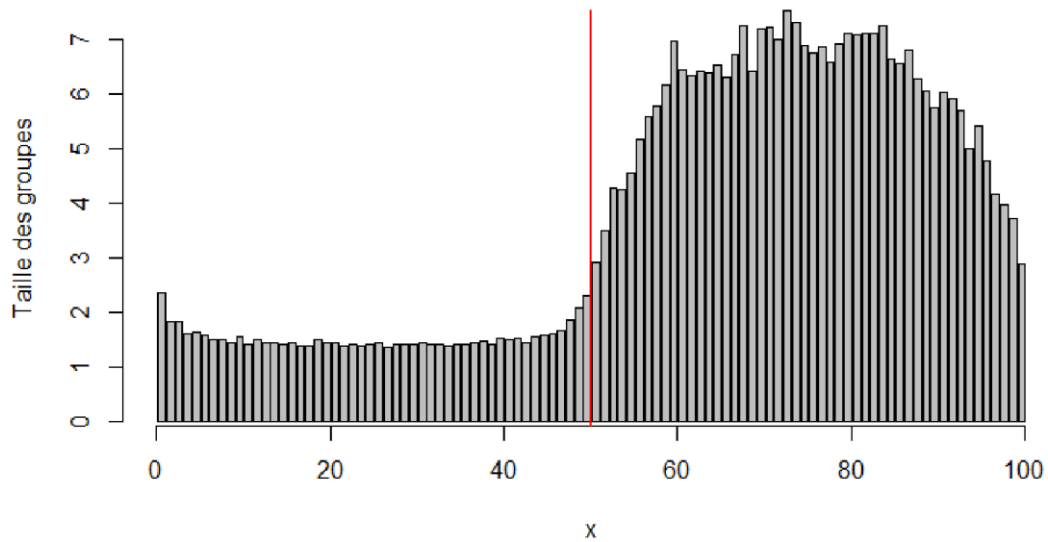


Figure 7. *Modèle 2, taille moyenne des groupes selon la coordonnée x . La ligne rouge correspond à la limite entre le milieu fermé à gauche et le milieu ouvert à droite.*

La taille des groupes est en moyenne (\pm e.s.) de 1,51 (± 0.01) en milieu fermé et de 5,92 (± 0.04) en milieu ouvert.

3.3 Modèle 3

Sur 1000 simulations du modèle 3 avec 50 000 pas de temps et 125 femelles, on obtient en moyenne (\pm e.s.) 73,85 ($\pm 0,15$) individus en milieu fermé et 51,15 (± 0.15) en milieu ouvert.

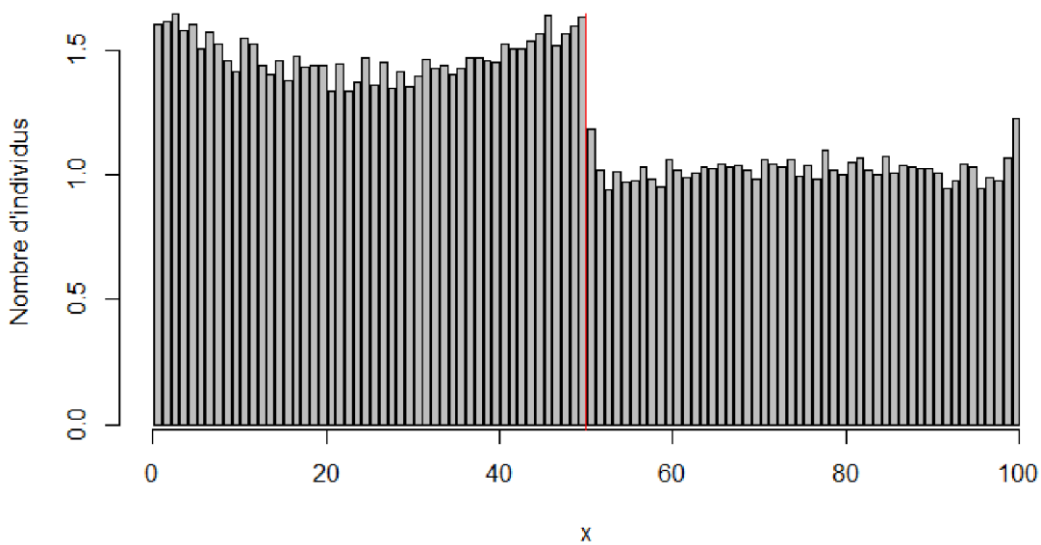


Figure 8. *Modèle 3, nombre moyen de femelles selon la coordonnée x. La ligne rouge correspond à la limite entre le milieu fermé à gauche et le milieu ouvert à droite.*

On observe également dans chaque milieu des valeurs maximales au niveau des lisières (figure 8).

3.4 Modèle 4

Sur 1000 simulations du modèle 4 avec 200 000 pas de temps, 125 femelles et 125 mâles, on obtient en moyenne (\pm e.s.) 50,40 (\pm 0,41) mâles et 76,88 (\pm 0,15) femelles en milieu fermé. En milieu ouvert, on trouve 74,60 (\pm 0,41) mâles et 48,12 (\pm 0,15) femelles. Ainsi, pour les femelles, l'écart du nombre d'individus entre les milieux est plus grand que dans les résultats du modèle 3.

On note également pour celles-ci une variation plus importante du nombre d'individus selon la coordonnée x dans chacun des deux milieux, avec, en outre, un minimum d'individus dans le milieu ouvert près des lisières (figure 9).

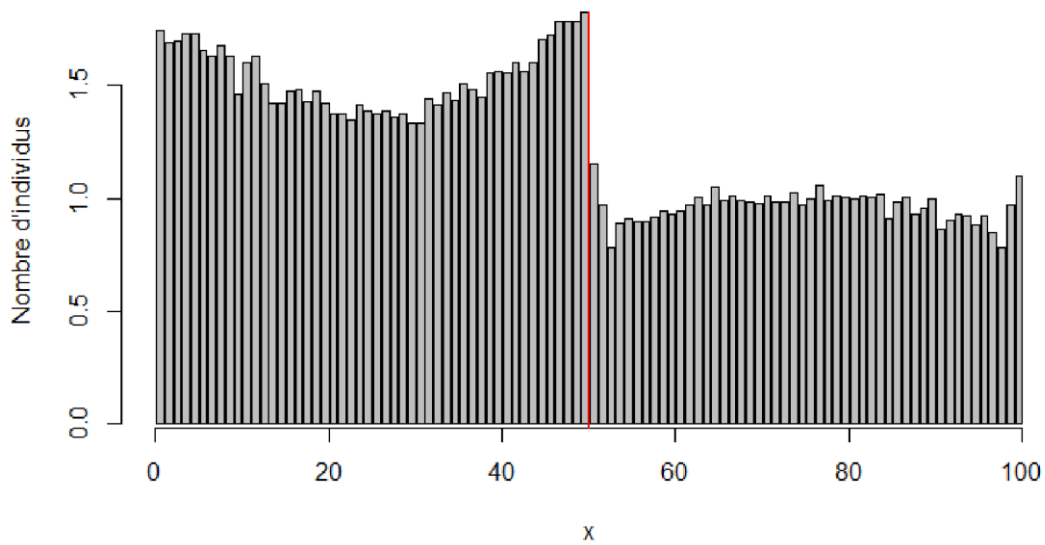


Figure 9. Modèle 4, nombre moyen de femelles selon la coordonnée x . La ligne rouge correspond à la limite entre le milieu fermé à gauche et le milieu ouvert à droite.

Pour les mâles, on obtient, en fonction de la coordonnée x , des distributions du nombre moyen d'individus, du nombre de groupe et de la taille de groupes similaires à celles obtenues pour le modèle 2 (figures 10, 11 et 12). La taille des groupes de mâles est en moyenne (\pm e.s.) de 1,52 (\pm 0,01) dans le milieu fermé et de 5,84 (\pm 0,04) en milieu ouvert.

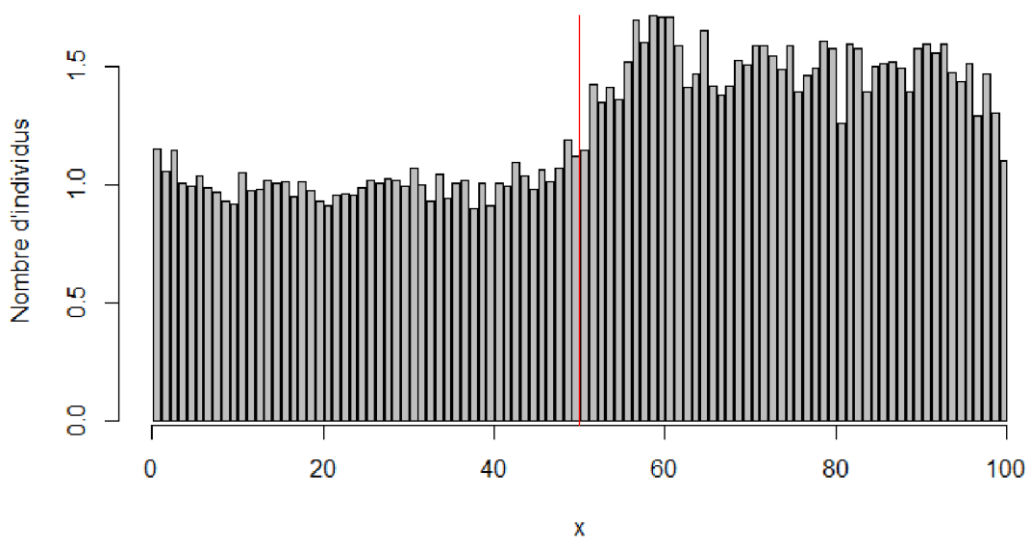


Figure 10. Modèle 4, nombre moyen de mâles selon la coordonnée x . La ligne rouge correspond à la limite entre le milieu fermé à gauche et le milieu ouvert à droite.

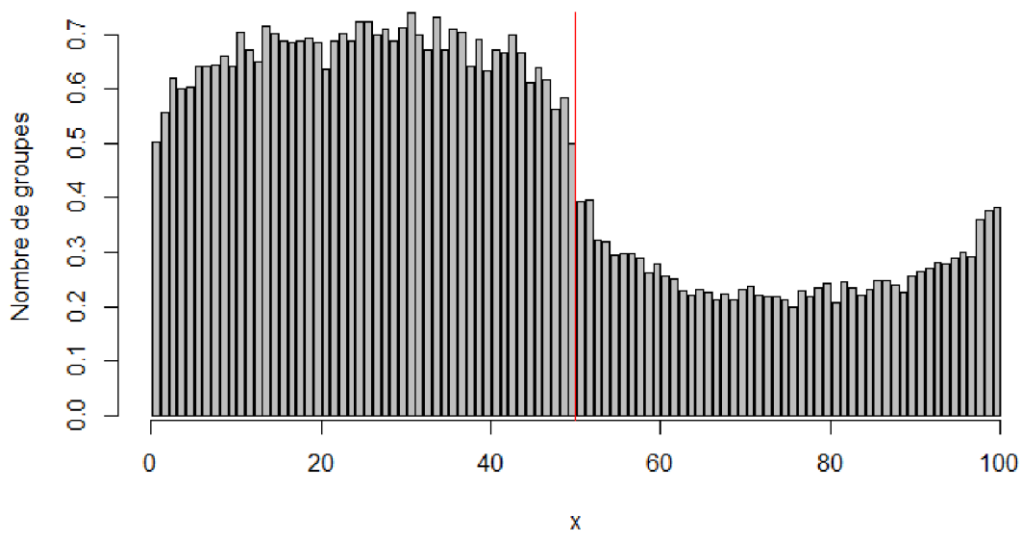


Figure 11. Modèle 4, nombre moyen de groupe de mâles selon la coordonnée x . La ligne rouge correspond à la limite entre le milieu fermé à gauche et le milieu ouvert à droite.

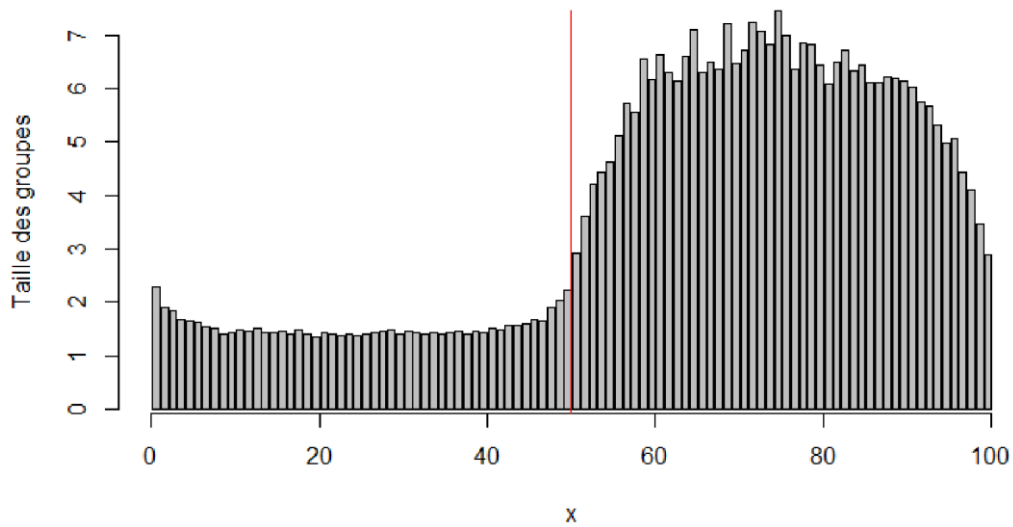


Figure 12. Modèle 4, taille moyenne des groupes de mâles selon la coordonnée x . La ligne rouge correspond à la limite entre le milieu fermé à gauche et le milieu ouvert à droite.

4. Discussion

Le modèle 1 s'inspire du modèle mathématique en temps continu et sans espace explicite de Gueron & Levin (1995). Ce modèle mathématique et d'autres du même genre suggèrent qu'à l'équilibre, des groupes qui fusionnent et éclatent au fil du temps sont spontanément plus grands en milieu ouvert qu'en milieu fermé (Gerard et al. 2002). Le modèle 1, dans lequel l'espace est explicite, permet de retrouver cette propriété. De plus, il montre qu'en raison de la diffusion des groupes dans l'espace, un gradient de taille des groupes s'établit spontanément entre le bord interne du milieu fermé et la partie centrale du milieu ouvert. Le fait que le gradient ne soit pas symétrique de part en d'autre de la lisière s'explique par le fait que les groupes sont non seulement plus petits mais aussi plus nombreux en milieu fermé qu'en milieu ouvert. De ce fait, les groupes sont plus nombreux à passer la lisière du milieu fermé au milieu ouvert que dans le sens inverse. On peut toutefois noter, par contraste avec le modèle suivant, que dans le modèle 1, le nombre et la taille moyenne des groupes qui franchissent la lisière s'équilibrent de telle sorte que le nombre moyen d'individus dans les deux milieux est similaire.

Un accroissement de la taille des groupes des grands herbivores avec la distance à un milieu considéré comme refuge (forêt, ou milieu escarpé où la visibilité est là aussi réduite) a parfois été signalé dans la littérature (Molvar & Bowyer 1994, Frid 1999, Bowyer et al. 2001, Creel & Winnie 2005). Le point intéressant à noter ici est que ce gradient de taille de groupes se met en place sans que les individus modélisés ne tiennent compte de la distance à la lisière ni de l'ouverture du milieu.

Le modèle 2 diffère uniquement du modèle 1 par le fait que les groupes s'y déplacent plus lentement lorsqu'ils sont grands. Dans ce modèle, on retrouve un accroissement de la taille moyenne des groupes entre le bord interne du milieu fermé et la partie centrale du milieu ouvert. Mais surtout, on obtient, comme attendu, une relative concentration des animaux en milieu ouvert. Le point important à souligner ici est que cette concentration en milieu ouvert se met en place alors que les individus modélisés sont indifférents au milieu dans lequel ils se trouvent.

Dans le modèle 3, les individus sont également indifférents au milieu. Cependant, en raison des évitements et de la distance à laquelle ils se perçoivent dans le milieu ouvert, ils se retrouvent, comme attendu, majoritairement en milieu fermé. Notons ici aussi que le milieu fermé peut correspondre à un milieu forestier ou à un milieu escarpé où la visibilité est faible. Notons également qu'à l'équilibre dans le modèle 3, le nombre d'individus est

maximal sur les bords internes du milieu fermé : les individus, plus abondants en milieu fermé qu'en milieu ouvert, sont nombreux à passer du milieu fermé au milieu ouvert ; cependant, avec le changement de distance à laquelle les animaux peuvent se percevoir une fois qu'ils ont franchi la lisière, les évitements sont fréquents en marge du milieu ouvert, ce qui conduit une partie des individus à retraverser la lisière dans l'autre sens.

Dans le modèle 4, où les femelles se comportent comme dans le modèle 3 et les mâles comme dans le modèle 2, la présence de mâles dans le milieu ouvert accentue les tendances observées dans le modèle 3 : à l'équilibre, les femelles sont encore plus concentrées dans le milieu fermé. On peut également noter que dans ce cas, les femelles sont particulièrement peu abondantes aux extrémités du milieu ouvert. Ceci est lié au fait qu'elles y interagissent avec des groupes de mâles à la fois plus nombreux et plus mobiles (du fait de leur petite taille) que dans le centre du milieu ouvert.

Une hypothèse commune aux modèles 2 et 4 est la réduction de la mobilité des groupes lorsque leur taille augmente. Chez les grands herbivores, comme cela a été suggéré en Introduction, une telle réduction de mobilité peut être liée à un accroissement du temps consacré à l'activité alimentaire. Toutefois, dans les groupes de mâles, cette réduction de mobilité pourrait aussi être due à un accroissement du temps passé en interaction sociale. Les mâles de grands herbivores sont connus pour interagir plus fréquemment que les femelles. Chez le Cerf de Virginie, dont les mâles portent des bois caducs repoussant annuellement comme chez tous les cervidés, ces interactions (qualifiées de *sparring*) ont lieu entre la chute des velours en fin d'été et le début de la période de rut en milieu d'automne (Marchinton & Hirth, 1984). Chez les bovidés, qui ont des cornes permanentes et non des bois caducs, ces interactions sociales peuvent intervenir à d'autres saisons, voire durant la majeure partie de l'année (Le Pendu et al. 2000, Crampe et al. 2021).

Les modèles développés dans ce mémoire ont été inspirés par le cas du Cerf de Virginie, chez lequel on peut observer, durant la majeure partie du cycle annuel, des mâles formant des groupes en milieu ouvert, et des femelles uniquement accompagnées de leurs jeunes et concentrées en milieu fermé. Un schéma similaire est rapporté pour l'Original d'Alaska (*Alces alces gigas* ; Miquelle et al. 1992). Clairement, cependant, nombre de grands herbivores ne peuvent être concernés par l'hypothèse de femelles qui évitent les autres adultes que durant une partie limitée du cycle annuel. Dans beaucoup d'espèces, en effet, les femelles adultes sont aussi grégaires que les mâles, à l'exception d'une période, s'étendant de quelques jours à quelques mois selon les espèces (Lent 1974), durant laquelle elles s'isolent pour mettre bas et élever seules leurs jeunes. Il est intéressant de

noter que c'est seulement durant cette période du cycle annuel qu'une ségrégation des sexes est observée chez certaines espèces comme le Cerf des pampas (*Ozotoceros bezoarticus* ; Cosse & González 2013). C'est aussi durant cette période bien particulière que la ségrégation sexuelle entre habitats semble la plus marquée dans certaines études de terrain portant sur des espèces chez lesquelles les femelles sont grégaires la majeure partie de l'année (Bon et al. 2001, Bourgoin et al. 2018, Crampe et al. 2021).

Globalement, les hypothèses testées par simulation dans ce travail paraissent plausibles pour tout ou partie du cycle annuel selon les espèces, même si elles n'impliquent pas l'absence de véritables différences dans le choix des habitats par les mâles ou les femelles. D'autres modèles seraient à développer dans ce sens, ainsi que des modèles où les femelles sont elles aussi grégaires.

6. Bibliographie

- Barboza, P. S., Bowyer, R. T., 2000. Sexual segregation in dimorphic deer : a new gastrocentric hypothesis. *Journal of Mammalogy* 81, 473–489.
- Bardonnet, C., Pays, O., Helder, R., Gerard, J.-F. 2012. Influence de l'habitat et du paysage sur le déplacement des groupes de chevreuils en plaine agricole. *Congrès 2012 de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal*, Saint-Etienne (France), 9–11/05/12.
- Bon, R., Campan, R., 1996. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behavioural Processes* 38, 131-154
- Bon, R., Rideau, C., Villaret, J.C., Joachim, J., 2001. Segregation is not only a matter of sex in Alpine ibex, *Capra ibex ibex*. *Animal Behaviour* 62, 495–504.
- Bonenfant, C., Loe, L.E., Mysterud, A., Langvatn, R., Stenseth, N.C., Gaillard, J.M., Klein, F., 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 B Biological Sciences* 271, 883–882.
- Bonenfant, C., Gaillard, J.M., Dray, S., Loison, A., Royer, M., Chessel, D., 2007. Testing sexual segregation and aggregation: old ways are best. *Ecology* 88, 3202–3208.
- Bourgoin, G., Marchand, P., Hewison, A.J.M., Ruckstuhl, K. Garel, M., 2018. Social behaviour as a predominant driver of sexual, age-dependent and reproductive segregation in Mediterranean mouflon. *Animal Behaviour* 136, 87-100.
- Bowyer, R. T., McCullough, D. R., Belovsky, G. E., 2001. Causes and consequences of sociality in mule deer. *Alces* 37, 371–402.
- 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.
- Cosse, M., González, S., 2013. Demographic characterization and social patterns of the Neotropical pampas deer. *SpringerPlus* 2, 259.
- Crampe J.-P., Gerard J.-F., Goulard M., Milleret C., Gonzalez G., Bon R. 2021. Year-round sexual segregation in the Pyrenean chamois, a nearly monomorphic polygynous herbivore. *Behavioural Processes* 184, 104300.
- Creel, S., Winnie, J. A., Jr., 2005. Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. *Animal Behaviour* 69, 1181–1189.
- Frid, A., 1999. Huemul (*Hippocamelus bisulcus*) sociality at a periglacial site : sexual aggregation and habitat effects on group size. *Canadian Journal of Zoology* 77, 1083–1091.
- Gerard, J.-F., Bideau, E., Maublanc, M.-L., Loisel, P., Marchal, C. 2002. Herd size in large herbivores: encoded in the individual or emergent? *Biological Bulletin*, 202, 275-282.

- Gueron, S., Levin, S. A. 1995. The dynamics of group formation. *Mathematical Biosciences*, 128, 243-264.
- Hirth, D.H. (1977). Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildlife Monographs* 53, 1-55
- Lagory, K.E., 1986. Habitat, group size, and the behaviour of white-tailed deer. *Behaviour* 98, 168–179.
- Lagory, K.E., Bagshaw, C., Brisbin, I.L., 1991. Niche differences between male and female white-tailed deer on Ossabaw Island, Georgia. *Applied Animal Behaviour Science* 29, 205–214.
- Lent, P. C., 1974. Mother-infant relationships in ungulates. In: Geist, V., Walther, F. (Eds), *The behaviour of ungulates and its relation to management*. IUCN, Morges (Switzerland), pp. 14-55.
- Le Pendu, Y., Guilhem, C., Briedermann, L., Maublanc, M.L., Gerard, J.F., 2000. Interactions and associations between age and sex classes in mouflon sheep (*Ovis gmelini*) during winter. *Behavioural Processes* 52, 97–107.
- MacFarlane, A. M., Coulson, G., 2005a. Synchrony and timing of breeding influences sexual segregation in western grey and red kangaroos (*Macropus fuliginosus* and *M. rufus*). *Journal of Zoology, London* 267, 419–429.
- MacFarlane, A. M., Coulson, G., 2005b. Sexual segregation in Australian marsupials. In: Ruckstuhl, K.E., Neuhaus, P., (Eds.), *Sexual Segregation in Vertebrates: Ecology of the Two Sexes*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 254-279.
- MacFarlane, A. M., Coulson, G., 2009. Boys will be boys : social affinity among males drives social segregation in western grey kangaroos. *Journal of Zoology, London* 277, 37–44.
- Main, M. B, Weckerly, F. W, Bleich, V. C. 1996. Sexual Segregation in Ungulates: New Directions for Research. *Journal of Mammalogy*, Vol. 77, No. 2., 449-461.
- Marchinton, R. L., Hirth D. H., 1984. Behavior. In: Halls, L. K. (ed), *White-tailed deer. Ecology and management*. Stackpole Books, Harrisburg (PA).
- Mason, T. H. E., Brivio, F., Stephens, P. A., Apollonio, M., Grignolio, S., 2017. The behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species. *Behavioral Ecology* 28, 908–918.
- Michelena, P., Deneubourg, J.-L., 2014. How group size affects vigilance dynamics and time allocation patterns: the key role of imitation and tempo. *PLoS ONE* 6(4): e18631
- Miquelle, D.G, Peek, J.M, Van Ballenberghe, V., 1992, Sexual segregation in Alaskan moose, *Wildlife Monographs*, 122 : 1-57
- Molvar, E. M., Bowyer, R. T., 1994. Costs and benefits of group living in a recently social ungulate: the Alaskan moose. *Journal of Mammalogy* 75, 621–630.
- Ruckstuhl, K.E., Neuhaus, P., 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour* 137, 361–377.
- Ruckstuhl, K. E., Neuhaus, P. 2005 (eds). *Sexual segregation in vertebrates. Ecology of the two sexes*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Singh, N.J., Bonenfant, C., Yoccoz, N.G., Côté, S.D., 2010. Sexual segregation in Eurasian wild sheep. *Behavioral Ecology* 21, 410-418.
- Villerette, N., Helder, R., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Gerard, J.F., 2006. Sexual segregation in fallow deer: are mixed-sex groups especially unstable because of asynchrony between the sexes? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Biologies* 329, 551–558.
- Vincent, J.-P., Gaillard, J.-M., Bideau, E., 1991. Kilometric index as biological indicator for monitoring forest roe deer populations. *Acta Theriologica* 36 (3–4), 315–328.