

**DOMINANCE SOCIALE ET TRAITS D'HISTOIRE DE VIE CHEZ LES
FEMELLES DE LA CHÈVRE DE MONTAGNE**

par

Steeve D. Côté

**thèse présentée au Département de biologie
en vue de l'obtention du grade de docteur ès sciences (Ph.D.)**

**FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE**

Sherbrooke, Québec, Canada, Novembre 1999



National Library
of Canada

Acquisitions and
Bibliographic Services

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque nationale
du Canada

Acquisitions et
services bibliographiques

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file Votre référence

Our file Notre référence

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-56995-0

Canada

Le 7 janvier 2000, le jury suivant a accepté cette thèse dans sa version finale.

Président-rapporteur:	Dr. Donald W. Thomas	_____
	Département de biologie	
Membre:	Dre. Marie-Josée Fortin	_____
	Département de biologie	
Membre:	Dr. Marco Festa-Bianchet	_____
	Département de biologie	
Membre externe:	Dr. Joel Berger	_____
	University of Nevada	

SOMMAIRE

Le but principal de ce projet de recherche était d'étudier comment la dominance et les caractéristiques maternelles affectaient l'organisation sociale et les stratégies de reproduction individuelles chez un ongulé, la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*). Le suivi à long terme des comportements agressifs et de la reproduction de chèvres marquées a permis de tester des hypothèses mettant en relation les caractéristiques maternelles et la valeur sélective individuelle.

Dans un premier temps, les résultats de ces travaux ont montré que les chèvres étaient sensibles au dérangement humain et que les activités de recherche pouvaient influencer de façon importante certains traits d'histoire de vie très importants comme la survie et la reproduction. Si ces effets avaient été ignorés, l'analyse des résultats aurait été biaisée, soulignant l'importance de prendre en compte l'impact des activités de recherche dans la récolte des données et l'interprétation des résultats.

L'analyse de près de 2800 interactions agressives a montré que les femelles établissaient une hiérarchie de dominance fortement linéaire qui demeurait stable au cours des années. Dans la population de Caw Ridge, l'âge de la femelle était le principal déterminant du rang social. Ces résultats suggèrent que les relations de dominance pour chaque dyade étaient établies tôt dans la vie, lorsque des différences importantes en taille corporelle entre les juvéniles et les adultes étaient encore évidentes. La masse corporelle adulte par contre n'a pas influencé les relations de dominance, suggérant que la seule façon pour une femelle d'augmenter son rang social était de survivre. L'utilisation d'un nouvel indice d'agressivité prenant en compte le nombre d'opportunités d'interactions et les effets de la taille du groupe a révélé que l'agressivité était faiblement corrélée au rang social, indiquant que la présence d'une hiérarchie sociale réduisait le niveau d'agressivité dans le groupe. Une étude parallèle des comportements agressifs à une saline artificielle a aussi montré qu'un taux d'agressivité élevé à l'intérieur du groupe pouvait modifier les relations de dominance au niveau des dyades ainsi que le rang social individuel.

Un objectif important de ce projet de recherche était de déterminer les effets de la dominance sociale sur le succès reproducteur individuel des femelles. La probabilité de produire un chevreau augmentait avec l'âge de la femelle et son rang social. Les femelles qui étaient les plus

dominantes pour leur âge avaient un meilleur succès reproducteur, particulièrement les jeunes femelles de 3 à 5 ans. L'âge et le rang social des femelles n'affectaient pas la survie des jeunes jusqu'au sevrage ou jusqu'à l'âge d'un an. Toutefois, nos résultats ont montré que la séparation du jeune de sa mère diminuait la probabilité de survie du jeune et que les femelles pouvaient augmenter la chance de survie de leur progéniture en les défendant activement contre les prédateurs. De plus, les chevreaux issus des mères qui avaient une masse corporelle élevée pour leur âge avaient une meilleure survie que ceux des femelles qui étaient légères pour leur âge. Nos données suggèrent que les soins maternels augmentent avec la masse des femelles puisque la masse des chevreaux durant l'été était positivement corrélée à la masse de leur mère. Par contre, nous n'avons trouvé aucune différence de masse ou de croissance entre les deux sexes chez les chevreaux, même si le dimorphisme sexuel adulte dépasse 40%. Contrairement aux prédictions des modèles théoriques de l'investissement maternel, la dominance n'a pas affecté le sexe de la progéniture. Puisque la proportion de fils produits augmentait très fortement avec l'âge de la femelle et que les mâles sont habituellement plus coûteux à élever que les femelles chez les ongulés sexuellement dimorphiques, nos données suggèrent que l'investissement maternel pourrait augmenter en fonction de l'âge chez les chèvres de montagne.

Les conditions environnementales durant l'année de naissance peuvent aussi influencer la croissance et la survie des jeunes. La masse des chevreaux était positivement corrélée avec la qualité de la végétation au début de la période de lactation. Les jeunes nés tôt et durant les années où le printemps était hâtif profitaient d'une période de croissance plus longue où l'abondance et la qualité de la nourriture étaient grandes et, conséquemment, atteignaient aussi une masse corporelle plus élevée favorisant leur survie.

Enfin, la dernière partie de ce travail a permis de déterminer si la qualité phénotypique d'un individu pouvait être révélée par la croissance et la symétrie au niveau de la taille des cornes, un caractère morphologique impliqué dans les comportements agressifs. Approximativement 93% de la croissance totale des cornes était complétée à l'âge de trois ans, indiquant qu'il n'y aurait pas de pression de sélection directionnelle pour des cornes plus longues après cet âge. L'asymétrie fluctuante au niveau de la longueur des cornes semblait être un indicateur de la qualité phénotypique individuelle chez les femelles, mais les résultats n'étaient pas concluants pour les mâles. Les femelles symétriques étaient plus dominantes, plus lourdes, en meilleure condition physique et produisaient plus de chevreaux que les femelles asymétriques.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur de recherche, le Dr. Marco Festa-Bianchet, pour son support constant et ses commentaires toujours constructifs. Sa disponibilité, son efficacité et son intérêt soutenu, autant pour les questions fondamentales que pour les anecdotes de terrain, n'ont jamais cessé de m'impressionner. Avec lui, j'ai appris les difficultés et les moments forts de la recherche, et je lui dois beaucoup. Je suis aussi reconnaissant pour la très grande liberté qu'il m'a laissée dans mes recherches ainsi que pour l'accès à la base de données de Caw Ridge de 1988 à 1993. Je remercie mes conseillers, les Drs. Marie-Josée Fortin et Don Thomas pour les suggestions prodiguées tout au long de mes études de maîtrise et de doctorat. Je dois aussi énormément aux nombreux assistants de terrain qui ont su braver à mes côtés les rigueurs de Caw Ridge avec ses rafales incontournables, ses tempêtes de neige en juillet, ses journées de 16h et l'intimité légendaire du campus far west! Par ordre d'apparition, je les remercie tous chaleureusement: Félix Boulanger, Alberto Peracino, Geneviève Simard, Chantal Beaudoin, Sébastien Wendenbaum, Lucie Vallières, Donald Dubé et Yanick Gendreau. Je suis particulièrement reconnaissant envers Chantal Beaudoin qui a été d'une aide essentielle à Caw Ridge durant deux saisons complètes et qui n'a jamais calculé les nombreuses heures investies dans ce projet. Je remercie également tous les autres qui de près ou de loin ont participé au travail de Caw Ridge, particulièrement Martin Urquhart qui a assuré le travail de terrain avant mon arrivée. Finalement, je voudrais remercier les employés de "Alberta Natural Resources Service" pour leur support logistique constant, particulièrement Kirby Smith.

De plus, je remercie les nombreux organismes qui m'ont supporté personnellement et ont financé nos recherches durant toutes ces années: le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada; le Fonds pour la Formation de Chercheurs et Aide à la Recherche du Québec; "Alberta Natural Resources Service"; "Alberta, Sport, Recreation, Parks, and Wildlife Foundation"; "Alberta Wildlife Enhancement Fund"; "Alberta Conservation Association" et "Rocky Mountain Goat Foundation".

Finalement, je voudrais dédier cette thèse au regretté Gerry J. Fitzgerald pour son dynamisme et sa passion pour l'écologie comportementale. Sans son influence, je n'aurais pas fait cette thèse. Il demeurera toujours une source d'inspiration et une façon privilégiée de se rappeler de prendre le temps de regarder et d'apprécier... simplement.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE.....	i
REMERCIEMENTS.....	iii
TABLE DES MATIÈRES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
LISTE DES FIGURES.....	xii
LISTE DES ANNEXES.....	xviii
INTRODUCTION.....	1
Dominance, rang social et hiérarchie de dominance.....	2
Dominance sociale.....	2
Hiérarchie de dominance et agressivité.....	2
Corrélat du rang social et asymétrie fluctuante comme indicateur de la qualité phénotypique individuelle.....	4
Caractéristiques maternelles et succès reproducteur.....	5
Dominance et succès reproducteur.....	5
Les effets parallèles de l'âge sur le succès reproducteur.....	6
La survie juvénile comme composante du succès reproducteur.....	7
Conditions environnementales et survie juvénile.....	8
L'ajustement du rapport des sexes.....	8
Le modèle de Fisher (1930).....	9
Le modèle de Trivers et Willard (1973).....	9
Le modèle de la compétition pour les ressources locales (Clark 1978; Silk 1983).....	10
Effets des caractéristiques maternelles sur le rapport des sexes.....	11
Modèle d'étude: la chèvre de montagne.....	12

Objectifs spécifiques.....	12
RÉSULTATS ET DISCUSSION	
CHAPITRE 1 - L'OBSERVATION ET LA MANIPULATION D'ANIMAUX EN MILIEU NATUREL: IMPACT DE LA RECHERCHE ET DES ACTIVITÉS HUMAINES.....	14
1.1 Haviernick, M., Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. 1998. Immobilization of mountain goats with xylazine and reversal with idazoxan. J. Wildl. Dis. 34: 342-347.....	16
1.2 Côté, S.D., Festa-Bianchet, M. et Fournier, F. 1998. Life-history effects of chemical immobilization and radio collars in mountain goats. J. Wildl. Manage. 62: 745-752.....	23
1.3 Côté, S.D. 1996. Mountain goat responses to helicopter disturbance. Wildl. Soc. Bull. 24: 681-685.....	32
CHAPITRE 2 - COMPORTEMENT AGRESSIF CHEZ LES FEMELLES: ORGANISATION ET FORMATION DE LA HIÉRARCHIE SOCIALE.....	38
2.1 Côté, S.D. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. Anim. Behav. (soumis).....	40
2.2 Côté, S.D. Determining social rank in ungulates: a comparison of aggressive interactions recorded at a bait site and in natural conditions. Ethology (soumis).....	77
CHAPITRE 3 - CARACTÉRISTIQUES MATERNELLES, SUCCÈS REPRODUCTEUR ET RAPPORT DES SEXES.....	93

3.1	Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. Behav. Ecol. (soumis).....	96
3.2	Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. Oecologia (soumis).....	120
3.3	Côté, S.D., Peracino, A. et Simard, G. 1997. Wolf (<i>Canis lupus</i>) predation and maternal defensive behaviour in mountain goat (<i>Oreamnos americanus</i>). Can. Field-Nat. 111: 389-392.....	148
3.4	Côté, S.D. et Beaudoin, C. 1997. Grizzly bear (<i>Ursus arctos</i>) attacks and nanny-kid separation on mountain goats (<i>Oreamnos americanus</i>). Mammalia 61: 614-617.....	153
3.5	Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats. Behav. Ecol. and Sociobiol. (soumis).....	158
CHAPITRE 4 - CROISSANCE DES CORNES, ASYMÉTRIE FLUCTUANTE ET TRAITS D'HISTOIRE DE VIE.....		181
4.1	Côté, S.D., Festa-Bianchet, M. et Smith, K. G. 1998. Horn growth in mountain goats (<i>Oreamnos americanus</i>). J. Mamm. 79: 406-414.....	183
4.2	Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Life-history correlates of horn asymmetry in mountain goats. J. Mamm. (soumis).....	193
CHAPITRE 5 - DISCUSSION GÉNÉRALE.....		216
5.1	L'impact de la recherche sur les animaux et la fiabilité des données.....	216

5.2	La dominance sociale.....	217
5.3	Les caractéristiques maternelles et le succès reproducteur.....	219
5.4	La qualité phénotypique individuelle et l'asymétrie fluctuante au niveau des cornes.....	221
CONCLUSION.....		224
ANNEXE.....		226
BIBLIOGRAPHIE.....		229

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE 1

Tableaux tirés de: Haviernick et al 1998. *J. Wildl. Dis.* 34: 342-347.

1. Immobilization and handling of mountain goats after a single injection of xylazine in Alberta, 1988 to 1997.....19
2. Immobilization and handling of mountain goats after multiple injections of xylazine in Alberta, 1988 to 1997.....20

Tableaux tirés de: Côté et al 1998. *J. Wildl. Manage.* 62: 745-752.

1. Kid production by drugged and undrugged female mountain goats at Caw Ridge, Alberta, 1988-96.....26
2. Relations between individual characteristics of captured mountain goat mothers and kid abandonment at Caw Ridge, Alberta, 1988-96.....27
3. Effects of drugging and radiocollaring mountain goats on overwinter survival at Caw Ridge, Alberta, 1988-96.....27
4. Effects of capture and radiocollars on overwinter survival of mountain goat kids at Caw Ridge, Alberta.....28

Tableau tiré de: Côté 1996. *Wildl. Soc. Bull.* 24: 681-685.

1. Influence of helicopter distance on mountain goat responses to helicopter flights at Caw Ridge, Alberta, June - August 1995.....35

CHAPITRE 2

Tableau tiré de: Côté. Anim. Behav. (soumis).

1. Characteristics of dominance matrices of adult (≥ 3 -year-old) female mountain goats from Caw Ridge, Alberta.....61

Tableau tiré de: Côté. Ethology (soumis).

1. Number and strength of inconsistencies in dominance matrices of adult (≥ 3 -year-old) female mountain goats when aggressive interactions recorded at a trap site were included or not in the matrices.....88

CHAPITRE 3

Tableau tiré de: Côté et Festa-Bianchet. Behav. Ecol. (soumis)

1. Multiple logistic regression model showing the effects of age and social rank on the reproductive success of female mountain goats at Caw Ridge (Alberta), 1994-1997.....114

Tableaux tirés de: Côté et Festa-Bianchet. Oecologia (soumis)

1. Descriptive statistics of the birth season of mountain goats at Caw Ridge, Alberta.....136
2. Determinants of mountain goat kid mass at Caw Ridge, Alberta, 1994-97. We conducted a backward stepwise multiple regression on the residuals of the linear regression of kid mass on capture date.....137
3. Survival of mountain goat kids at Caw Ridge, Alberta, 1991-97.....138
4. Univariate analyses of the effect of fecal crude protein (FCP) in late spring, birthdate, and mass on survival of mountain goat kids at Caw

	Ridge, Alberta, 1991-97.....	139
5.	Logistic regression models of the effects of fecal crude protein (FCP) in late spring, birthdate and mass on the probability of survival for mountain goat kids at Caw Ridge, Alberta, 1991-97. We conducted a backward stepwise regression on the residuals of kid mass on capture date to account for summer mass gain.....	140

Tableau tiré de: Côté et Beaudoin 1997. *Mammalia* 61: 614-617.

1.	Observations of grizzly bears attacks on mountain goats at Caw Ridge, Alberta, during summer 1996.....	155
----	--	-----

Tableaux tirés de: Côté et Festa-Bianchet. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* (soumis)

1.	Multiple logistic regression models showing the effects of maternal age, social rank and weaning success the previous year on the probability of producing a daughter in mountain goat kids at Caw Ridge, Alberta.....	175
2.	Multiple logistic regression model showing the effects of maternal age and sex of the sibling born the previous year on the probability of producing a daughter in mountain goat kids at Caw Ridge, Alberta.....	176

CHAPITRE 4

Tableau tiré de: Côté et al 1998. *J. Mamm.* 79: 406-414.

1.	Correlations ($P < 0.001$) of length and basal circumference of horns of mountain goats from Caw Ridge, Alberta, with body-size parameters, 1988-1996....	188
----	---	-----

Tableau tiré de: Côté et Festa-Bianchet. *J. Mamm.* (soumis).

1.	Summary statistics (means \pm SE) of symmetry in total horn length of	
----	---	--

mountain goats from the Caw Ridge population, west-central Alberta,
Canada, 1988-98.....211

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE 2

Figures tirées de: Côté. Anim. Behav. (soumis).

1. Dominance matrix of adult female mountain goats at Caw Ridge, Alberta in 1994 according to the method of de Vries (1998). Wins are listed across rows and losses are listed down columns.....64
2. Dominance matrix of adult female mountain goats at Caw Ridge, Alberta in 1995 according to the method of de Vries (1998). Wins are listed across rows and losses are listed down columns.....65
3. Dominance matrix of adult female mountain goats at Caw Ridge, Alberta in 1996 according to the method of de Vries (1998). Wins are listed across rows and losses are listed down columns.....66
4. Dominance matrix of adult female mountain goats at Caw Ridge, Alberta in 1997 according to the method of de Vries (1998). Wins are listed across rows and losses are listed down columns.....67
5. Social ranks of adult female mountain goats in consecutive years at Caw Ridge, Alberta, 1994 to 1997.....68
6. Number of interactions won by older (open bars) and younger (stippled bars) adult female mountain goats during 1994-97 at Caw Ridge, Alberta. *P < 0.0001 according to G-tests.....69
7. Social rank of adult female mountain goats according to age in the Caw Ridge population, Alberta. Ranks vary from 0 (subordinate) to 1 (dominant).....70
8. Proportion of initiated aggressive encounters won (open bars) and lost (stippled

	bars) by adult female mountain goats at Caw Ridge, Alberta, 1994-1997. Sample sizes are indicated on top of each bar.....	71
9.	Social rank of old female mountain goats during their last years of life. Ranks vary from 0 (subordinate) to 1 (dominant).....	72
10.	Aggressiveness of adult (≥ 3 -year-old) female mountain goats towards younger adult females in relation to age, social rank, and the residuals of the regression of age and social rank, 1994-97. Aggressiveness represents the number of agonistic interactions initiated by the focal individual divided by the number of opportunities of interaction.....	73
11.	Mean (\pm SE) % of interactions of mountain goats with the 10 closest (open bars) and the 10 furthest (stippled bars) adult females in the rank hierarchy. Sample sizes are shown on top of each bar and refer to the number of individual females, * $P < 0.05$	74
12.	Relationship between social rank of 3-years-old daughters and the age-adjusted social rank of mothers in mountain goats at Caw Ridge, 1994-97. Ranks vary from 0 (subordinate) to 1 (dominant).....	75
13.	Relative spatial positions of adult female mountain goats in relation to the residuals of social rank with age. Filled circles represent active bouts, and open squares resting bouts. Spatial positions vary from 0 (peripheral individuals) to 1(central individuals).....	76

Figures tirées de: Côté. Ethology (soumis).

1.	Proportion of interactions lost by adult (≥ 3 -year-old) female mountain goats against 2-year-olds at Caw Ridge, Alberta, 1994-97. Sample sizes are shown on top of each bar. Grey bars represent interactions observed at the artificial salt lick, white bars represent interactions recorded in natural conditions.....	90
----	---	----

2. Proportion of interactions among adult (≥ 3 -year-old) female mountain goats that were won by the older (white) and the younger (grey) female according to observation site. Sample sizes are shown on top of each bar.....91
3. Dominance matrix of adult female mountain goats at Caw Ridge, Alberta in 1997. Individuals are ranked according to de Vries (1998), wins are listed across rows and losses down columns. The first row and column show individual goat numbers (ID) and the 2nd column indicates ranks when interactions recorded at the trap site (marked with +) were included in the matrix of interactions recorded in natural conditions.....92

CHAPITRE 3

Figures tirées de: Côté et Festa-Bianchet. Behav. Ecol. (soumis)

1. Age at primiparity of marked female mountain goats on Caw Ridge, Alberta, 1988-1999.....115
2. Kid production in relation to female a) age and b) social rank in mountain goats on Caw Ridge, Alberta, 1994-97. Social ranks vary from 0 (subordinate) to 1 (dominant), sample sizes are shown on top of each histogram.....116
3. Kid production in relation to the residuals of female social rank in mountain goats on Caw Ridge, Alberta, 1994-97. Black bars are 3-5 year-old females and white bars ≥ 6 -year-old females. We used the residuals of social rank on age because the two variables were strongly correlated.....117
4. Effect of maternal mass adjusted to 15 July on the survival of mountain goat kids at Caw Ridge, Alberta, 1990-97. Sample sizes and SE are shown on top of each histogram.....118
5. Body mass of adult female mountain goats as a function of age at Caw Ridge, Alberta, 1988-97. Mass was adjusted to 15 July. Sample sizes and SE are

shown on top of each histogram.....119

Figures tirées de: Côté et Festa-Bianchet. *Oecologia* (soumis)

1. Birthdates of 109 mountain goat kids in 1993-97 at Caw Ridge, Alberta. Histograms indicate the number of kids born every three days beginning on 15 May. The solid line shows the cumulative percentage of kids born.....142
2. Relationships between birthdate of mountain goat kids and maternal age (a) and age-corrected social rank (b). Birthdate was ln-transformed to meet normality.....143
3. Summer mass gain by mountain goat kids at Caw Ridge, Alberta, 1988-97. Males are indicated by open circles and solid line, females by closed circles and dotted line.....144
4. Residuals of kid mass on capture date according to percent fecal crude protein in late spring (1 June \pm 2 d). Each point shows the average residual kid mass each year. Sample sizes from 1990 to 1997 were 11, 4, 11, 9, 5, 11, 9, and 14 kids.....145
5. Effect of birthdate (a) and maternal mass adjusted to 15 July (b) on mass of mountain goat kids at Caw Ridge, Alberta. We used the residuals of kid mass on capture date to account for mass gain during summer.....146
6. Mean fecal crude protein in early summer, birthdate and kid mass for mountain goat kids that survived (white bars) or not (stippled bars) to weaning and to one year at Caw Ridge, Alberta, 1991-97. Birthdate was ln-transformed to meet normality. We used the residuals of kid mass on capture date to account for mass gain during summer. Sample sizes and statistics are presented in Table 4.....147

Figures tirées de: Côté et Festa-Bianchet. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* (soumis)

1. Mass of mountain goats as yearlings and as 3-year-olds at Caw Ridge, Alberta. Males are represented by circles and solid line, females by triangles and dotted line. Body mass was adjusted to mid summer (15 July) to control for growth during the summer.....177
2. Development of sexual dimorphism in mountain goats from Caw Ridge, Alberta, 1988-1999. Body mass was adjusted to mid-summer (15 July) using the sex-specific growth rate of each age class. Mean body mass (\pm SE) for males (circles) and females (triangles) are accompanied by sample size.....178
3. Proportion of male (open bars) and female kids (stippled bars) according to maternal age in mountain goats from Caw Ridge, Alberta, 1989-97. Sample sizes are shown on top of each histogram.....179
4. Sex ratio of kids produced by female mountain goats that had weaned (white bars) or not (stippled bars) a kid the previous year at Caw Ridge, Alberta. Years for which maternal social ranks were known (1994-97) are compared to the complete data set (see Table 1). Sample sizes are shown on top of each histogram.....180

CHAPITRE 4

Figures tirées de: Côté et al 1998. *J. Mamm.* 79: 406-414.

1. a) Average horn length, b) horn circumference, and c) annual horn increment of mountain goats at Caw Ridge, Alberta. Circles and broken lines represent males; squares and continuous lines represent females. SE is shown when large enough for the figure's resolution; fitted lines are second-degree polynomial regressions (a and b) and a power function (c) through the averages and are included to visualize differences between males and females.....187

2.	Correlation between horn increment during the first 2 years of age and horn increment in the third, fourth, and fifth year of age of female mountain goats at Caw Ridge, Alberta.....	187
3.	Correlations of length (a-c) and basal circumference (d-f) of horns with body measurements of mountain goats at Caw Ridge, Alberta (open circles represent males and filled circles represent females).....	189

Figures tirées de: Côté et Festa-Bianchet. J. Mamm. (soumis).

1.	Absolute asymmetry as a function of mean horn length in mountain goats on Caw Ridge, Alberta, 1988-98. Filled circles and solid line indicate males; open circles and dotted line indicate females.....	213
2.	Relative asymmetry in horn length of adult (≥ 3 -years-old) female mountain goats on Caw Ridge, Alberta as a function of (a) the residuals of the curvilinear regression between adjusted body mass and age and (b) a dominance index that varies from 0 (subordinates) to 1 (dominants).....	214
3.	Mean (\pm SE) fluctuating asymmetry of horn length in adult female mountain goats on Caw Ridge, Alberta in relation to various measures of fitness (1989-97). Samples sizes are shown above each bar.....	215

LISTE DES ANNEXES

1. Contribution aux articles à signatures multiples présentés dans cette thèse.....226

Statut des manuscrits présentés dans la thèse, septembre 2000

1.1	Haviernick, M., Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. 1998. Immobilization of mountain goats with xylazine and reversal with idazoxan. <i>J. Wildl. Dis.</i> 34: 342-347.....	16
1.2	Côté, S.D., Festa-Bianchet, M. et Fournier, F. 1998. Life-history effects of chemical immobilization and radio collars in mountain goats. <i>J. Wildl. Manage.</i> 62: 745-752.....	23
1.3	Côté, S.D. 1996. Mountain goat responses to helicopter disturbance. <i>Wildl. Soc. Bull.</i> 24: 681-685.....	32
2.1	Côté, S.D. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. <i>Behaviour</i> 137: sous presse.....	40
2.2	Côté, S.D. 2000. Determining social rank in ungulates: a comparison of aggressive interactions recorded at a bait site and under natural conditions. <i>Ethology</i> 106: sous presse 945-955.....	77
3.1	Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. <i>Anim. Behav.</i> (soumis).....	96
3.2	Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. <i>Oecologia</i> : sous presse.....	120
3.3	Côté, S.D., Peracino, A. et Simard, G. 1997. Wolf (<i>Canis lupus</i>) predation and maternal defensive behaviour in mountain goat (<i>Oreamnos americanus</i>). <i>Can. Field-Nat.</i> 111: 389-392.....	148
3.4	Côté, S.D. et Beaudoin, C. 1997. Grizzly bear (<i>Ursus arctos</i>) attacks and nanny-kid separation on mountain goats (<i>Oreamnos americanus</i>). <i>Mammalia</i> 61: 614-617.....	153
3.5	Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats. <i>Behav. Ecol. & Sociobiol.</i> 49: sous presse.....	158
4.1	Côté, S.D., Festa-Bianchet, M. et Smith, K. G. 1998. Horn growth in mountain goats (<i>Oreamnos americanus</i>). <i>J. Mamm.</i> 79: 406-414.....	183
4.2	Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. 2001. Life-history correlates of horn asymmetry in mountain goats. <i>J. Mamm.</i> 82: sous presse.....	193

INTRODUCTION

La vie en groupe chez les animaux peut faciliter la recherche de nourriture et diminuer le risque de prédation mais aussi augmenter la compétition intra-spécifique (Alexander 1974). Les individus entrent alors en conflit car ils cherchent la même ressource qui est habituellement présente en quantité limitée. Au lieu d'avoir recours aux combats qui sont coûteux et risqués, les animaux établissent souvent des hiérarchies de dominance permettant d'évaluer le rang social d'un individu sans avoir à l'affronter (Rowell 1974; Bernstein 1981). Chaque individu possède alors un rang social qui lui est propre. En plus de diminuer le niveau d'agressivité dans le groupe, la dominance peut conférer d'autres avantages comme l'accès prioritaire à une ressource (Bernstein 1976, 1981). Chez les femelles, on pourrait ainsi s'attendre à ce que les individus dominants soient en meilleure condition, investissent davantage dans leurs jeunes, les protègent mieux et produisent plus de rejetons du sexe susceptible de laisser le plus de descendants. Ultiment, la dominance pourrait donc être corrélée au succès reproducteur. Dans cette situation, l'âge des individus pourrait aussi jouer un rôle important. On devrait s'attendre à ce que les adultes dominent les juvéniles pour conserver les avantages associés à la dominance mais aussi à ce que les jeunes commencent à défier les adultes lorsqu'ils atteignent la taille adulte.

Le but de cette thèse est d'étudier l'influence des caractéristiques maternelles, particulièrement la dominance sociale, sur les variations individuelles en succès reproducteur. La chèvre de montagne, qui représente l'espèce d'ongulés chez laquelle le plus haut taux d'agressivité a été mesuré (Fournier et Festa-Bianchet 1995), sera utilisée comme modèle. Dans un premier temps, le concept et l'importance de la dominance sociale seront résumés en insistant sur les déterminants du rang social et la formation des hiérarchies de dominance. Ensuite, nous présenterons comment les caractéristiques maternelles peuvent influencer le succès reproducteur en soulignant davantage le rôle possible de la dominance et l'effet parallèle de l'âge. Finalement, l'idée de l'ajustement du rapport des sexes sera introduite et nous expliquerons comment ce phénomène peut affecter le succès reproducteur. Nous terminerons l'introduction générale en présentant les objectifs de cette recherche et nous expliquerons comment les résultats seront exposés dans chacun des chapitres.

Dominance, rang social et hiérarchie de dominance

Dominance sociale

Chez les animaux, résoudre les conflits sociaux à l'aide d'interactions agressives répétées serait désavantageux pour tous les individus d'une population car cette activité deviendrait rapidement coûteuse en temps, énergie et risque de blessures (Maynard Smith 1974; Hand 1986). Par exemple, les combats demandent beaucoup d'énergie, peuvent attirer les prédateurs et comportent un risque de blessures important (Geist 1967, 1971). La dominance sociale est le mécanisme le plus important utilisé par les animaux pour diminuer la fréquence des combats et les risques associés à ce comportement. Les individus utilisent des indicateurs du statut social (e.g. la taille des bois ou des cornes, la masse corporelle) et la reconnaissance individuelle au lieu d'avoir recours aux combats pour résoudre les conflits sociaux (Bernstein 1981; Archer 1988). Le niveau d'agressivité et d'affrontements escaladés dans le groupe sont alors réduits, diminuant du même coup les risques de blessure et l'énergie dépensée durant les interactions.

Hiérarchie de dominance et agressivité

Les animaux établissent souvent une hiérarchie de dominance dans laquelle les individus sont ordonnés les uns par rapport aux autres. La dominance réfère aux dyades sociales où un membre est dominant et l'autre subordonné, tandis que le rang social réfère à la position d'un individu dans la hiérarchie de dominance (Barrette et Vandal 1986; Hand 1986; Drews 1993). À l'intérieur de la hiérarchie, chaque individu domine les animaux dont le rang social est inférieur au sien et est subordonné à ceux dont le rang social est supérieur au sien. Les relations de dominance sont ainsi prévisibles et les individus n'ont pas à se battre contre tous les membres de leur groupe social pour affirmer leur statut de dominance (Rowell 1974). Habituellement, une menace d'attaque est suffisante pour confirmer un statut de dominance supérieur (Hand 1986). Il a été proposé que les animaux devraient éviter d'affronter des individus qu'ils ont peu de chance de battre (Rowell 1974; Jackson 1988). Chez les ongulés, par exemple, l'initiateur d'une interaction agressive remporte l'altercation dans la très grande majorité des cas (Rutberg 1983; Thompson 1993; Fairbanks 1994). Dans la mesure où les individus dominants peuvent causer des blessures aux subordonnés lors des interactions agressives (Clutton-Brock et al. 1979; Thouless 1990), on peut prédire que les dominants seront évités par les subordonnés et

pourront ainsi maintenir un rang élevé sans pour autant être impliqués plus souvent dans des interactions agressives (Fairbanks 1994). Dans cette situation, les animaux de rang social similaire devraient interagir plus souvent entre eux que les animaux qui sont éloignés dans la hiérarchie.

Bien que la présence d'une hiérarchie de dominance diminue le niveau d'agressivité dans le groupe, le taux d'interactions agressives peut malgré tout varier selon les conditions du milieu. Chez les ongulés, il est connu que le taux d'agressivité en milieu confiné est plus élevé qu'en milieu naturel. Par exemple, le taux d'interactions agressives à un point d'eau, un site de nourrissage ou une saline est normalement plus élevé que dans les conditions normales d'alimentation (Berger 1977; Hall 1983; Masteller et Bailey 1988; Grenier et al. 1999). Toutefois, bien que le taux d'interactions soit plus élevé, les relations dominant-subordonné devraient demeurer les mêmes dans tous les environnements (Clutton-Brock et al. 1976; Hall 1983). De plus, parce qu'un taux d'agressivité élevé peut augmenter les chances de remporter une interaction, agressivité et rang social peuvent être corrélés positivement (Eccles et Shackleton 1986; Araba et Crowell-Davis 1994). L'agressivité et le rang social, par contre, ne sont pas toujours corrélés et le niveau d'agressivité peut dépendre de la ressource contestée (Hall 1983; Fairbanks 1994; van Dierendonck et al. 1995).

L'existence de la dominance sociale et des hiérarchies de dominance dans les groupes d'animaux ont été montrées chez beaucoup d'espèces (Chase 1974). Chez les femelles des ongulés, de nombreuses études ont révélé l'existence de hiérarchies de dominance non-aléatoires et approximativement linéaires (caribou [*Rangifer tarandus*]: Hirovani 1990; cerf élaphe [*Cervus elaphus*]: Thouless et Guinness 1986; chamois [*Rupicapra rupicapra*]: Locati et Lovari 1991; cheval [*Equus caballus*]: van Dierendonck et al. 1995; mouflon d'Amérique [*Ovis canadensis*]: Eccles et Shackleton 1986, Hass 1991; zèbre [*Equus zebra zebra*]: Lloyd et Rasa 1989). Ces hiérarchies définies et très répandues suggèrent qu'il existe des pressions évolutives importantes sur les traits individuels conférant la dominance et que la sélection maintient ces traits parmi les individus de la population (Clutton-Brock et Harvey 1979). Plusieurs auteurs ont trouvé que les hiérarchies de dominance pouvaient demeurer relativement stables dans le temps (Rutberg 1983; Hass 1991; Thompson 1993; Fairbanks 1994; Greenberg-Cohen et al. 1994). L'étude de la stabilité du rang social chez les femelles pourrait permettre de mieux comprendre la signification évolutive de la dominance. Si le rang social demeure stable durant une partie importante de la

vie reproductive d'une femelle, alors les avantages associés à un rang social élevé pourraient augmenter de façon substantielle le succès reproducteur à vie. D'un autre côté, si le rang social varie d'une année à l'autre, les avantages obtenus durant les années où le rang social est élevé seraient atténués par les désavantages se produisant les années où le rang social de la femelle est bas (Gouzoules et al. 1982; Alados et Escós 1992). Malheureusement, on en connaît peu sur les effets possibles de la stabilité du rang social sur le succès reproducteur à long terme et les processus généraux régissant la formation et la stabilité des hiérarchies de dominance.

Corrélat du rang social et asymétrie fluctuante comme indicateur de la qualité phénotypique individuelle

Le rang social peut être corrélé avec différentes caractéristiques de la femelle. Des études sur le mouflon d'Amérique (Festa-Bianchet 1991) et le cerf élaphe (Thouless et Guinness 1986), par exemple, ont montré que la plus vieille femelle d'une dyade gagnait respectivement 92 et 89% des interactions sociales. Le rang social est corrélé à l'âge chez de nombreuses espèces d'ongulés (addax [*Addax nasomaculatus*]: Reason et Laird 1988; bison [*Bison bison*]: Rutberg 1986a; cerf de Virginie [*Odocoileus virginianus*]: Townsend et Bailey 1981; chamois: Locati et Lovari 1991; gazelle de Cuvier [*Gazella cuvieri*]: Alados et Escós 1992). Il a été suggéré que les relations de dominance au niveau des dyades seraient établies tôt dans la vie, lorsque les individus de la cohorte la plus jeune ont une masse corporelle nettement inférieure à ceux des années précédentes, et seraient par la suite maintenues durant toute la vie (Rutberg 1983; Thouless et Guinness 1986; Festa-Bianchet 1991).

Chez les ongulés, d'autres caractéristiques maternelles telles que la masse corporelle et la longueur des bois ou des cornes peuvent aussi être corrélées positivement au rang social (Barrette et Vandal 1986; Lott et Galland 1987; Hirotsu 1990; Alados et Escós 1992; Kojola 1997). Récemment, on a proposé que les individus symétriques seraient en meilleure condition que les individus asymétriques (Watson et Thornhill 1994; Gangestad et Thornhill 1999). Un outil intéressant pour explorer ces idées est l'asymétrie fluctuante (AF). L'AF représente de petites variations aléatoires de la symétrie bilatérale parfaite où les différences entre les deux côtés d'un trait symétrique sont distribuées normalement autour d'une moyenne de zéro (Palmer et Strobeck 1992). L'AF proviendrait de l'incapacité des individus à compenser pour les stress environnementaux ou génétiques se produisant durant le développement (revues dans Leary et

Allendorf 1989; Møller et Swaddle 1997). Les individus en meilleure condition seraient plus efficaces pour contrôler leur développement que les individus en moins bonne condition et devraient donc être caractérisés par des niveaux d'asymétrie plus faibles (Møller et Pomiankowski 1993). Plusieurs études récentes ont montré que les individus de meilleure qualité, par exemple les plus dominants, les meilleurs reproducteurs ou ceux qui survivaient le plus longtemps, étaient aussi les plus symétriques (revues dans Clarke 1995; Leung et Forbes 1996; Møller 1997, mais voir aussi Clarke 1998; Houle 1998). Chez les ongulés, on a observé que l'asymétrie au niveau des cornes ou des bois pouvait être corrélée négativement au statut de dominance (Malyon et Healy 1994; Møller et al. 1996) ainsi qu'à plusieurs traits d'histoire de vie tels que la survie et la reproduction (Solberg et Sæther 1993; Møller et al. 1996; Pélabon et van Breukelen 1998). Chez d'autres espèces, par contre, aucune relation entre asymétrie et traits d'histoire de vie n'a été détectée (Arcese 1994; Folstad et al. 1996).

Caractéristiques maternelles et succès reproducteur

Dominance et succès reproducteur

En plus de diminuer le niveau d'agressivité entre les individus, la dominance sociale peut permettre l'accès prioritaire à une ressource contestée pouvant augmenter la valeur sélective individuelle (Bernstein 1976, 1981). Les individus dominants, par exemple, peuvent avoir un meilleur accès à une alimentation de qualité ou monopoliser certaines ressources comme un partenaire sexuel (Rutberg 1986a; Barrette et Vandal 1986; Harcourt 1987; Thouless 1990). Les pressions sélectives au niveau des caractéristiques conférant la dominance sont surtout importantes lorsqu'un statut de dominance élevé permet d'augmenter la valeur sélective individuelle (Maynard Smith 1980). Par exemple, de fortes pressions sélectives ont été exercées sur les traits conférant un rang social élevé chez les mâles des espèces polygames de telle sorte que le succès reproducteur est souvent corrélé au statut de dominance chez ces espèces (Le Boeuf 1974; Clutton-Brock et al. 1982; Wolff 1998). De nombreuses études ont aussi montré une corrélation positive entre le rang social et le succès reproducteur chez les femelles de mammifères (babouins [*Papio cynocephalus*]: Dunbar et Dunbar 1977; cerf élaphe: Clutton-Brock et al. 1984, 1986; cheval: Seligsohn 1987; éléphants de mer [*Mirounga angustirostris*]: Reiter et al. 1981; hyènes tachetées [*Crocuta crocuta*]: Frank et al. 1995; lapins [*Oryctolagus cuniculus*]: Mykytowycz et Fullagar 1973; macaques toque [*Macaca radiata*]: Silk et al. 1981).

Chez des babouins (*Theropithecus gelada*) vivant dans des conditions où les ressources n'étaient pas limitées, Dunbar (1980) a observé une réduction de la reproduction des femelles subordonnées vraisemblablement due au stress généré par le grand nombre d'interactions agressives distribuées par les femelles dominantes. Des mécanismes similaires de stress sociaux engendrant une diminution du succès reproducteur chez les femelles subordonnées ont été suggérés chez d'autres espèces (Jarvis 1981; Carter et al. 1986). De cette façon, les femelles dominantes augmenteraient leur valeur sélective en réduisant celle des conspécifiques.

Chez les ongulés, le rang social des biches du cerf élaphe était positivement corrélé avec leur succès reproducteur à vie (Clutton-Brock et al. 1984, 1986). De façon similaire, Cassinello et Alados (1996) ont montré que le nombre d'agneaux produits durant la vie reproductive des femelles de mouflon à manchettes (*Ammotragus lervia*) en captivité augmentait avec le rang social maternel. Également, les femelles dominantes ont produit leur premier rejeton à un âge plus jeune que les femelles subordonnées chez le cerf élaphe (Clutton-Brock et al. 1984) et la gazelle de Cuvier (Alados et Escós 1992). Par contre, d'autres études chez différentes espèces d'ongulés, n'ont montré aucune corrélation entre le succès reproducteur et le rang social maternel (chevaux sauvages: Berger 1986; mouflon d'Amérique: Eccles et Shackleton 1986, Festa-Bianchet 1991; zèbre: Lloyd et Rasa 1989).

Les effets parallèles de l'âge sur le succès reproducteur

Il est possible que d'autres facteurs soient corrélés au rang social et viennent confondre sa relation avec le succès reproducteur. Par exemple, la théorie évolutive des stratégies de reproduction prédit que l'effort de reproduction devrait augmenter avec l'âge à mesure que la valeur reproductive résiduelle diminue (Stearns 1992). Suivant cette prédiction, une corrélation positive entre l'âge et le succès reproducteur a été obtenue chez plusieurs espèces d'ongulés (cerf élaphe: Clutton-Brock et al. 1982; cerf de Virginie: Ozoga et Verme 1986; chamois: Caughley 1970; mouflon d'Amérique: Festa-Bianchet 1988a; orignal [*Alces alces*]: Sand 1996), jusqu'à la sénescence reproductive (Clutton-Brock 1984; Bérubé et al. 1999). Si l'âge est corrélé positivement avec le rang social (chapitre 2), il est possible que les effets de l'âge masquent ceux de la dominance et qu'il soit difficile de déterminer si le succès reproducteur augmente avec l'âge ou avec le rang social, ou encore avec les deux. Les effets respectifs et interactifs de ces deux variables ont souvent été confondus par le passé (Clutton-Brock et al. 1986; Wolff 1998).

La survie juvénile comme composante du succès reproducteur

Le succès reproducteur comprend deux éléments, le nombre de jeunes engendrés et leur survie (Maynard Smith 1980). Chez les mammifères, la survie des jeunes est une des composantes les plus importantes de la variation du succès reproducteur à vie des femelles (Clutton-Brock 1988; Wasser et Norton 1993). Les caractéristiques maternelles pourraient exercer une influence très importante sur la survie de la progéniture (Clutton-Brock et al. 1982). Les femelles en meilleure condition, par exemple, auraient une capacité d'investissement plus grande que les femelles en moins bonne condition, ce qui leur permettrait d'augmenter la survie de leur progéniture (Clutton-Brock et al. 1985; Gomendio et al. 1990).

De nombreuses études ont montré que la survie des jeunes augmentait avec le rang social et l'expérience de la mère (Clutton-Brock et al. 1986; Ozoga et Verme 1986; Byers 1997; Pusey et al. 1997). Une étude de 17 ans sur le babouin cynocéphale, par exemple, a démontré que la survie des mâles était positivement corrélée avec le rang social de leur mère (Wasser et Norton 1993). Chez le cerf élaphe, les faons des femelles dominantes avaient une meilleure survie jusqu'à un an que les faons des femelles subordonnées (Clutton-Brock et al. 1986). Le succès reproducteur augmentait avec l'expérience maternelle chez les otaries à fourrure de Kerguelen (*Arctocephalus gazella*) (Lunn et Boyd 1993; Lunn et al. 1994). Les femelles multipares étaient plus fertiles, donnaient naissance à des veaux plus lourds plus tôt dans la saison, sevrèrent un plus grand nombre de jeunes et finalement avaient une plus grande chance de produire un jeune l'année suivante que les femelles primipares (Lunn et al. 1994).

Chez plusieurs ongulés, les femelles en bonne condition ont tendance à donner naissance plus tôt que les autres femelles (Clutton-Brock et al. 1986; Verme 1989; Berger 1992; Byers 1997) et les jeunes nés tôt survivent mieux que ceux nés tard (Guinness et al. 1978a; Festa-Bianchet 1988b; Birgersson et Ekvall 1997). Chez les daims (*Dama dama*), la date de naissance détermine la période disponible pour la croissance et la lactation, et donc la masse au sevrage et la survie hivernale (Birgersson et Ekvall 1997). Si la masse au sevrage est liée à la probabilité de survivre à l'hiver, les femelles en bonne condition devraient aussi produire des jeunes dont la masse corporelle est élevée (Festa-Bianchet et al. 1997; Loison et al. 1999). Par exemple, les faons des femelles dominantes étaient plus lourds que ceux des femelles subordonnées chez le cerf élaphe (Clutton-Brock et al. 1984) et la masse des agneaux était positivement corrélée à la

probabilité de survivre à l'hiver chez le mouton de Soay (*Ovis aries*) (Milner et al. 1999). La date de naissance et la masse semblent donc être deux facteurs importants pouvant affecter la survie de façon indépendante ou interactive (Fairbanks 1993).

Conditions environnementales et survie juvénile

En plus des caractéristiques maternelles, les conditions de l'environnement peuvent aussi affecter la survie des jeunes. Une saison des naissances très courte est caractéristique de beaucoup d'ongulés occupant des environnements saisonniers (Guinness et al. 1978b; Festa-Bianchet 1988b; Gaillard et al. 1993a; Bowyer et al. 1998). Une hypothèse populaire soutient qu'il existe une forte pression sélective synchronisant la période des naissances au moment où la nouvelle végétation apparaît (Rutberg 1987). De cette façon, la demande énergétique importante de la lactation est couplée à la saison où la qualité de la végétation est la plus élevée et les conditions climatiques les plus clémentes (Bunnell 1982; Rutberg 1984; Rachlow et Bowyer 1991). Chez les jeunes, la nécessité d'atteindre une masse corporelle suffisante pour survivre à l'hiver est critique (Rutberg 1987). Les jeunes nés tard disposent d'une courte période de croissance avant l'hiver, atteignent une masse corporelle moins élevée et survivent moins bien que les jeunes nés plus tôt (Albon et al. 1987; Rachlow et Bowyer 1991). L'exploitation d'une nourriture de qualité pour la période la plus longue possible semble être le principal avantage d'une naissance hâtive (Guinness et al. 1978a; Bunnell 1982; Festa-Bianchet 1988b; Linnell et Andersen 1998).

L'ajustement du rapport des sexes

La valeur adaptative de l'ajustement du rapport des sexes à la naissance chez les mammifères est une question fondamentale de la biologie évolutive depuis déjà plus d'un siècle (Darwin 1871; Charnov 1982). Puisque le sexe du rejeton avec la plus grande valeur reproductive peut varier selon la condition de la mère, les femelles pourraient augmenter leur valeur sélective individuelle en ajustant le rapport des sexes de leur progéniture en fonction de leur propre condition (Charnov 1982; Leimar 1996). Cet ajustement peut exister parce qu'une augmentation de l'investissement maternel affecterait le succès reproducteur d'un sexe plus que celui de l'autre (Leimar 1996).

Le modèle de Fisher (1930)

Théoriquement, on devrait s'attendre à ce que le rapport des sexes à la naissance soit égal. Historiquement, Fisher (1930) a fait l'hypothèse que les parents étaient sélectionnés pour investir également dans les deux sexes puisque génétiquement chaque sexe contribue également à la prochaine génération. Donc, si le rapport des sexes de la population s'écarte d'un nombre égal de mâles et de femelles, les individus produisant le sexe le plus rare seront sélectionnés et ce jusqu'à ce que le rapport des sexes de la population se stabilise (Fisher 1930; Kolman 1960). À mesure que la population s'approche d'un rapport des sexes de 0.5, l'avantage d'être rare est perdu et un certain équilibre est atteint (Basolo 1994). Un grand nombre d'études, par contre, ont obtenu des résultats montrant des variations du rapport des sexes selon la condition maternelle en laboratoire et dans des populations naturelles (revues dans Clutton-Brock et Iason 1986; Hiraiwa-Hasegawa 1993; Hewison et Gaillard 1999). D'autres hypothèses ont donc dûes être développées pour expliquer les variations observées du rapport des sexes à la naissance.

Le modèle de Trivers et Willard (1973)

Le succès reproducteur des mâles devrait être plus variable et plus affecté par la capacité d'investissement de leur mère que celui des femelles, car les mâles compétitionnent plus intensément pour l'accès au partenaire sexuel que les femelles. Par exemple, chez les espèces polygames où le dimorphisme sexuel est important, le succès reproducteur des mâles peut être corrélé avec leur taille corporelle et leur taux de croissance en bas âge, alors qu'ils bénéficiaient des soins de leur mère (Clutton-Brock et al. 1982, 1986; Gomendio et al. 1990). Dans un article maintenant célèbre, Trivers et Willard (1973) ont proposé que les femelles en bonne condition, telles que les dominantes, devraient produire plus de fils que de filles car elles ont en général une capacité d'investissement élevée et leur chance de produire un mâle dominant qui connaîtra un bon succès reproducteur est grande. Par contre, les femelles subordonnées devraient engendrer davantage de filles que de fils puisque les filles sont habituellement moins coûteuses à sevrer que les mâles et ont une plus grande chance de se reproduire qu'un mâle issu d'une femelle subordonnée (Clutton-Brock et al. 1981; Gomendio et al. 1990; Hogg et al. 1992). Les suppositions de base du modèle de Trivers et Willard (1973) sont: 1) la qualité phénotypique du jeune à la fin de la période d'investissement maternel est corrélée à celle de sa mère, 2) la qualité du jeune à la fin de la période d'investissement maternel doit persister lors de sa vie

adulte et 3) les mâles adultes seront proportionnellement plus avantagés par de petites variations en qualité que les femelles adultes puisqu'ils compétitionnent davantage pour l'accès aux partenaires sexuels.

Plusieurs études sont en accord avec l'hypothèse de Trivers et Willard (revues dans Clutton-Brock et Iason 1986; Hewison et Gaillard 1999). Dans la littérature sur les ongulés, l'étude la plus influente est sans doute celle de Clutton-Brock et al. (1984, 1986) sur le cerf élaphe. Chez cette espèce, la proportion de mâles produits augmente en fonction du rang social de la femelle (Clutton-Brock et al. 1986) et de sa condition physique (Kohlmann 1999). À l'opposé, certaines études ont obtenu des résultats contradictoires à l'hypothèse de Trivers et Willard (Lloyd et Rasa 1989; Festa-Bianchet 1991) et des rapports des sexes dans des directions différentes ont été trouvés chez les mêmes espèces (cerf élaphe: Clutton-Brock et al. 1986, Post et al. 1999; chevreuil [*Capreolus capreolus*]: Wauters et al. 1995, Hewison et al. 1999).

Le modèle de la compétition pour les ressources locales (Clark 1978; Silk 1983)

Une hypothèse alternative, la compétition pour les ressources locales (Clark 1978; Silk 1983), a été proposée pour expliquer les cas où les femelles en bonne condition produisaient plus de filles que de fils. Cette situation devrait se produire lorsque les femelles sont philopatriques et compétitionnent entre elles pour les ressources alimentaires, alors que les mâles se dispersent avant l'âge adulte (Silk 1983). Puisque dans ce système les filles "héritent" du statut de dominance et du domaine vital de leur mère (Silk et al. 1981; Altmann et Altmann 1991), les femelles subordonnées devraient produire plus de mâles que de femelles pour éviter la compétition avec leur progéniture à l'intérieur de leur domaine vital. Le fonctionnement de base du modèle implique: 1) qu'une ressource limitée spatialement existe, habituellement la nourriture, 2) que l'accès à cette ressource affecte le succès reproducteur des femelles plus que celui des mâles puisque les filles "héritent" du rang social et du domaine vital de leur mère et 3) que les mâles se dispersent plus que les femelles (Silk 1983).

Les études supportant cette hypothèse proviennent surtout des primates cercopithèques (Hiraiwa-Hasegawa 1993) mais existent aussi chez les ongulés (Lloyd et Rasa 1989; Post et al. 1999). D'autres auteurs ont par contre obtenu des résultats contredisant les prédictions du

modèle de la compétition pour les ressources locales en étudiant des espèces semblables (Clutton-Brock et Iason 1986).

Effets des caractéristiques maternelles sur le rapport des sexes

La condition maternelle augmente normalement avec l'âge, jusqu'au début de la sénescence (Clutton-Brock et al. 1982). Dans la mesure où la théorie évolutive des stratégies de reproduction prédit que l'effort de reproduction devrait augmenter avec l'âge (Stearns 1992), la sélection pourrait favoriser l'ajustement du rapport des sexes chez les vieilles femelles. Dans ce cas, la proportion de mâles produits devrait augmenter avec l'âge de la femelle jusqu'au début de la sénescence. Chez certains ongulés, la proportion de mâles produits augmentait avec l'âge de la mère (caribou: Thomas et al. 1989, mais voir Kojola et Eloranta 1989; chevreuil: Wauters et al. 1995; gazelle de Cuvier: Alados et Escós 1994).

La condition d'une femelle peut varier selon son âge ou son rang de dominance, mais aussi selon son effort reproducteur l'année précédente. Les femelles qui ne se sont pas reproduites une année devraient être en meilleure condition que celles qui ont sevré un jeune et, selon l'hypothèse de Trivers et Willard (1973), devraient produire plus de fils que de filles l'année suivante (Rutberg 1986b). De plus, si l'investissement maternel varie selon le sexe, le rapport des sexes pourrait être affecté par le sexe de la progéniture l'année précédente. Par exemple, si les mâles sont plus coûteux à élever que les femelles, les mères qui ont produit un mâle une année auraient moins de chance de produire un autre mâle l'année suivante (Bérubé et al. 1996; Monard et al. 1997).

Malgré les nombreuses publications sur le sujet depuis vingt-cinq ans, la question de la valeur adaptative de l'ajustement du rapport des sexes demeure toujours controversée (Festa-Bianchet 1996). Récemment, Hewison et Gaillard (1999) ont conclu que l'évidence pour l'ajustement facultatif du rapport des sexes chez les ongulés était équivoque. Un problème important avec l'interprétation des données de rapport des sexes est que peu importe la direction des résultats obtenus, il existe une hypothèse pouvant fournir une explication évolutive des résultats. De plus, les suppositions de base des modèles sont souvent ignorées, ce qui pourrait expliquer une partie des résultats contradictoires obtenus (Clutton-Brock et Iason 1986; Hewison et Gaillard 1999).

Modèle d'étude: la chèvre de montagne

Les interactions agressives entre les femelles adultes de la chèvre de montagne sont de trois à six fois plus fréquentes que chez les autres ongulés pour lesquels l'agressivité a été mesurée (Masteller et Bailey 1988; Fournier et Festa-Bianchet 1995). De plus, les chèvres possèdent des cornes effilées très dangereuses qui peuvent blesser ou même tuer un conspécifique (Geist 1967). La prépondérance des comportements agressifs dans l'organisation sociale de l'espèce suggère que les effets de la dominance pourraient être importants. Finalement, les chèvres sont polygames (Geist 1964) et présentent un dimorphisme sexuel adulte important (Houston et al. 1989), ce qui en fait un bon modèle pour étudier les effets des caractéristiques maternelles, particulièrement la dominance, sur le succès reproducteur et l'ajustement du rapport des sexes.

Objectifs spécifiques

Le travail de recherche présenté ici est organisé en quatre parties. Tout d'abord, dans la première partie (chapitre 1), les précautions méthodologiques qui se sont avérées nécessaires pour la réalisation de ce projet seront présentées. Toutes les hypothèses testées s'appuient sur le suivi à long terme d'individus marqués nécessitant la capture et l'immobilisation chimique des animaux. Ces techniques sont stressantes et ont le potentiel d'influencer de façon importante la survie et la reproduction. Nous vérifierons donc si les méthodes utilisées affectent les animaux et la qualité des données récoltées.

Ensuite, nous présenterons les résultats montrant l'importance des comportements agressifs et de la hiérarchie de dominance dans l'organisation sociale de la chèvre de montagne (chapitre 2). Les résultats des interactions agressives au niveau des dyades permettront de tester si les femelles sont organisées dans une hiérarchie de dominance linéaire et de déterminer la stabilité du rang social au cours du temps. Les facteurs qui déterminent le rang social seront abordés en insistant sur le rôle de l'âge des femelles et de la fréquence des comportements agressifs dans la formation de la hiérarchie sociale.

La troisième partie de ce travail (chapitre 3) est la plus importante. Les rangs de dominance estimés au chapitre précédent permettront de tester l'objectif principal de ce projet, soit l'influence de la dominance sociale sur le succès reproducteur des femelles. Étant donné que la

plus grande partie de la variance au niveau du rang social est expliquée par l'âge de la femelle, nous testerons les effets relatifs de l'âge et du rang de dominance sur le succès reproducteur en prenant en compte l'influence de l'âge sur le rang social. Nous présenterons également l'importance de la survie juvénile comme composante du succès reproducteur et déterminerons comment les caractéristiques maternelles et les conditions environnementales influencent la qualité phénotypique des jeunes et éventuellement leur survie. Finalement, la question de la valeur adaptative de l'ajustement du rapport des sexes sera abordée et nous vérifierons si les caractéristiques maternelles, particulièrement le rang de dominance, affectent le sexe des jeunes selon les prédictions des modèles théoriques de l'investissement maternel.

Dans la dernière partie (chapitre 4), nous explorerons si la qualité phénotypique d'un individu peut être révélée par la croissance de ses cornes, un caractère morphologique impliqué dans les comportements agressifs. Pour ce faire, nous déterminerons si l'asymétrie au niveau de la longueur des cornes est corrélée avec le rang social et les traits d'histoire de vie.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

CHAPITRE 1

L'OBSERVATION ET LA MANIPULATION D'ANIMAUX EN MILIEU NATUREL: IMPACT DE LA RECHERCHE ET DES ACTIVITÉS HUMAINES

Les études à long terme d'individus marqués sont très utiles pour étudier la variabilité individuelle au niveau des différents traits d'histoire de vie. Dans ces études, les animaux doivent être manipulés et marqués, et souvent munis d'un collier émetteur. Les chercheurs assument habituellement que manipuler et immobiliser chimiquement des animaux sauvages ne les affectent pas (Laurenson et Caro 1994). L'impact des captures sur le comportement individuel, la survie et la reproduction est rarement évalué dû au manque de témoins: les individus non-marqués sont habituellement difficiles ou impossibles à suivre (Berger et Kock 1988). Les effets potentiels des activités de recherche sur les animaux sont très importants, autant pour des aspects éthiques que pratiques (Dawkins et Gosling 1992). Les chercheurs doivent connaître les effets possibles de leurs activités sur les animaux parce qu'ignorer ces effets peut conduire à une interprétation faussée des résultats (Cuthill 1991). Les études sur l'impact des captures sur les grands mammifères sont rares et très peu ont considéré les conséquences à long terme (Ramsay et Stirling 1986; Laurenson et Caro 1994). Certaines études chez les ongulés ont déjà montré que les captures pouvaient avoir des effets négatifs importants affectant notamment la reproduction et la survie (White et al. 1972; Ballard et Tobey 1981; Livezey 1990).

Dans notre étude, l'abandon de certains chevreaux par leur mère après la capture a suggéré le besoin d'évaluer l'impact des captures sur les animaux et sur la qualité des données récoltées. Nous avons voulu vérifier dans un premier temps si la capture des animaux, et spécialement l'immobilisation chimique, affectaient leur santé et leur comportement. L'immobilisation chimique est efficace mais risquée car elle peut causer des problèmes gastro-intestinaux et la bradycardie (Hsu et Shulaw 1984; Seal et al. 1985; Kock et al. 1987). Puisque l'immobilisation des chèvres semblait nécessiter des doses de produits chimiques très importantes pour leur taille corporelle (Jacobsen 1983; Jorgenson et al. 1990; Kreeger 1996), nous avons vérifié l'efficacité

des doses administrées et préparé un protocole de capture et d'immobilisation chimique suivie de l'administration d'un antidote accélérant la récupération. Les résultats et recommandations de ce travail sont présentés dans l'article "Haviernick, M., Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. 1998. Immobilization of mountain goats with xylazine and reversal with idazoxan. *J. Wildl. Dis.* 34: 342-347". Dans un deuxième temps, les conséquences à court et à long terme de l'immobilisation chimique et du marquage sur le comportement, la survie et la reproduction des chèvres ont été vérifiées. Les résultats de ce travail et les implications pour la recherche sur les ongulés sauvages en général sont présentés dans l'article "Côté, S.D., Festa-Bianchet, M. et Fournier, F. 1998. Life-history effects of chemical immobilization and radio collars in mountain goats. *J. Wildl. Manage.* 62: 745-752".

En plus de la recherche, d'autres activités humaines peuvent avoir un impact important sur les animaux sauvages. La présence d'humains et d'activités récréo-touristiques ou industrielles peut affecter les animaux négativement ainsi que la qualité des données d'une étude si le comportement des individus est modifié suite à l'exposition à un stress d'origine humaine. Je considère qu'il est important de tirer profit de ces situations de dérangement pour mieux comprendre la réaction des animaux face aux stress et les effets sur leur comportement dans un contexte de conservation. Par exemple, lors de ma deuxième saison de terrain, une campagne d'exploration géochimique employant des hélicoptères a provoqué un dérangement important et modifié de façon importante le comportement des animaux. L'impact de vols d'hélicoptère répétés sur le comportement des chèvres est décrit dans l'article "Côté, S.D. 1996. Mountain goat responses to helicopter disturbance. *Wildl. Soc. Bull.* 24: 681-685".

- 1.1** Haviernick, M., Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. 1998. Immobilization of mountain goats with xylazine and reversal with idazoxan. *J. Wildl. Dis.* 34: 342-347.

Pour l'article complet voir la copie papier à la Bibliothèque du Frère-Théode
Section Monographie QL 737 U53C67 1999

1.2

Côté, S.D., Festa-Bianchet, M. et Fournier, F. 1998. Life-history effects of chemical immobilization and radio collars in mountain goats. *J. Wildl. Manage.* 62: 745-752.

Pour l'article complet voir la copie papier à la Bibliothèque du Frère-Théode
Section Monographie QL 737 U53C67 1999

1.3

Côté, S.D. 1996. Mountain goat responses to helicopter disturbance. Wildl. Soc. Bull. 24: 681-685.

Pour l'article complet voir la copie papier à la Bibliothèque du Frère-Théode
Section Monographie QL 737 U53C67 1999

CHAPITRE 2

COMPORTEMENT AGRESSIF CHEZ LES FEMELLES: ORGANISATION ET FORMATION DE LA HIÉRARCHIE SOCIALE

Les comportements agressifs sont présents chez la plupart des animaux et atteignent parfois des séquences comportementales très complexes chez les vertébrés supérieurs. Dans le cas des interactions intra-spécifiques, les animaux n'utilisent habituellement pas leurs armes mais semblent plutôt se baser sur des caractéristiques individuelles corrélées à la capacité de combattre et au rang social pour décider d'initier ou de poursuivre une interaction (Maynard Smith et Price 1973; Berstein 1981). Plusieurs caractéristiques peuvent être reliées au rang social comme l'âge, la masse corporelle ou la taille des cornes (Espmark 1964; Barrette et Vandal 1986; Kojola 1997). De nombreuses études ont révélé l'existence de hiérarchies sociales (Chase 1974; Rutberg 1983; Thouless et Guinness 1986; Hirovani 1990). Par contre, les facteurs trouvés comme déterminant le rang social varient d'une étude à l'autre et les processus régissant la formation des hiérarchies et leur stabilité sont mal connus, particulièrement le rôle de l'agressivité et celui des différences en rang social sur la probabilité qu'il y ait une interaction entre deux individus.

L'objectif principal de ce chapitre était d'étudier la formation de la hiérarchie de dominance chez les femelles et de déterminer si les matrices de dominance annuelles étaient linéaires et demeuraient stables au cours des années. Si le rang social des femelles demeure stable durant une partie importante de leur vie, les avantages associés avec un rang social élevé pourraient augmenter leur succès reproducteur à long terme (Alados et Escós 1992). Un aspect intéressant de cette étude était le fait que toutes les femelles de la population étaient marquées et avaient l'opportunité d'interagir entre elles, créant ainsi la possibilité d'observer un grand nombre d'interactions parmi plusieurs femelles au cours de plusieurs années. Bien qu'il ait été suggéré que la taille du groupe devait diminuer la linéarité des hiérarchies de dominance (Jackson et Winnegrad 1988), aucune autre étude à ce jour n'a pu étudier l'évolution de matrices de dominance dans de grands groupes homogènes aussi longtemps et en milieu naturel. Une nouvelle méthode basée sur les techniques de randomisation a été utilisée pour établir les hiérarchies de dominance (de Vries 1995, 1998). Cette technique a l'avantage d'être générale,

de ne nécessiter aucune supposition de base quant à la distribution des probabilités de gagner ou de perdre une interaction et est conçue pour incorporer des dyades inconnues ou avec un nombre de victoires égal de chaque côté (de Vries 1995, 1998).

Un autre objectif important de ce chapitre était de vérifier si certaines caractéristiques maternelles telles que l'âge, la masse corporelle ou la longueur des cornes étaient corrélées avec le rang social. De plus, agressivité et dominance sont souvent corrélées positivement (Clutton-Brock et al. 1976; Eccles et Shackleton 1986; Araba et Crowell-Davis 1994). En développant un nouvel indice d'agressivité indépendant de la taille du groupe et prenant en considération les opportunités d'interactions, nous avons pu vérifier si les femelles les plus dominantes étaient aussi les plus agressives et si elles interagissaient préférentiellement avec des femelles de rang similaire ou non. Les analyses des comportements agressifs et les matrices de dominance sont présentées dans l'article "Côté, S.D. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. *Anim. Behav.* (soumis)".

Étant donné que l'observation de comportements agressifs en milieu naturel est difficile, les chercheurs ont utilisé souvent un milieu artificiel et/ou confiné comme un site de nourrissage ou une saline pour réaliser leurs observations (Hall 1986; Masteller et Bailey 1988; Alados et Escós 1992; Grenier et al. 1999). Quoique le taux d'interaction est souvent supérieur en milieu confiné où les ressources sont plus concentrées qu'en milieu naturel, les chercheurs assument habituellement que la direction des interactions est la même (Clutton-Brock et al. 1976; Barrette et Vandal 1986). L'issue d'une interaction se déroulant entre deux animaux qui interagissent à un site de nourrissage, par exemple, devrait être la même que lors d'une interaction observée en milieu naturel. Nous avons vérifié cette supposition en comparant des observations recueillies dans un milieu confiné, la saline artificielle du site de capture, à des observations menées en milieu naturel. Les résultats de ce travail sont présentés dans l'article "Côté, S.D. Determining social rank in ungulates: a comparison of aggressive interactions recorded at a bait site and in natural conditions. *Ethology* (soumis)".

2.1

Côté, S.D. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. *Anim. Behav.* (soumis).

**Dominance hierarchies in female mountain goats: stability,
aggressiveness and determinants of rank**

STEEVE D. CÔTÉ

Groupe de recherche en écologie, nutrition et énergétique, Département de biologie, Université
de Sherbrooke, Canada

RH: Côté-- Social dominance in female goats

Correspondence:

19 December 1999

Steve D. Côté
Département de biologie
Université de Sherbrooke
Sherbrooke, PQ, J1K 2R1, Canada
Tel.: (819) 821-8000, ext. 2084
Fax: (819) 821-8049
email: steve.cote@hermes.usherb.ca
word count: 5 876

Abstract: The aggressive behaviour of marked adult female mountain goats (Oreamnos americanus) was studied during four years in west-central Alberta, Canada. Despite large group size, the 38-45 adult females in the population were organized in a strong and very stable linear hierarchy. Social rank was strongly related to age and did not decrease for the oldest females. The presence of a kid did not affect the aggressive behaviour of females, suggesting that aggressiveness probably did not evolve for offspring defense in mountain goats. Initiators won most encounters, except when the receiver was an older female. When age was accounted for, body mass, horn length, and body size were not related to female rank. A new measure of aggressiveness, controlling for the number of opportunities for interactions, revealed that aggressiveness towards younger adult females increased with both age and social rank. On the other hand, age and social rank did not affect aggressiveness towards other females of the same age or older. Goats interacted more often with individuals of similar ranks than with individuals that were distant in the dominance hierarchy. Social rank of adult daughters was not related to the social rank of mothers. Although central positions in a group may decrease predation risk, dominant females did not occupy central positions more often than subordinates. Because age was the main determinant of rank, the only effective way to increase social rank was to survive.

The concept of social dominance has contributed greatly to our understanding of social organization in vertebrates (Bernstein 1981; Drew 1993). Dominance refers to dyads in which the winner of interactions is called dominant and the other subordinate, while social rank refers to the position of an individual in a hierarchy (Hand 1986; Barrette & Vandal 1986; Drews 1993). Despite differences in methods used to determine social ranks (reviewed in de Vries 1998), numerous studies have revealed the existence of dominance hierarchies (Chase 1974; Appleby 1983a; Jackson & Winnegrad 1988). Among female ungulates, several studies have reported non-random, near-linear or linear dominance hierarchies (Thouless & Guinness 1986; Hirotani 1990; Festa-Bianchet 1991; Hass 1991; Alados & Escós 1992; Thompson 1993; van Dierendonck et al. 1995).

By giving a priority access to a resource (Bernstein 1981), social dominance could affect reproductive success. Among ungulates, dominant animals may defend a food patch or forage more efficiently than subordinates (Lovari & Rosto 1985; Barrette & Vandal 1986; Thouless 1990). Dominant animals may also experience lower risk of predation (van Noordwijk & van

Schaik 1987; Byers 1997) and higher reproductive success (Dunbar & Dunbar 1977; Reiter et al. 1981; Clutton-Brock et al. 1984) than subordinates.

The stability of female social rank over time should provide important clues to the adaptive significance of social dominance. If social rank was stable over all or most of a female's reproductive life, any advantages associated with high rank would substantially increase her lifetime reproductive success. On the other hand, if rank changed from year to year, advantages obtained when high-ranking could be partially offset by disadvantages occurring when the same female is low-ranking (Gouzoules et al. 1982; Alados & Escós 1992).

Animals often refrain from using potentially dangerous weapons in intra-specific contests, but appear to use individual characteristics that are correlated with social rank to determine whether or not to initiate or escalate an agonistic encounter (Maynard Smith & Price 1973; Bernstein 1981; Barrette & Vandal 1986). Correlates of dominance rank include body mass, body size, or weapons such as horns or antlers (Espmark 1964; Barrette & Vandal 1986; Lott & Galland 1987; Greenberg-Cohen et al. 1994; Kojola 1997). Phenotypic characteristics that increase the probability that an animal will achieve high rank may also be inheritable (Réale et al. 1999).

Female social rank increases with age in several ungulates (Rutberg 1986; Thouless & Guinness 1986; Festa-Bianchet 1991; Locati & Lovari 1991; Thompson 1993). If dyadic relationships are permanently established when the animals are young (Rutberg 1983), older animals will remain dominant because early in life there are important age-related differences in size and experience (Thouless & Guinness 1986; Festa-Bianchet 1991). Social status may also vary according to the social environment of a female. In some species, females had a higher rank when they had an offspring at heel than when alone, a finding that was interpreted as evidence for intraspecific defense of offspring (Koutnik 1981; Cassinello 1995; van Dierendonck et al. 1995).

By creating a predictable social environment, social dominance may reduce the energy costs and risk of injury associated with fighting (Maynard Smith 1974; Clutton-Brock et al. 1979; Hand 1986). Individuals should avoid fighting with opponents that they are unlikely to beat (Rowell 1974; Jackson 1988). Accordingly, in several species of ungulates, the initiators of

aggressive interactions win the majority of encounters (Rutberg 1983; Bennett 1986; Thompson 1993). In addition, because high aggressiveness likely increases the chance of winning an encounter, aggressiveness and social rank may be positively related (Clutton-Brock et al. 1976; Eccles & Shackleton 1986; Araba & Crowell-Davis 1994). Aggressiveness and social rank, however, are not always correlated, and aggressiveness may depend on the value of the contested resource (Hall 1983; Fairbanks 1994; van Dierendonck et al. 1995). Because the top-ranking animals may be likely to inflict injuries during encounters (Clutton-Brock et al. 1979; Thouless 1990), they may be avoided by subordinates and maintain high rank despite low aggressiveness (Fairbanks 1994).

Female mountain goats (*Oreamnos americanus*) appear to have higher rates of intraspecific aggression than those reported for other ungulates (Fournier & Festa-Bianchet 1995), and therefore should be a very good model to study how social rank is achieved and maintained. Adult females are dominant over all other age-sex classes outside the rut (Chadwick 1977). The very high level of aggressiveness observed, combined with dangerous sharp horns that can injure or kill conspecifics (Geist 1967), suggest that the effects of social dominance may be important in this species.

In this study I determined whether adult female mountain goats were organized in a linear hierarchy. Because the stability of social ranks over time may affect the life-history of females, I determined whether social ranks were stable within and among cohorts. To understand which individual characteristics were important in determining social rank, I tested the relationships between social rank and age, body mass, body size, horn length and reproductive status. To determine how social status was achieved, I tested the hypothesis that most interactions were won by the initiator, and assessed whether aggressiveness was correlated with social rank when controlling for the number of opportunities for interactions.

METHODS

I studied mountain goats at Caw Ridge (54°N, 119°W), Alberta, Canada. Goats used about 28 km² of alpine tundra and open subalpine forest at about 2000 m asl. Twenty goats were removed for transplants in 1986-88 and during my study (1994-1997) the population ranged from 92 to 114 individuals. From 1988 to 1997, 207 goats were captured in traps baited with

salt, marked and measured. Adults were immobilized with xylazine hydrochloride, whose effect was reversed by injection of idazoxan (Haviernick et al. 1998), and marked with canvas collars and Allflex plastic ear tags for distant identification. All adult females (≥ 3 -year-old) were marked during the study. Côté et al. (1998a) provide further details of capture procedures.

The exact age was known for all goats born after 1987. For goats that were first caught as adults, age was determined by counting the number of horn annuli. Goats were weighed to the nearest 0.5 kg with a spring scale. I measured horn length along the outside curve and hind foot length to the nearest mm. Because chemical immobilization decreased kid production by young females and increased the risk of kid abandonment (Côté et al. 1998a), very few adult females were caught after 1993, limiting the sample of body weight and horn length of adult females.

I used spotting scopes (15-45X) to sample goat behaviour at distances ranging from 200 to 700 m. I observed nursery herds $>1,700$ h from mid-May to mid-September 1994-1997. For each group sighted, I noted the identity of individuals present and determined whether marked females were lactating by direct observations of nursing behaviour. Females whose kid died before 15 July were considered barren for that year.

Ungulates near the center of groups may enjoy a lower risk of predation than individuals near the group's edge (FitzGibbon 1990). To determine the risk of predation to which each female was exposed, in 1996 and 1997 I recorded the positions of individual females during active ($N=38$ groups) and resting bouts ($N=40$ groups) in groups ≥ 10 goats. When all goats of a group were either active or bedded, I drew the relative position of each animal. I assigned to each female a score of 1 if it was surrounded by goats on all sides, 0.5 if it had neighbours on three sides, and 0 for a peripheral position (neighbours on \leq two sides). For both years and categories (active vs. resting) taken separately, I calculated the average score for each female sampled at least five times (average 10.7 samples/female/year/activity) and used it as an index of spatial position that varied from 0 (always peripheral) to 1 (always central).

From 1994 to 1997, I used ad libitum sampling and focal observations to record agonistic encounters between adult females (Altmann 1974). Initiator, winner and loser were noted for each interaction (Hand 1986). The outcome of most agonistic encounters was very

clear and I considered an interaction resolved when one of the opponents withdrew (Locati & Lovari 1991; Drews 1993). For each dyad, an individual was considered dominant if it won >50% of interactions with the other individual (Jackson & Winnegrad 1988). Aggressive behaviour included present threat (broadside orientation with apparent size enhanced by arching the back), horn threat (display or use of the horns), rush threat (sudden movement toward an antagonist) and orientation threat (lower intensity form of rush threat involving walking) (see Chadwick 1977 for complete descriptions). Submissive behaviours included orientation avoidance (avoiding the opponent by walking or staring) and rush avoidance (quickly moving away from the antagonist) (Chadwick 1977). Aggressive encounters recorded at the trap site were excluded because their outcome was often different from that of encounters occurring elsewhere (chapter 2.2).

To determine the aggressiveness of individual females, I used a new method inspired from King (1989) that takes into account the opportunity for interactions. I conducted 410 30-min focal observations on 58 adult females and noted all aggressive interactions between the focal animal and all other goats occurring during each focal sample. Observations were conducted from 1 June to 15 September 1994-1997. Focal females were in groups of 2 to 75 individuals ≥ 1 -year-old. I attempted to conduct the same number of focal observations on each female. Because opportunities for social encounters varied between samples, I divided the number of interactions initiated by the focal individual by the total number of opportunities. Opportunities were defined as situations where a goat was seen within 4 m of the focal individual, regardless of which goat initiated the approach. Focals during which no opportunity of interaction occurred were excluded. I classified aggressiveness of the focal individual towards other goats according to the sex and age of the receiver: a) younger adult females, b) same age or older adult females, c) yearlings of both sexes, and d) 2-year-olds of both sexes. In all cases, the number of interactions was divided by the number of opportunities to interact with each class during the focal sample. A strength of this approach is that aggressiveness was independent of group size and varied from 0 (all goats within 4 m were tolerated) to 1 (an aggressive interaction occurred every time a goat was within 4 m). I used the average value of aggressiveness when I had >1 focal for the same individual in the same year, and only analyzed samples during which the focal female was active >20 min. Aggressiveness values for the same female in different years were considered independent. I conducted 122 focals in which a female was active >20 min and experienced at least one opportunity of interaction.

Statistical Analyses

I calculated the linearity of yearly dominance hierarchies with the linearity index h' (de Vries 1995). This index is based on Landau's index h (Landau 1951) and varies from 0 (absence of linearity) to 1 (complete linearity). The use of h' is an improvement over Appleby's (1983a) test for linearity because it takes into account unknown relationships. Because the probability of winning an encounter was strongly related to age among adult females, one can reasonably predict that the older female should have won most of the unknown relationships. To take into account the effect of age in unknown relationships, Hass (1991) assigned to each female an age-dependent probability of winning, but did not take into account age differences between members of dyads. Females with an age difference of one year would be assigned the same probability of winning as females with a 10-year difference. This procedure is biased because in >93% of encounters won by the younger female, the difference in age was <2 years. Therefore, I assigned randomly a number of unknown relationships (corresponding to the % of interactions won by the younger female in each year) to younger females and the remaining to older females during each year, taking into account the age differences among opponents (H. de Vries, pers. comm.). In 1994, for example, 10% of interactions were won by the younger female and 287 dyadic relationships were unresolved. Therefore, I randomly assigned 10% (i.e. 29) of the unknown relationships to the younger female and the rest to the older female. To take into account difference in female age within dyads, 18 of the 29 (63%) unknown relationships assigned to the younger female were in dyads with an age difference of 1 year, nine (30%) in dyads with a 2-year difference, and 2 (7%) in dyads with a 3-year difference (see results). Unknown relationships among females of the same age were randomly assigned to one of the two females.

To determine the statistical significance of the linearity h' of the dominance hierarchy, a sampling process using 10 000 randomizations was performed (de Vries 1995). Because dominance hierarchies were significantly linear for all years, I ordered individuals in annual hierarchies as suggested by de Vries (1998). The dominance hierarchy was reorganized by a two-step iterative procedure (1000 randomizations) to order individuals by first minimizing the number (I) of inconsistencies, and then the strength (SI) of inconsistencies. Inconsistencies (I) are cases where individual j dominates i , but j is ranked below i in the hierarchy (de Vries 1998). The absolute difference between the ranks of two individuals involved in an inconsistency is the strength of that inconsistency (SI; de Vries 1998). A clear advantage of this method is its general

applicability: by taking into account the number and strength of inconsistencies, it does not make any assumptions about the distribution of the probabilities of winning or losing an interaction, and it can include unknown and tied dominance relationships (de Vries 1998). The only prerequisite is the existence of a linear or near-linear hierarchy as revealed by the linearity test (de Vries 1995, 1998). All procedures were implemented by Matman 1.0 for Windows (Noldus Information Technology, 1998). Because matrix size varied from 38 females in 1994 to 45 in 1997, I transformed social ranks according to the formula $1 - (\text{rank} / N_i)$ where N_i is the number of adult females during year i . Social ranks therefore varied from 0 (subordinate) to 1 (dominant).

I assessed the effect of sex-age class on the probability of winning an encounter with a goodness-of-fit G-test comparing the interactions won by each sex-age class to the distribution expected if each class won an equal proportion of interactions. Similarly, I used a goodness-of-fit G-test to evaluate the stability of social ranks within cohorts born from 1984 to 1993, comparing the number of dyads where the winner did or did not change over different years to a random distribution of the sample. All statistical tests used are two-tailed.

RESULTS

Adult female mountain goats established highly linear ($h' > 0.87$) hierarchies in all years (Table 1; Figs. 1 to 4). Social ranks were highly stable from year to year, and rank one year was therefore a very good predictor of rank the following year (Fig. 5). Dyads of the same cohort seen interacting during at least 2 years had the same winner in 87% of cases (G test: $G=15.1$, $N=47$, $P < 0.0001$). Females had similar social rank in years when they were barren ($\bar{X} \pm SE = 0.49 \pm 0.06$) and in years when they were nursing a kid ($\bar{X} \pm SE = 0.51 \pm 0.05$; paired t test: $t_{26} = 0.74$, $P = 0.5$), suggesting that reproductive status did not affect female dominance rank.

The probability of winning an encounter was strongly related to age. Adult females won 91.4% of encounters with 2-year-old males (G test: $G=160.8$, $N=328$, $P < 0.0001$), 99% of encounters with 2-year-old females ($G=646.9$, $N=826$, $P < 0.0001$) and won all interactions with yearlings, both males ($N=349$) and females ($N=534$). Older females won on average 94% of interactions against younger adult females (all years combined: $G=1\ 374$, $N=2\ 594$, $P < 0.0001$; Fig. 6). Of the 157 interactions won by the younger adult, 63% occurred between

goats differing by one year of age, 30% between goats with a 2-year age difference, and 7% between goats with a 3-year difference. The social rank of adult females was strongly correlated with age in all years (Fig. 7). The initiator of the interaction won the great majority of aggressive encounters among adult females of the same age ($G=105.2$, $N=285$, $P<0.0001$, Fig. 8). Similarly, female goats won 99% of the interactions they initiated against younger adult females ($G=1\ 743.9$, $N=2\ 252$, $P<0.0001$, Fig. 8). When the initiator was younger than the recipient, however, the pattern was reversed: adult females won only 39.5% of the interactions they initiated against older females ($G=7.7$, $N=342$, $P=0.006$, Fig. 8). Overall, the female initiating an interaction won 91% of the encounters. I did not detect any effect of senescence on dominance relationships because the social rank of old females did not decrease with age (Fig. 9). Of the seven females that died when 11 years or older and for which I had social rank for at least 2 years, none showed a decrease in social rank during its last years of life (Fig. 9).

To assess which factors were associated with female social rank, I used a backward stepwise multiple regression including age, body mass, body size, and horn length. I used hind foot length as a measure of body size (Côté et al. 1998b) and adjusted female mass to 15 July using the average summer mass gain rate for adult females (Côté et al. 1998a). According to multiple regression, age was the only determinant of social rank ($F=244.1$, $N=24$, $P<0.0001$). Age explained 91.7% of the variance in social rank while body mass ($P=0.2$), horn length ($P=0.8$) and hind foot length ($P=0.7$) did not explain any additional variance. In addition, I compared social rank of females to the residuals of the curvilinear regression of body mass on age. For mean horn length and hind foot length, I used the residuals of the linear regression with age. The residuals of the regressions of body mass with age, horn length with age, and hind foot length with age, did not correlate with female social rank (Linear regressions: all $F<0.01$, $N=25$, all P values >0.9). Three females with broken horns (Numbers 46, 68, and 75), had social ranks typical of their age (Figs. 1-4).

Aggressiveness values were not normally distributed even after transformation, therefore they were analyzed with non-parametric statistics. Aggressiveness by adult females against same-age and older females, younger adult females, and 2-year-olds and yearlings of both sexes did not differ between years (Kruskal-Wallis tests: all H values >1.1 , all P values >0.4), therefore I considered all years together in subsequent analyses. Age (Spearman rank correlation: $r_s=-0.02$, $N=80$, $P=0.9$) and social rank ($r_s=0.03$, $N=80$, $P=0.8$) were not related

to aggressiveness in encounters with females of the same age or older. Both age ($r_s=0.32$, $N=64$, $P=0.01$, Fig. 10) and social rank ($r_s=0.35$, $N=64$, $P=0.005$, Fig. 10), however, were positively correlated with aggressiveness in encounters with younger adult females. Because age and social rank were strongly related, I also compared the residuals of a regression of age on social rank to the aggressiveness against younger females and I found the same trend ($r_s=0.24$, $N=64$, $P=0.03$, Fig. 10). The relationships reported in Fig. 10 were strongly affected by two females, but remained significant when those two females were excluded (P values <0.03). Aggressiveness towards yearlings and 2-year-olds was not correlated with either age (yearlings: $r_s=-0.05$, $N=64$, $P=0.7$; 2-years-old: $r_s=-0.01$, $N=64$, $P=0.9$) or social rank (yearlings: $r_s=0.04$, $N=64$, $P=0.7$; 2-years-old: $r_s=-0.07$, $N=64$, $P=0.6$). Lactating and nonlactating females had similar aggressiveness towards females of the same age and older (Mann-Whitney U test: $U=660$, $N_1=42$, $N_2=38$, $P=0.2$), younger females ($U=486$, $N_1=25$, $N_2=39$, $P=1.0$), 2-year-olds ($U=447$, $N_1=33$, $N_2=31$, $P=0.4$) and yearlings ($U=508$, $N_1=33$, $N_2=31$, $P=1.0$).

To determine whether adult females interacted more often with females that were closely-ranked than with those that were more distant in the hierarchy, I calculated for each female the number of aggressive encounters with the 10 closest and the 10 furthest individuals in the hierarchy. Goats interacted more often with closely-ranked than with distantly-ranked individuals (Paired t test: $t_{167}=5.63$, $P<0.0001$, 1994-1997). Females had on average 2.5 more interactions with females of similar social rank than with females distant in the hierarchy. The direction of the results was similar for all years (Fig. 11), although the difference was not quite significant in 1997 (Paired t tests: 1994, $t_{37}=3.09$, $P=0.004$; 1995, $t_{39}=2.21$, $P=0.03$; 1996, $t_{44}=4.51$, $P<0.0001$; 1997, $t_{44}=1.45$, $P=0.1$). Age and social rank were not related with the proportion of interactions occurring between adult females closely-ranked or distant in the hierarchy (Linear regressions: all F 's <0.9 , $N=168$, all P values >0.3).

To determine whether social rank of daughters correlated with maternal social rank, I compared the rank of daughters at 3 years of age to the age-adjusted rank of their mothers during the same year. The results (Linear regression: $F=0.05$, $N=13$, $P=0.8$, $R^2=0.004$, Fig. 12) suggest that characteristics conferring a high social rank are not heritable.

When age was accounted for, the position of adult female within groups was not affected by social rank when foraging (Spearman rank correlation: 1996, $r_s=-0.20$, $N=42$, $P=0.2$; 1997,

$r_s=0.17$, $N=45$, $P=0.3$; Fig. 13) or resting (1996, $r_s=-0.16$, $N=43$, $P=0.3$; 1997, $r_s=0.13$, $N=42$, $P=0.4$; Fig. 13). Therefore, dominant females did not occupy more central locations than subordinate females. I obtained the same results when age and social rank were analyzed separately (all P values NS).

DISCUSSION

Female mountain goats were organized in stable and highly linear hierarchies, similarly to several other ungulates (Koutnik 1981; Rutberg 1983; Reason & Laird 1988; Hirotsu 1990; Thompson 1993; Greenberg-Cohen et al. 1994). Large group size is expected to reduce linearity in social hierarchies (Jackson & Winnegrad 1988), but I found strong linear hierarchies in a mountain goat population that included from 38 to 45 adult females over 4 years.

I found higher h' values than Fournier & Festa-Bianchet (1995) for the same population. All adult females of the Caw Ridge population were marked during the four years of my study. When Fournier & Festa-Bianchet (1995) conducted their study, however, there were several unmarked females (34% in 1991 and 19% in 1992) and only 214 interactions/year on average were observed between marked females, compared to 698 for my study. Fournier & Festa-Bianchet (1995) ranked individuals using the win-loss ratio (Barrette & Vandal 1986; Hass 1991; Fairbanks 1994). Ranks calculated with the win-loss ratio method are likely to be biased because female goats interacted more often with animals of similar rank (Fig. 11; see also Clutton-Brock et al. 1976, 1982), which increased the chance of a defeat compared to interactions with random individuals. Fournier & Festa-Bianchet (1995) also noted that low-ranking animals seemed to avoid high-ranking ones. The win-loss ratio procedure can create several inconsistencies in a hierarchy. The win-loss ratio method applied to the 1994 matrix for example, produced 38 inconsistencies with a total strength of 157, respectively 3.8 and 2.5 times more than the iterative procedure I used. Similarly, the method of de Vries (1998) applied to the data of Fournier & Festa-Bianchet (1995) resulted in 2.3 and 3.1 fewer inconsistencies than what they presented for the 1991 and 1992 matrices. Therefore, my reanalysis suggests caution in the interpretation of matrices constructed with the win-loss ratio method.

Fournier & Festa-Bianchet (1995) found that the stability of social ranks of female mountain goats was lower than in my study, but they compared only some females in the

population over a period of two years, used a questionable method to rank individuals and relied on a much smaller sample size than what I collected. Over the years of my study, social ranks were highly stable both within cohorts and among cohorts (Fig. 5). Although many other researchers found relatively stable hierarchies in other ungulates (Reinhardt & Reinhardt 1975; Rutberg 1983; Thouless & Guinness 1986; Hirotani 1990; Hass 1991; Thompson 1993; Fairbanks 1994; Greenberg-Cohen et al. 1994), none have reported, to my knowledge, such large matrices representing all females in a population over several years. Because dominance relationships were stable over time in a hierarchy involving many females, it should be possible to assess the effect of social rank on life history (Appleby 1982; Kojola 1997; chapter 3).

Contrary to the results for female Barbary sheep (*Ammotragus lervia*) (Cassinello 1995), adult female mountain goats had similar social rank and aggressiveness when they had a kid at heel and when barren. Similarly, in feral horses (*Equus caballus*), mares with foals did not rank higher than mares without foals (Keiper & Sambras 1986). Fournier & Festa-Bianchet (1995) also found that the average social rank of mountain goats with and without kids did not differ, but they did not compare the same females over different years. Therefore, I found no evidence supporting Geist's (1974) suggestion that kid defense against conspecifics and predators is the major cause of high aggressiveness of female goats (see also Côté et al. 1997).

Fournier & Festa-Bianchet (1995) found that only about half of the variance in dominance rank in female mountain goats was explained by age, while I found that age explained about 90% of the variance in social rank. Although female social rank increased with age in several ungulates (addax [*Addax nasomaculatus*], Reason & Laird 1988; bighorn sheep [*Ovis canadensis*], Festa-Bianchet 1991; bison [*Bison bison*], Rutberg 1983, 1986; chamois [*Rupicapra rupicapra*], Locati & Lovari 1991; Cuvier's gazelle [*Gazella cuvieri*], Alados & Escós 1992; Nubian ibex [*Capra ibex*], Greenberg-Cohen et al. 1994; red deer, Thouless & Guinness 1986; sable antelope [*Hippotragus niger*], Thompson 1993; white-tailed deer [*Odocoileus virginianus*], Townsend & Bailey 1981), the correlation I observed in female mountain goats is the strongest ever reported in large groups (>20) living under natural conditions. Because almost all of the variance in social rank was explained by age, it appears likely that dyadic dominance relationships were established early in life, when a single year of difference in age would result in an important difference in body size, and were thereafter maintained into adulthood. A similar mechanism to explain the ontogeny of strongly age-related

dominance relationships has been proposed for females of other ungulate species (Rutberg 1983; Thouless & Guinness 1986; Festa-Bianchet 1991). As in bighorn ewes (Hass 1991) and zebra (*Equus zebra*) mares (Rasa & Lloyd 1994), social rank of female goats did not decline when they aged (Fig. 9), underlining the strong effects of age compared to body size. Similarly, age was a much more important determinant of rank than body weight in female red deer (Thouless & Guinness 1986) and bison (Rutberg 1983, 1986, but see Lott & Galland 1987). Very old red deer hinds (Thouless & Guinness 1986) and bison cows (Rutberg 1986), however, declined in rank. If dominance was mass-related, goats should challenge higher-ranking females from about 6-7 years of age, because by then they have attained adult mass (chapter 3.1), and completed >95% of horn growth (Côté et al. 1998b). Aggressiveness towards older females, however, was not related to age or social rank, and the correlation between age and social rank remained high after age 6 (Fig. 7). On the other hand, variability in the relationship between age and social rank seemed to increase at about 8-9 years of age (Fig. 7; Appleby 1982), perhaps because some females experienced slight rank changes at old ages. Hass (1991) obtained similar results for bighorn ewes. The correlation between age and rank, however, remained significant for all years when considering only females ≥ 8 year-old. Thus, it appears that the only way to increase social rank in female mountain goats is to survive. Females that survived gained positions in the hierarchy as older females died (Figs. 1 to 4; Hass 1991).

As predicted, initiators of interactions against a female of the same age or younger won the vast majority of encounters (Fig. 8), indicating that individuals initiated most interactions against goats they were likely to defeat. Similarly, dominants initiated 98% of interactions in bison (Rutberg 1983) and 99% in bighorn sheep (Bennett 1986), sable antelope (Thompson 1993), and pronghorn (*Antilocapra americana*) (Fairbanks 1994). About 60% of interactions initiated against older adult female goats, however, resulted in defeat. These interactions, totalling about 12% of those recorded among adult females, may represent cases when females were trying to improve their dominance status (Thouless & Guinness 1986).

The method I used to determine aggressiveness is more precise than the classical method based on the rate of interactions, i.e. number of interactions per unit of time, because I controlled for the number of opportunities for interactions. Aggressiveness was calculated according to the number of opportunities for aggression for each individual under observation, independently of group size. Aggressiveness was highly variable among individuals, and

increased with social rank and age only against younger adult females. Aggression toward younger females may reassert social status while involving little cost (Reinhardt & Reinhardt 1975; Clutton-Brock & Parker 1995). Similarly to other ungulates, female goats interacted more frequently with individuals of similar rank (Reinhardt & Reinhardt 1975; Clutton-Brock et al. 1976, 1982; Appleby 1983b; Rutberg 1986). In general, ungulates do not interact often with either very subordinate individuals that are not threatening, or with high-ranked animals that they are unlikely to defeat and that would likely retaliate (Appleby 1983b; Thouless & Guinness 1986; Thouless 1990). Because the probability of winning against older females was very low, it was not surprising that aggressiveness directed at females of the same age and older did not vary with social rank. Overall, aggressiveness and social rank were weakly correlated in female mountain goats and the relationship was age-dependent. My results suggest that the presence of a dominance hierarchy decreases aggressiveness towards subordinate animals, as was previously suggested in other species (Reinhardt & Reinhardt 1975; Bernstein 1981; Hall 1983; Fairbanks 1994; van Dierendonck et al. 1995).

The social rank of daughters was positively related to the rank of their mothers in several species of ungulates (bison, Green & Rothstein 1991; Cape Mountain zebra, LLOYD & Rasa 1989; captive female Barbary sheep, Cassinello 1995; Icelandic horses, van Dierendonck et al. 1995; red deer, Clutton-Brock et al. 1984). There was no correlation, however, between the social rank of a mare and that of her adult offspring in feral horses (Keiper & Sambraus 1986). In mountain goats the social rank of mothers was not correlated to the social rank of their daughters as adults. This is not surprising given that, when age was taken into account, no potentially heritable individual phenotypic characteristics that could increase the aptitude to dominate, such as body mass, body size or horn length, were related to social rank.

Central positions in a group may be safer from predators than peripheral positions (FitzGibbon 1990). Cheetahs (Acinonyx jubatus) hunting groups of Thomson's gazelles (Gazella thomsoni) for instance, preferentially selected peripheral individuals (FitzGibbon 1990). Ungulates on the edge of herds devote more time to vigilance than animals in central locations, presumably because they are more exposed to predator attacks (Burger & Gochfeld 1994; Hunter & Skinner 1998). Dominant females were found in central positions more often than subordinate ones in pronghorn (Byers 1997). Dominant female mountain goats, however, did not use this strategy.

Adult female mountain goats established highly linear and stable hierarchies despite large group size. Because age was the main determinant of rank, the only effective way to increase social rank appears to be to survive. The fitness consequences of social rank at various ages remain to be determined, particularly whether rank and age have independent effects on female fitness.

Acknowledgments

The Caw Ridge mountain goat project was financed by the Alberta Conservation Association; the Alberta Natural Resources Service; the Alberta Sport, Recreation, Parks, and Wildlife Foundation; the Alberta Wildlife Enhancement Fund; the Fonds pour la Formation de Chercheurs et Aide à la Recherche (Québec); the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (operating grant to M. Festa-Bianchet and scholarships to S. D. C.); the Rocky Mountain Goat Foundation (grants to S. D. C. & M. Festa-Bianchet) and the Université de Sherbrooke. I am indebted to F. Boulanger, D. Dubé, A. Peracino, G. Simard, and S. Wendenbaum for assistance with field work. I am grateful to C. Beaudoin for help and companionship during two field seasons and for data entry. Many people helped with goat captures over the years, particularly M. Urquhart, and I thank all of them. I appreciated the logistic support received from the Alberta Lands and Forest Service and the Alberta Natural Resources Service, especially K. G. Smith. I am particularly grateful to M. Festa-Bianchet for constructive criticisms on previous drafts of the manuscript, and stimulating discussions and support throughout the study. This is contribution no. XXX of the Groupe de recherche en écologie, nutrition et énergétique, Université de Sherbrooke.

References

- Alados, C. L. & Escós, J. M. 1992. The determinants of social status and the effect of female rank on reproductive success in Dama and Cuvier's gazelles. Ethology Ecology & Evolution, 4, 151-164.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour, 49, 227-267.
- Appleby, M. C. 1982. The consequences and causes of high social rank in red deer stags. Behaviour, 80, 259-273.

- Appleby, M. C. 1983a. The probability of linearity in hierarchies. Animal Behaviour, 31, 600-608.
- Appleby, M. C. 1983b. Competition in a red deer stag social group: rank, age and relatedness of opponents. Animal Behaviour, 31, 913-918.
- Araba, B. D. & Crowell-Davis, S. L. 1994. Dominance relationships and aggression of foals (Equus caballus). Applied Animal Behaviour Science, 41, 1-25.
- Barrette, C. & Vandal, D. 1986. Social rank, dominance, antler size, and access to food in snow-bound wild woodland caribou. Behaviour, 97, 118-146.
- Bennett, B. 1986. Social dominance in female bighorn sheep. Zoo Biology, 5, 21-26.
- Bernstein, I. S. 1981. Dominance: the baby and the bathwater. The Behavioural and Brain Sciences, 4, 419-457.
- Burger, J. & Gochfeld, M. 1994. Vigilance in African mammals: differences among mothers, other females, and males. Behaviour, 131, 153-169.
- Byers, J. A. 1997. American pronghorn: social adaptations and the ghosts of predators past. Chicago: University of Chicago Press.
- Cassinello, J. 1995. Factors modifying female social ranks in Ammotragus. Applied Animal Behaviour Science, 45, 175-180.
- Chadwick, D. H. 1977. The influence of mountain goat social relationships on population size and distribution. In: Proceedings of the First International Mountain Goat Symposium (Ed. by W. Samuel & W. G. MacGregor), pp. 74-91. Kalispell, Montana.
- Chase, I. D. 1974. Models of hierarchy formation in animal societies. Behavioral Science, 19, 374-382.
- Clutton-Brock, T. H. & Parker, G. A. 1995. Punishment in animal societies. Nature, 373, 209-216.
- Clutton-Brock, T. H., Greenwood, P. J. & Powell, R. P. 1976. Ranks and relationships in highland ponies and highland cows. Zeitschrift für Tierpsychology, 41, 202-216.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Gibson, R. M. & Guinness, F. E. 1979. The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (Cervus elaphus L.). Animal Behaviour, 27, 211-225.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. 1982. Red deer: behavior and ecology of two sexes. Chicago: University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. & Guinness, F. E. 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. Nature, 308, 358-360.

- Côté, S. D., Peracino, A. & Simard, G. 1997. Wolf, Canis lupus, predation and maternal defensive behavior in mountain goats, Oreamnos americanus. Canadian Field-Naturalist, 111, 389-392.
- Côté, S. D., Festa-Bianchet, M. & Fournier, F. 1998a. Life-history effects of chemical immobilization and radiocollars on mountain goats. Journal of Wildlife Management, 62, 745-752.
- Côté, S. D., Festa-Bianchet, M. & Smith, K. G. 1998b. Horn growth in mountain goats (Oreamnos americanus). Journal of Mammalogy, 79, 406-414.
- van Dierendonck, M. C., de Vries, H. & Schilder, M. B. H. 1995. An analysis of dominance, its behavioural parameters and possible determinants in a herd of Icelandic horses in captivity. Netherlands Journal of Zoology, 45, 362-385.
- Drews, C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. Behaviour, 125, 283-313.
- Dunbar, R. I. M. & Dunbar, P. 1977. Dominance and reproductive success among female gelada baboons. Nature, 266, 351-352.
- Eccles, T. R. & Shackleton, D. M. 1986. Correlates and consequences of social status in female bighorn sheep. Animal Behaviour, 34, 1392-1401.
- Espmark, Y. 1964. Studies in dominance-subordination relationship in a group of semi-domestic reindeer (Rangifer tarandus L.). Animal Behaviour, 12, 420-426.
- Fairbanks, W. S. 1994. Dominance, age and aggression among female pronghorn, Antilocapra americana (Family: Antilocapridae). Ethology, 97, 278-293.
- Festa-Bianchet, M. 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. Animal Behaviour, 42, 71-82.
- FitzGibbon, C. D. 1990. Why do hunting cheetahs prefer male gazelles? Animal Behaviour, 40, 837-845.
- Fournier, F. & Festa-Bianchet, M. 1995. Social dominance in adult female mountain goats. Animal Behaviour, 49, 1449-1459.
- Geist, V. 1967. On fighting injuries and dermal shields of mountain goats. Journal of Wildlife Management, 31, 192-194.
- Geist, V. 1974. On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. American Zoologist, 14, 205-220.
- Gouzoules, H., Gouzoules, S. & Fedigan, L. 1982. Behavioural dominance and reproductive success in female Japanese monkeys (Macaca fuscata). Animal Behaviour, 30, 1138-1150.

- Green, W. C. H. & Rothstein, A. 1991. Sex bias or equal opportunity? Patterns of maternal investment in bison. Behavioural Ecology and Sociobiology, 29, 373-384.
- Greenberg-Cohen, D., Alkon, P. U. & Yom-Tov, Y. 1994. A linear dominance hierarchy in female Nubian Ibex. Ethology, 98, 210-220.
- Hall, M. J. 1983. Social organization in an enclosed group of red deer Cervus elaphus L. on Rhum. I. The dominance hierarchy of females and their offspring. Zeitschrift für Tierpsychologie, 61, 250-262.
- Hand, J. L. 1986. Resolution of social conflicts: dominance, egalitarianism, spheres of dominance, and game theory. Quarterly Review of Biology, 61, 201-220.
- Hass, C. C. 1991. Social status in female bighorn sheep (Ovis canadensis): expression, development and reproductive correlates. Journal of Zoology, 225, 509-523.
- Haviernick, M., Côté, S. D. & Festa-Bianchet, M. 1998. Immobilization of mountain goats with xylazine and reversal with idazoxan. Journal of Wildlife Diseases, 34, 342-347.
- Hirovani, A. 1990. Social organization of reindeer (Rangifer tarandus), with special reference to relationships among females. Canadian Journal of Zoology, 68, 743-749.
- Hunter, L. T. B. & Skinner, J. D. 1998. Vigilance behaviour in African ungulates: the role of predation pressure. Behaviour, 135, 195-211.
- Jackson, W. M. 1988. Can individual differences in history of dominance explain the development of linear dominance hierarchies? Ethology, 79, 71-77.
- Jackson, W. M. & Winnegrad, R. L. 1988. Linearity in dominance hierarchies: a second look at the individual attributes model. Animal Behaviour, 36, 1237-1240.
- Keiper, R. R. & Sembraus, H. H. 1986. The stability of equine dominance hierarchies and the effects of kinship, proximity and foaling status on hierarchy rank. Applied Animal Behaviour Science, 16, 121-130.
- King, W. J. 1989. Kin-differential behaviour of adult female Columbian ground squirrels. Animal Behaviour, 38, 354-356.
- Kojola, I. 1997. Behavioural correlates of female social status and birth mass of male and female calves in reindeer. Ethology, 103, 809-814.
- Koutnik, D. L. 1981. Sex-related differences in the seasonality of agonistic behavior in mule deer. Journal of Mammalogy, 62, 1-11.
- Landau, H. G. 1951. On dominance relations and the structure of animal societies: I. Effect of inherent characteristics. Bulletin of Mathematical Biophysics, 13, 1-19.

- Lloyd, P. H. & Rasa, O. A. E. 1989. Status, reproductive success and fitness in Cape mountain zebra (*Equus zebra zebra*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 25, 411-420.
- Locati, M. & Lovari, S. 1991. Clues for dominance in female chamois: age, weight, or horn size. *Aggressive Behavior*, 17, 11-15.
- Lott, D. F. & Galland, J. C. 1987. Body mass as a factor influencing dominance status in American bison cows. *Journal of Mammalogy*, 68, 683-685.
- Lovari, S. & Rosto, G. 1985. Feeding rate and social stress of female chamois foraging in groups. In: *The biology and management of mountain ungulates* (Ed. by S. Lovari), pp. 102-105. London: Croom Helm.
- Maynard Smith, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of theoretical Biology*, 47, 209-221.
- Maynard Smith, J. & Price, G. R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature*, 246, 15-18.
- Noldus Information Technology. 1998. *Matman, reference manual, version 1.0 for Windows*. Wageningen, The Netherlands.
- van Noordwijk, M. A. & van Schaik, C. P. 1987. Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, 35, 577-589.
- Rasa, O. A. E. & Lloyd, P. H. 1994. Incest avoidance and attainment of dominance by females in a Cape mountain zebra (*Equus zebra zebra*) population. *Behaviour*, 128, 169-188.
- Réale, D., Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J. T. 1999. Heritability of body mass varies with age and season in wild bighorn sheep. *Heredity*, 83, 526-532.
- Reason, R. C. & Laird, E. W. 1988. Determinants of dominance in captive female addax (*Addax nasomaculatus*). *Journal of Mammalogy*, 69, 375-377.
- Reinhardt, V. & Reinhardt, A. 1975. Dynamics of social hierarchy in a dairy herd. *Zeitschrift für Tierpsychology*, 38, 315-323.
- Reiter, J., Panken, K. J. & LeBoeuf, B. J. 1981. Female competition and reproductive success in northern elephant seals. *Animal Behaviour*, 29, 670-687.
- Rowell, T. E. 1974. The concept of social dominance. *Behavioral Biology*, 11, 131-154.
- Rutberg, A. T. 1983. Factors influencing dominance status in American bison cows (*Bison bison*). *Zeitschrift für Tierpsychology*, 63, 206-212.
- Rutberg, A. T. 1986. Dominance and its fitness consequences in American bison cows. *Behaviour*, 96, 62-91.

- Thompson, K. V. 1993. Aggressive behavior and dominance hierarchies in female sable antelope, Hippotragus niger: implications for captive management. Zoo Biology, 12, 189-202.
- Thouless, C. R. 1990. Feeding competition between grazing red deer hinds. Animal Behaviour, 40, 105-111.
- Thouless, C. R. & Guinness, F. E. 1986. Conflict between red deer hinds: the winner always wins. Animal Behaviour, 34, 1166-1171.
- Townsend, T. W. & Bailey, E. D. 1981. Effects of age, sex and weight on social rank in penned white-tailed deer. American Midland Naturalist, 106, 92-101.
- de Vries, H. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. Animal Behaviour, 50, 1375-1389.
- de Vries, H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. Animal Behaviour, 55, 827-843.

Table 1. Characteristics of dominance matrices of adult (≥ 3 -year-old) female mountain goats from Caw Ridge, Alberta

Year	Number of females	Interactions observed	% of dyads observed	h'	P*
1994	38	760	59	0.87	<0.0001
1995	40	616	47	0.90	<0.0001
1996	45	722	45	0.95	<0.0001
1997	45	694	45	0.97	<0.0001

*Based on 10 000 randomizations, see de Vries (1995).

Figure legends

Figure 1. Dominance matrix of adult female mountain goats at Caw Ridge, Alberta in 1994 according to the method of de Vries (1998). Wins are listed across rows and losses are listed down columns.

Figure 2. Dominance matrix of adult female mountain goats at Caw Ridge, Alberta in 1995 according to the method of de Vries (1998). Wins are listed across rows and losses are listed down columns.

Figure 3. Dominance matrix of adult female mountain goats at Caw Ridge, Alberta in 1996 according to the method of de Vries (1998). Wins are listed across rows and losses are listed down columns.

Figure 4. Dominance matrix of adult female mountain goats at Caw Ridge, Alberta in 1997 according to the method of de Vries (1998). Wins are listed across rows and losses are listed down columns.

Figure 5. Social ranks of adult female mountain goats in consecutive years at Caw Ridge, Alberta, 1994 to 1997.

Figure 6. Number of interactions won by older (open bars) and younger (black bars) adult female mountain goats during 1994-1997 at Caw Ridge, Alberta. * $P < 0.0001$ according to G-tests.

Figure 7. Social rank of adult female mountain goats according to age in the Caw Ridge population, Alberta. Ranks vary from 0 (subordinate) to 1 (dominant).

Figure 8. Proportion of initiated aggressive encounters won (open bars) and lost (black bars) by adult female mountain goats at Caw Ridge, Alberta, 1994-1997. Sample sizes are indicated on top of each bar.

Figure 9. Social rank of old female mountain goats during their last years of life. Ranks vary from 0 (subordinate) to 1 (dominant).

Figure 10. Aggressiveness of adult (≥ 3 -year-old) female mountain goats towards younger adult females in relation to age, social rank, and the residuals of the regression of age and social rank, 1994-1997. Aggressiveness represents the number of agonistic interactions initiated by the focal individual divided by the number of opportunities of interaction (see text for details).

Figure 11. Mean (\pm SE) % of interactions of mountain goats with the 10 closest (open bars) and the 10 furthest (black bars) adult females in the rank hierarchy. Sample sizes are shown on top of each bar and refer to the number of individual females, * $P < 0.05$.

Figure 12. Relationship between social rank of 3-years-old daughters and the age-adjusted social rank of mothers in mountain goats at Caw Ridge, 1994-1997. Ranks vary from 0 (subordinate) to 1 (dominant).

Figure 13. Relative spatial positions of adult female mountain goats in relation to the residuals of social rank with age. Filled circles represent active bouts, and open squares resting bouts. Spatial positions vary from 0 (peripheral individuals) to 1 (central individuals).

ID	Age	57	16	7	96	109	117	34	90	41	60	1	94	8	59	86	71	63	50	49	124	46	88	84	23	68	110	64	24	31	35	140	27	93	75	83	103	123	104							
57	10	*	2		1	2	1	3	1		2	1	1	3	2	2	1			1	1	1	1	1	1	2	3					1	2	2	3											
16	10		*		3	2	1	2	1	2	1	1	3	1				2		1		2	1	1				1				1														
7	11			*		1			1								2	1			2				2			1		1					1					1	2					
96	9				*	2			1			2		2			1	2	2				1				2	2	1	1	2	1	1	2	1			3		3	1					
109	8					*	2		1		3		3						1	1	1		1			1	1	3				1	1	1	1	3	1		2		1					
117	8						*			1		1	3	2	2					1	1	1				1	2	6		1		1	1	1	1		2	1		2		1				
34	12						*	1		1		2			2	1	2				1					1	2	6		1		1	1	1		1	1		2	1						
90	9						*	2	3			2				1	4	3			2		1	1	1	1	1		1	1							1	1	2	1						
41	12							*	1	1	3					5		3	1		1		2		5	1	3		1			9	1			9	1		2							
60	10	1							*	1		1	1	1	1	1			1	1		2	1	1	1	1	2	3	1	1					1	1		1	1		2					
1	8									*	4		2	1		1	3		2	1	1		1			5	3	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1		1	1		2				
94	8				9						*	1	1	1		1	1		1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1			1	1	1	2	4	1	2	4	2	2				
8	10									1		*	4	5	1	1	1	1	2	2	2		1	1	1	1	3					1	1	1	2	4		1		1						
59	8				4				1						*	2	2		2	2			1	1	1	1	4		1	2			2			2	3	1		1		1				
86	8						1									*	1	2				1	2	1		1	2	3	2		1				2	2	2	2	1	1		1				
71	9														1		*	3	1	1	1	6	6		2	2			1	1	1	2	1	2	1	2	1	1		5	2					
63	8																*	1				2	3			1		1	1				2		5	1	7	2	1		1					
50	7													1			*				2	3	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1	3	2	2	1	2	1		1				
49	9																		*		1		3	2		1						1			1	3	3	1								
124	8																				*	1		6		2	1	1						1	2	1	3	1	3			1				
46	6											1	1		1							*				2	2	1	2		3			3	2	3	2	2	1	1	2					
88	7																						*																							
84	6																						1		*			1		1	2		1	2		1	1	1	1	1	1		1			
23	6												1												*	1	3		1	1	2		1	1	2		1	2				4				
68	6												1													*	2		2		2			2	1	1	2	2	2	2						
110	6										1													1			*	1	3	3		1	1	1		1	1	2				3				
64	5															1												*				1						2		3	3	1		3		
24	5																							1			5		*	2	1															
31	7																																													
35	5																																													
140	4																																*					1				5	1			
27	5																																		*	2	1	3		2	2		2			
93	5																									1										*	1			2	1	1		1		
75	4																													1	1					*	1	3	3	3	3		3			
83	3																																					*	2				1			
103	3																																							*	2		2		2	
123	4																																									*				
104	3																																										*			

Figure 1

ID	Age	57	34	7	16	94	90	41	109	117	60	8	1	71	59	124	86	63	50	49	68	88	84	24	46	35	110	64	23	31	93	83	75	140	27	104	123	105	103	97	89			
57	11	*	1	1	1		2	3	1	2			2	2	5	1	2				1			2							3			1	4	1					3			
34	13		*	1			1		1	1		3	1			2					1	1	3	2	3		3			1					1	4		1			1			
7	12			*					2		3	1			1	1		1				2			2			2	1		1		1		1	1	2					1		
16	11				*	3	1	1		3					1		2				2			1				1						1					1	1				
94	9					*	1										2		2		1				1	3	3				3				2				1	1				
90	10						*	1	4	2	5	2	3	3				2	4	1			1	1	1	1		1									1			2		3		
41	13							*	2		2	3		1	2				2		2			2				3	2	2			1		5	1		1		2	1			
109	9								*			7						1		2		2	3	1	1	1	1	1	2			1	1	3			1		1	2				
117	9		1							*	3			1		1			2	2	4	1				2	1		1		2							1						
60	11										*		1	1	2	2		4	2			4						1		2	1		2	1	3	1				1		1		
8	11							1			*	1	1	1	1		3		2					1	1			4	4	2						2	1			2	1	1	1	
1	9											*	1	1			1					3		1	1		2		1		4					2		1		1	1	1		
71	10												*	1	1	1	1	1	1	1	1			1	4		1				2	3		2	1			1		7	1	2		
59	9													1	*	1		2	1		3	1			1	1			1	1	2	1		2	1			3		1	2			
124	9												1			*	1	1			1		1	1	1	1	3		1		1	1		1	5		1	2	1	2		1	1	
86	9																*		1		1		1				1		1	1	1	1	1	1		1	1	1				1	1	
63	9																	*	2		1	2					1	1						1		1	1	1						
50	8					1										1			*			2		1			2	2											1		1			
49	10																			*	1		1		1					1						1		1			2	2		
68	7												1								*	1		1	1						1		1	2				1			2			
88	8																				*	3	1					1	1						1	1			1		1		1	
84	7										1												*	1	1				1						1	1					3	2	2	
24	6																					1		*	1	2				3	1	2		3	1	2		1			2	1		
46	7																					2			*	1		3	1			2		3	1	1		1			2	1		
35	6																								*						2		3	1	1		1			2	1			
110	7																										*			2		1	1		1	1		1	1		3	1		
64	6																											*				1				1		1			1		2	
23	7																												*	1	1	1	1	1		1	4	1	1			2		3
31	8																													*					1	1						2		
93	6																			1						1					*	1	1		1						3	3	2	
83	4																																*								1			
75	5																																	*	2				1			5	1	
140	5																																		*			2	2	2	2	1	1	
27	6																													1						*	1	1	2	1		1	1	
104	4																										1										*	1	2	1		1		
123	5																																					*	1	2		1		
105	3																																						*			1		
103	4																																						1	*	1	1		
97	3																																								*		1	
89	3																																									1		*

Figure 2

ID	Age	41	1	109	94	117	8	63	59	124	86	50	88	49	84	24	68	110	23	64	93	75	27	140	83	97	89	123	105	106	174	103	148	111	116	137	139	119	183	147	131	153	143	159	161	155									
41	15	*	1	2			3	1			3	1	1	2	2			2	1							1	3	1		2	1		1			1		2		1			1	2											
1	11		*	1	2	1	2	2		1			1	1	2	1	1			1		2	1	1	2	2	1	1	2	2	1	1	1		1	1			1			1		1	2	1									
109	11			*	1	1				1				1	2	1	1				1						1							1									1		1										
94	11				*					1	1		1				1	1			2	1					1								1								1		1										
117	11					*	1			2				2	1			1			3						1							4				1					1		1		2								
8	13						*	1	1		2				1		1	1	2					1	1	1	1		1	1					1					1		1		1		1									
63	11							*				3			1		1	2					1		1	1	1					1	1	1					1	1	1		1		1		1								
59	11								*		2									1	1			1	2		1	2									1	1	1			1		1		1		1							
124	11									*	3							1				1	2		2		1	1							2		2				1														
86	11										*	1	1		1			2	4	2	1	2		2					1	3		1	3		1	3	3	3	1	1	2		1	2		1	5								
50	10											*	1		1			1	1	3	1						1		1						4	1	2		2			1	1	2		2	1		3	1					
88	10												*				4	2	1	2				3		1				1				1	1			1	1	1	1		1	2		1		1	2						
49	12													*				1	1			1			1		1		2					2					1			2			1										
84	9														*	1		2						1			1	1		2						1			1	2	4			7		2									
24	8															*								1				1	1		4	1	1	2	3	1	1	1	1	1	2		1	4	1		1	1							
68	9																*	1					1		1	1				1	1	1	3	1	3	1				3	2		2			1	2								
110	9																*		1	4	1		2		1	1	1		1					1								1			1		1								
23	9																		*	1								1	1						2	1		1					1			1	1								
64	8																	*	2	4	4						1	4						2	1		1			1				2											
93	8																		*	2	1	1	6	1				*		1				1	2	1	2	1	2	1	3		1	2	2	3	1								
75	7																				*						1	1							2	4	2	3	3	2	1	1	3		3	1	3		1						
27	8																					*		2		1	1			3				4						1	2	1	1	1			1								
140	7																						*					1									2	2			1			1			1								
83	6																					*					*			2	1	1							1		1		2	2	3	3	1								
97	5																											*		1						1				1		1						1							
89	5																											*		1									1				1						1						
123	7																										*		1										1				1					1		2					
105	5																										*		1												2		1					1		1					
106	5																										*		2	1													3		2				1						
174	4																										*		3													4	2							1					
103	6																											*		2													4	2							4				
148	4																											*		4													4	1	1	3		1		1					
111	4																											*		2													1	1		1	2		2		1				
116	4																											*		1	1	1	1	6	1							1	1	2	1	1		1		1					
137	4																											*		1														1	1	1		1		1					
139	3																											*		1																1	1		1		1				
119	4																											*		1																1		2	1		1				
183	3																											*		1																	1	3		2	1				
147	3																										*		1																		1	3	2	1					
131	4																										*		1																				1						
153	3																										*		1																						2		2		
143	3																										*		1																							1			
159	3																										*		1																										
161	3																										*		1																										
155	3																										*		1																										

Figure 4

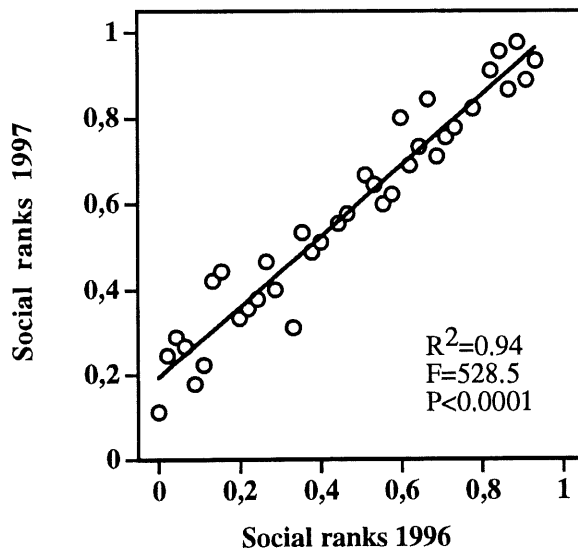
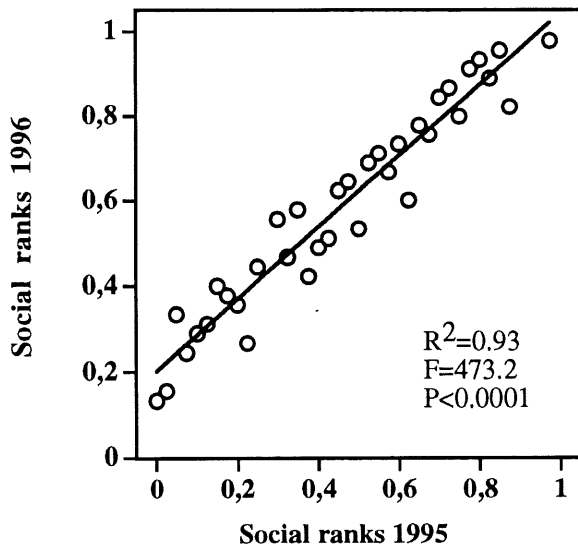
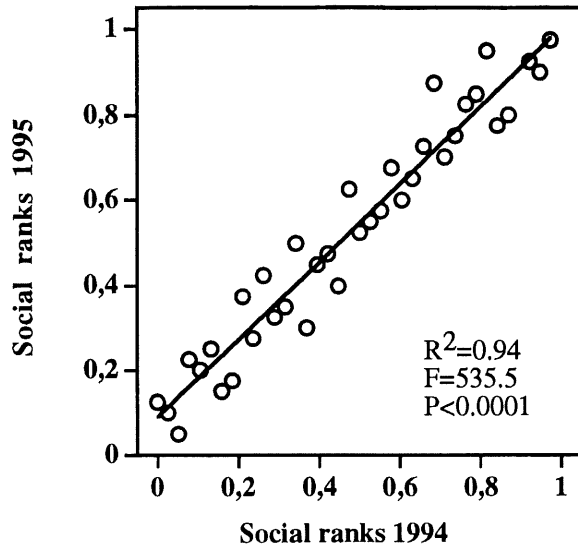


Figure 5

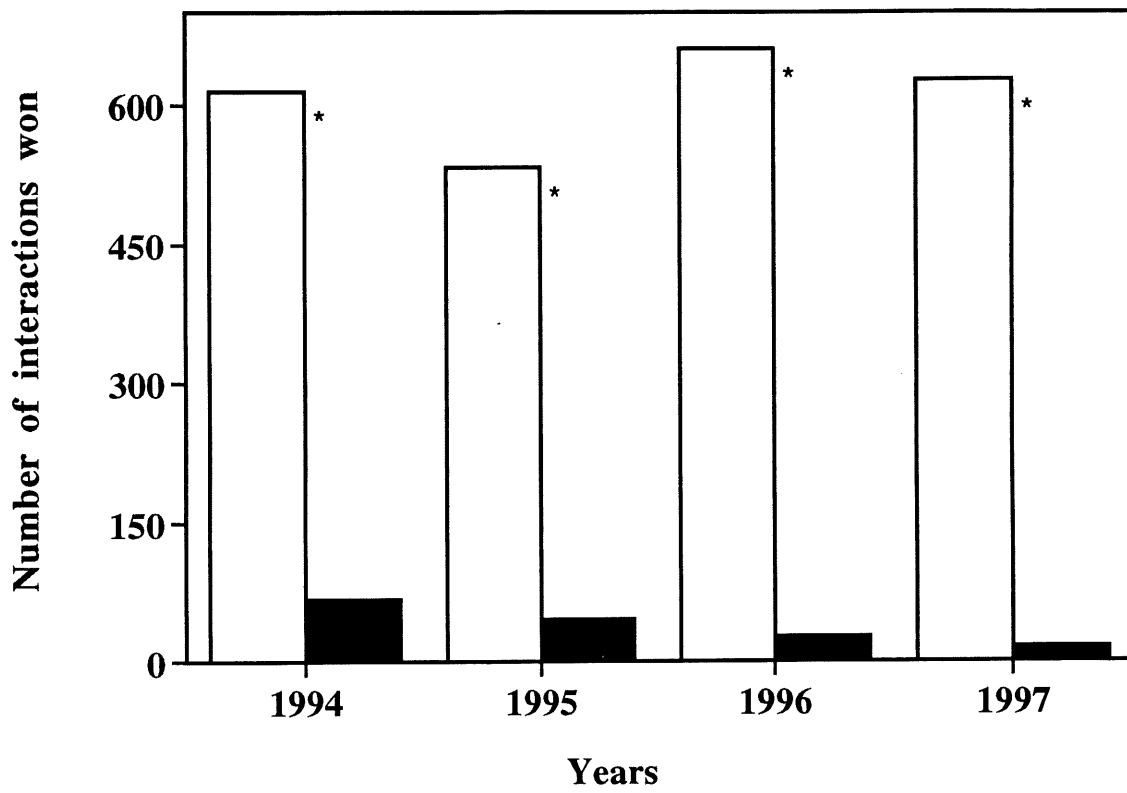


Figure 6

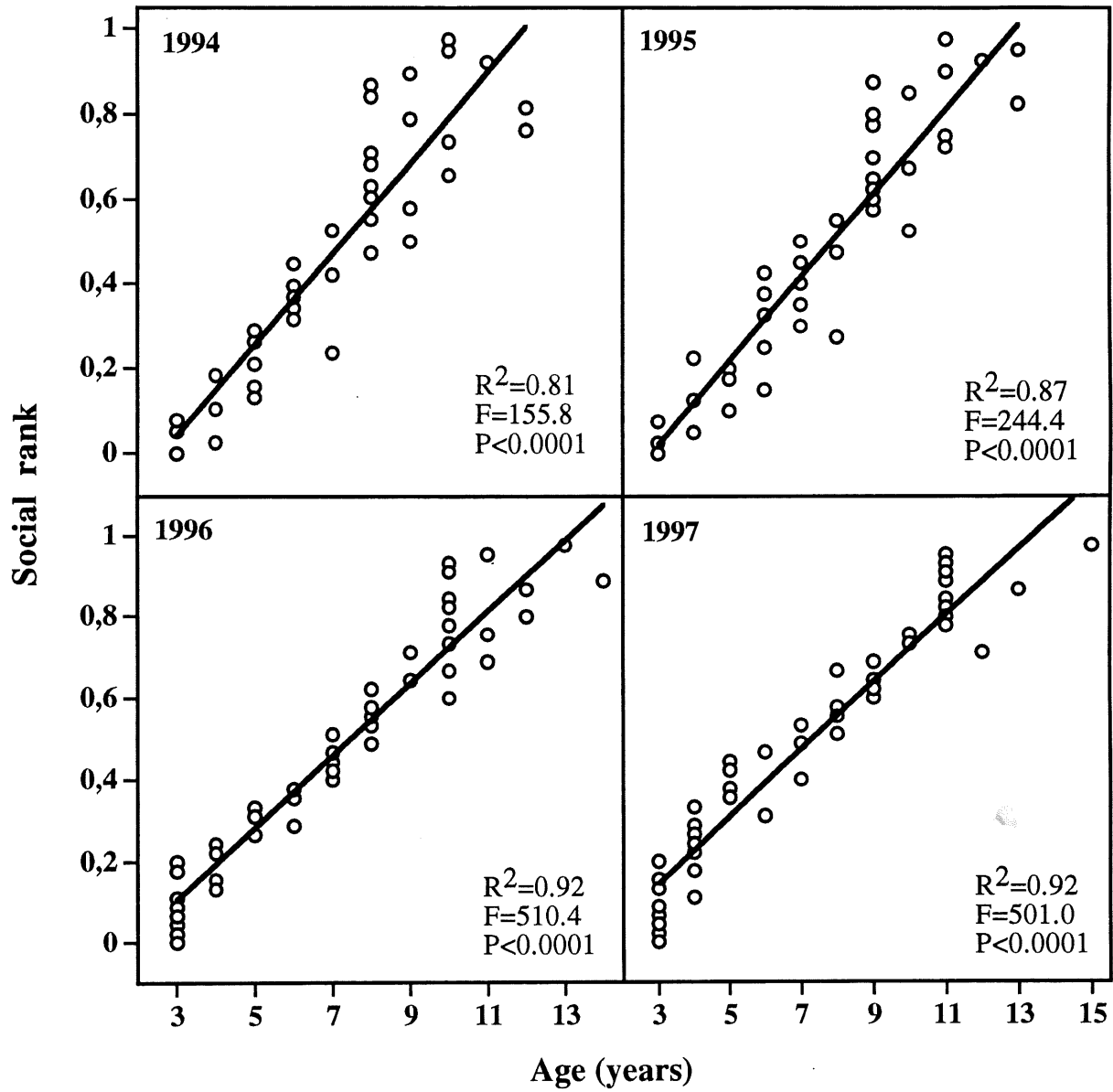


Figure 7

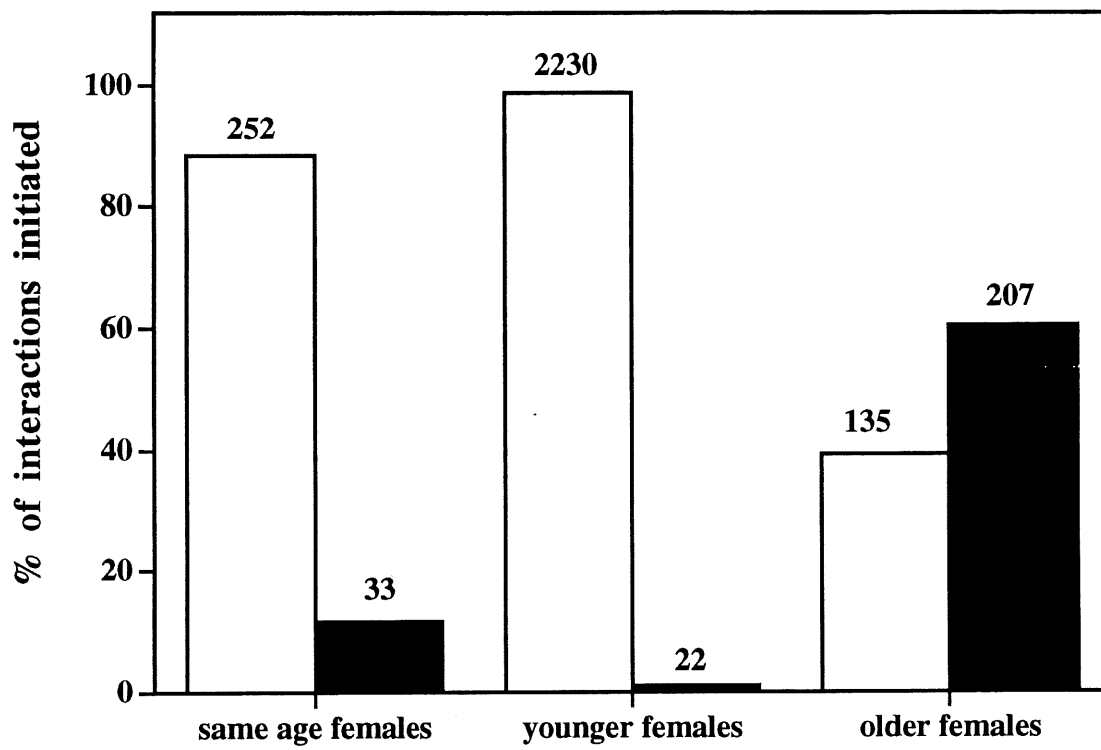


Figure 8

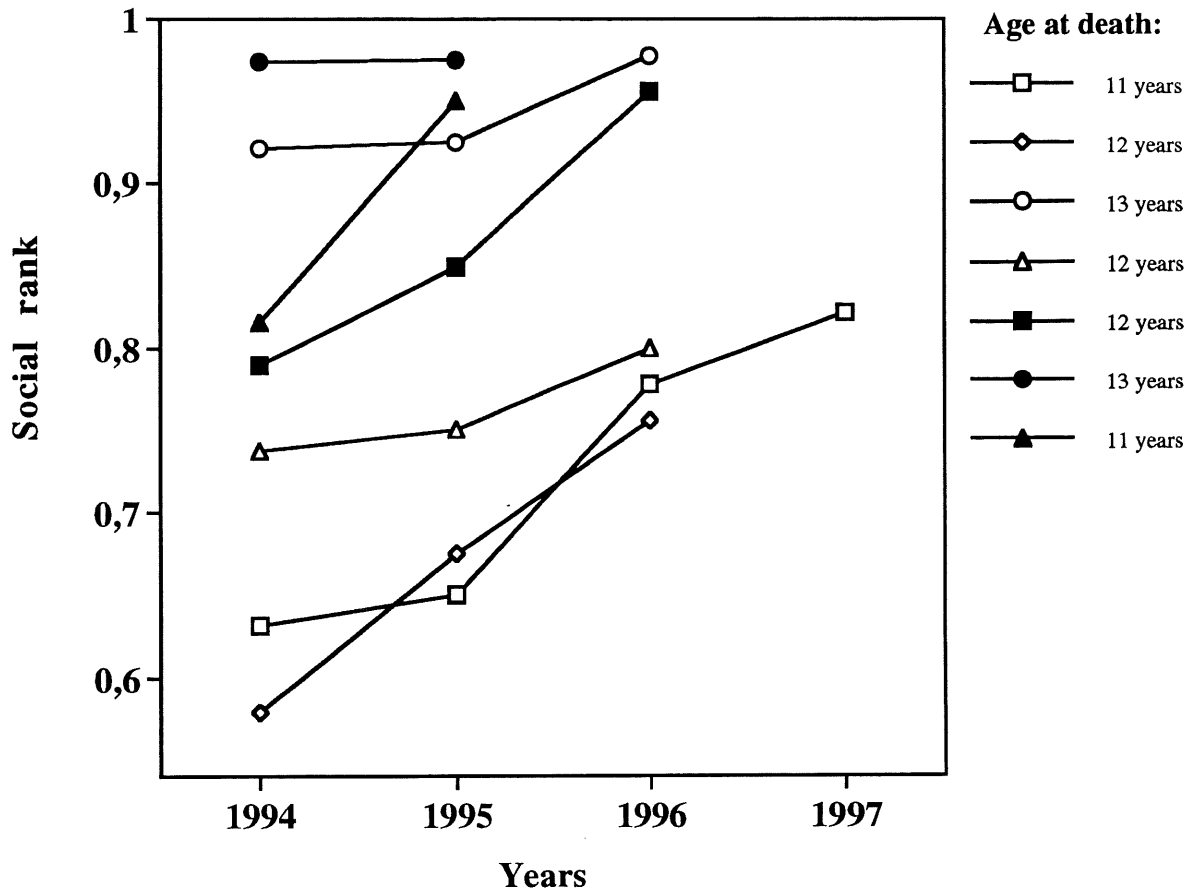


Figure 9

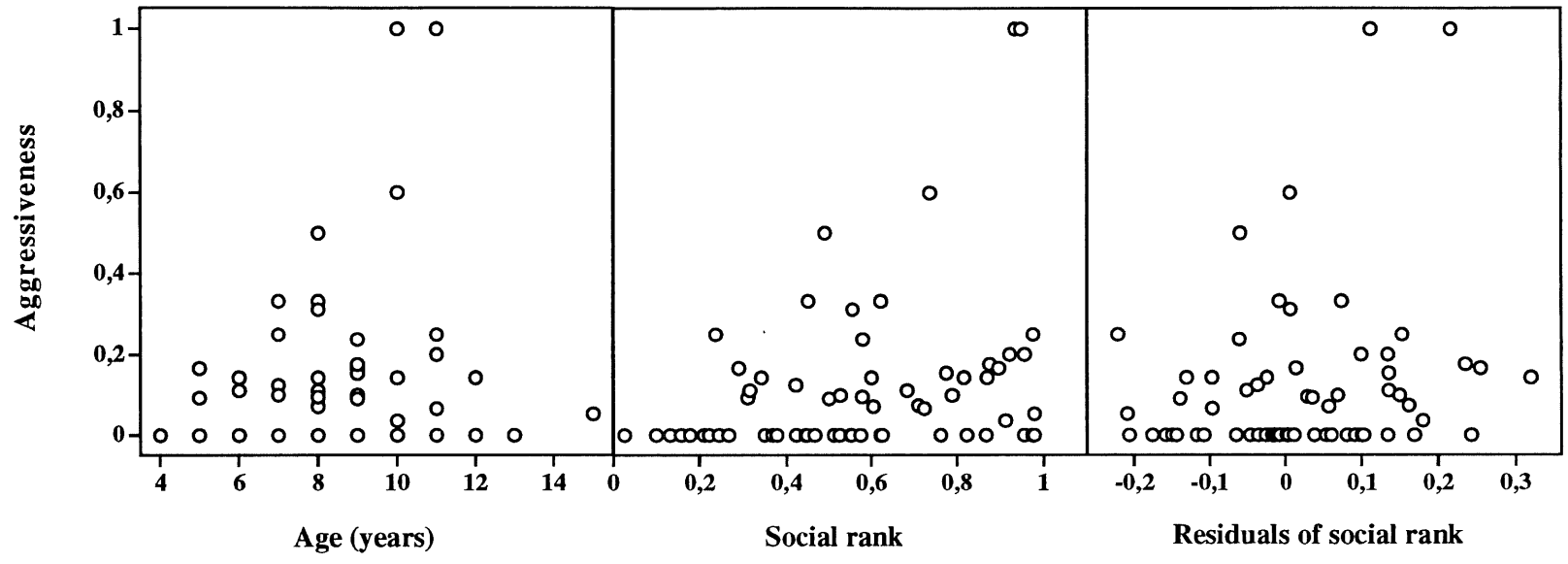


Figure 10

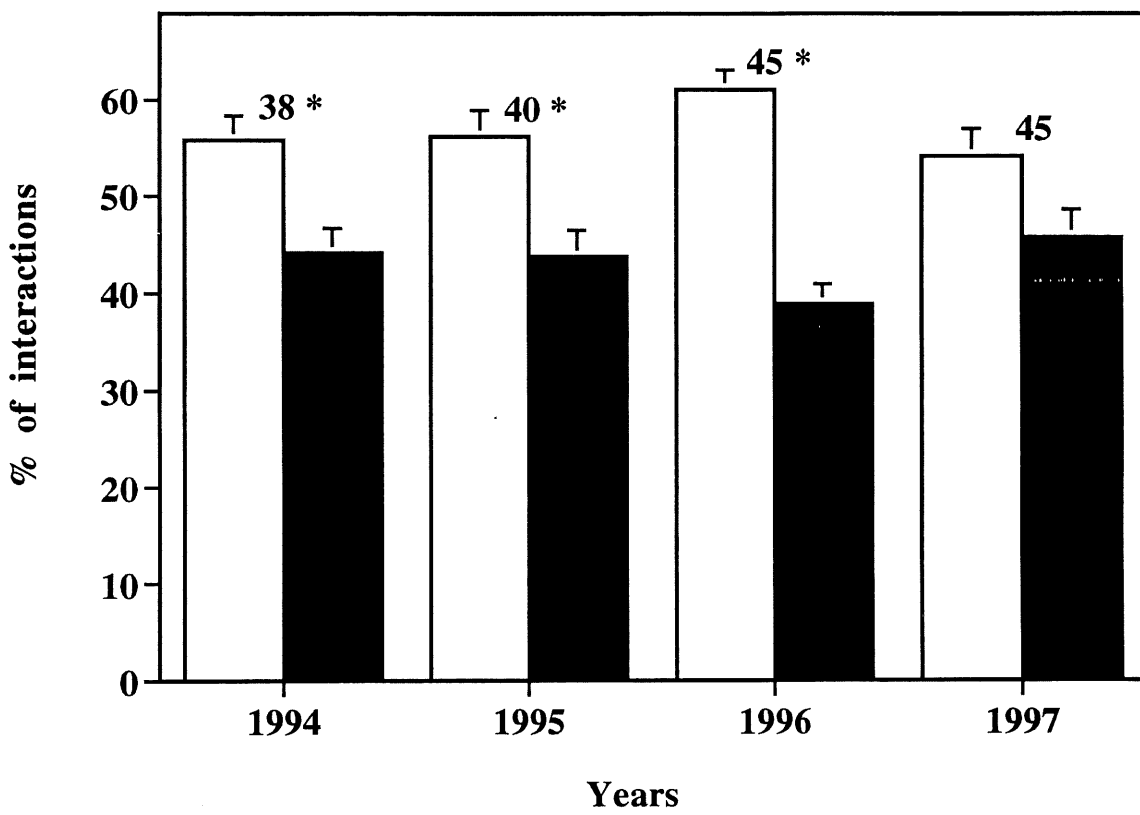


Figure 11

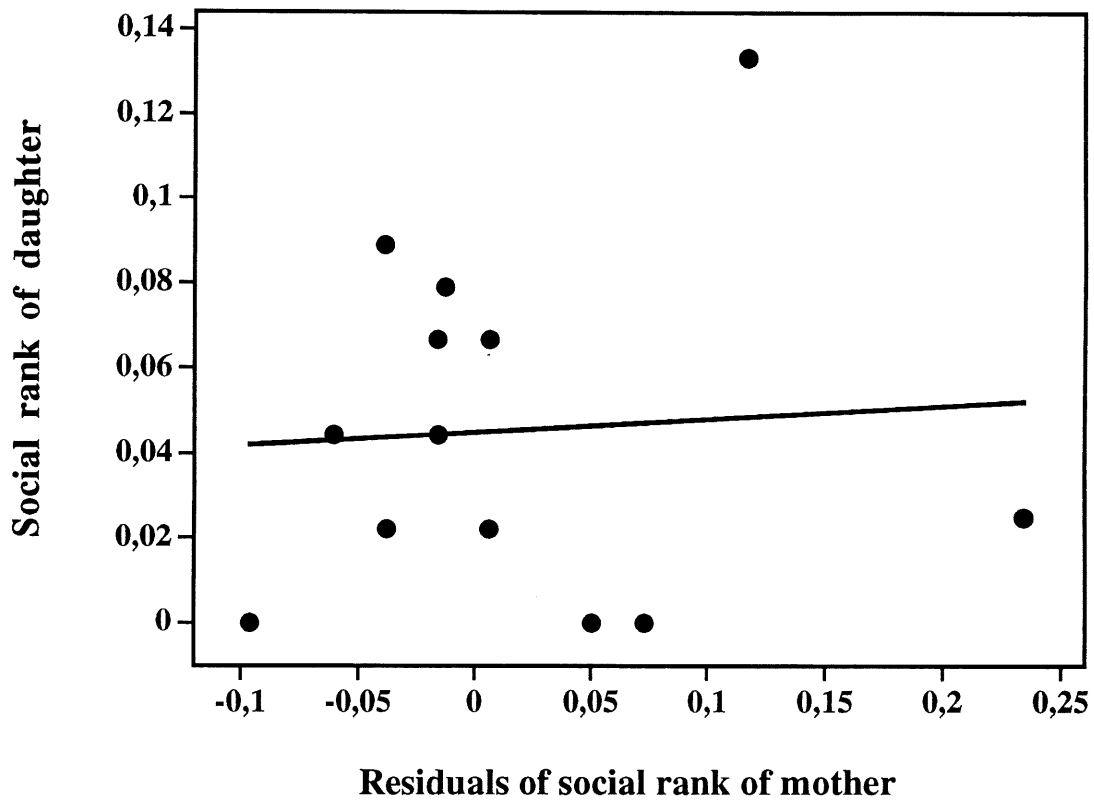


Figure 12

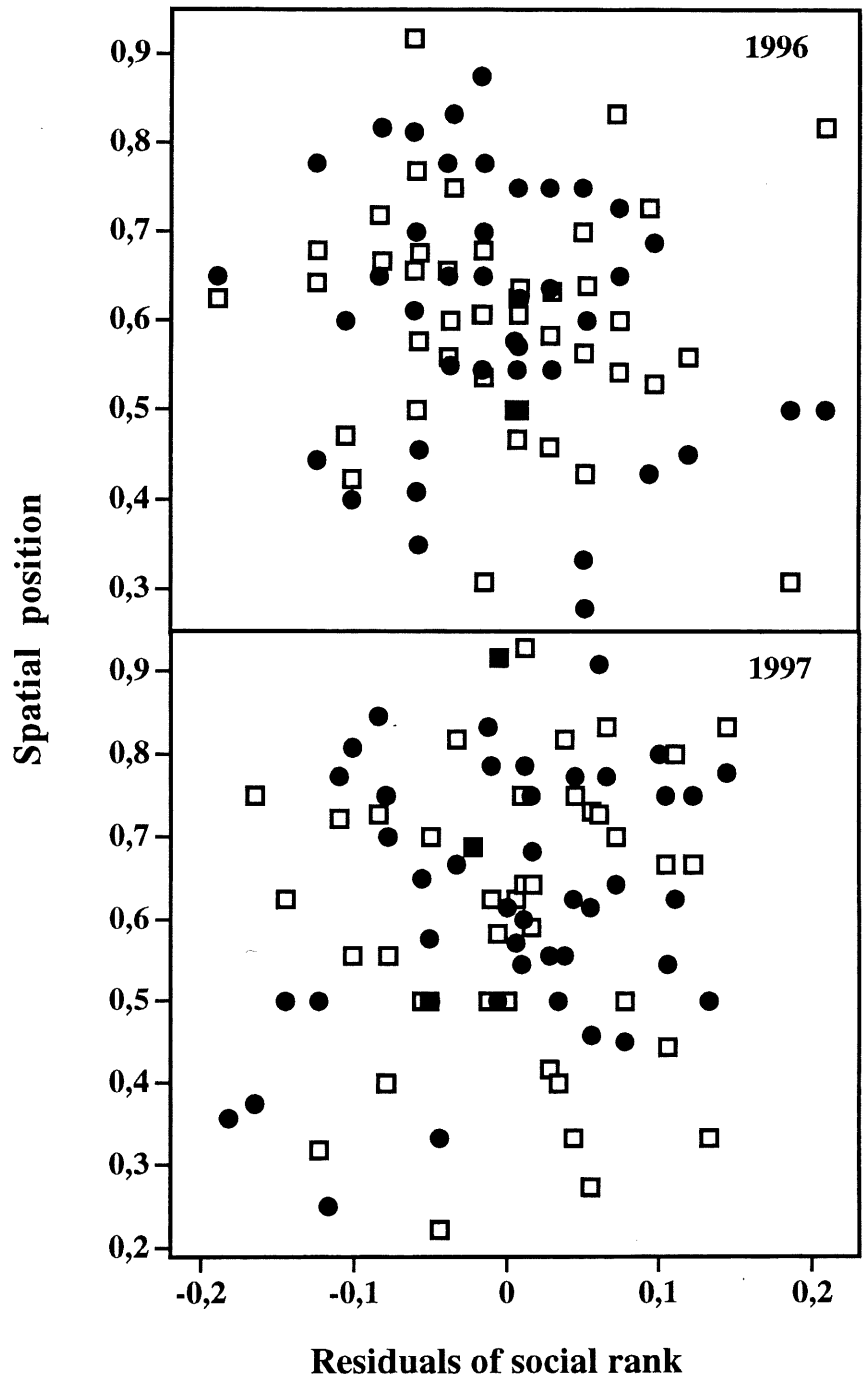


Figure 13

2.2

Côté, S.D. Determining social rank in ungulates: a comparison of aggressive interactions recorded at a bait site and in natural conditions. Ethology (soumis).

Running title: Aggressive interactions at a salt lick

Groupe de recherche en écologie, nutrition et énergétique, Département de biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, PQ, J1K 2R1, Canada

Determining social rank in ungulates: a comparison of aggressive interactions recorded at a bait site and in natural conditions

Steeve D. Côté

Abstract

Researchers often assume that dyadic interactions at bait sites have similar outcomes to those occurring in natural conditions, but this assumption has seldom been tested. I used aggressive interactions recorded during 1994-97 among marked mountain goats (Oreamnos americanus) to compare dyadic relationships near an artificial salt lick with those observed in natural conditions. I also examined how observations recorded at the lick affected the structure of dominance matrices. The probability of winning an encounter was strongly and positively related to age in natural conditions and at the salt lick. The proportion of interactions that adult females lost to 2-year-olds and the proportion won by the younger individual among adult females, however, more than doubled at the salt lick compared to natural conditions. Two-year-old females were 22 times more likely to win interactions against two-year-old males at the lick than in natural conditions. A decrease in the directional consistency index revealed that the outcomes of repeated encounters of the same dyad were more inconsistent at the salt lick than elsewhere. When interactions recorded at the lick were added to female dominance matrices, the number of inconsistencies more than doubled and the strength of the inconsistencies increased 2 to 8 times compared to matrices restricted to interactions recorded under natural conditions. Interactions seen at the salt lick changed substantially the rank of individual goats in the hierarchy. Because interaction rates were high and animals were very concentrated at the trap

site, individual recognition may have been difficult, explaining the differences observed in dyadic relationships at the lick compared to natural conditions.

Corresponding author: Steeve D. Côté, Institute of Terrestrial Ecology, Hill of Brathens, Glassel, Banchory, AB31 4BY, UK. E-mail: s.cote@ceh.ac.uk

Number of words: 3 883

Introduction

The study of dominance relationships among animals has interested ethologists since the early 1920's (Drews 1993). Because the observation of aggressive behavior is difficult in natural conditions, much research, especially on ungulates, has relied on observations recorded in captivity or at baiting sites (Clutton-Brock et al. 1976; Townsend & Bailey 1981; Hall 1983, 1986; Masteller & Bailey 1988; Alados & Escós 1992; Cassinello 1995). In natural conditions, observations were often conducted near small defensible resources: waterholes (Berger 1977; Rutberg & Greenberg 1990; Møller et al. 1996), natural salt licks (Chadwick 1977; Singer 1977) or supplemental feeding sites (Ozoga 1972; Espmark 1974; Grenier et al. 1999). Behavioral observation of ungulates has often been conducted at artificial feeding sites or artificial salt licks (Ozoga 1972; Clutton-Brock et al. 1976; Masteller & Bailey 1988; Hall 1986), on the assumption that dyadic interactions seen at bait sites would have similar outcomes to interactions occurring in natural conditions. This important assumption, however, has seldom been tested (but see Clutton-Brock et al. 1976) and, if incorrect, may invalidate the results of studies assessing the role of social rank on the evolution of life history traits.

Among those ungulates for which the agonistic interaction rate of adult females has been documented, mountain goats (*Oreamnos americanus*) are the most aggressive (Fournier & Festa-Bianchet 1995). Females are organised in highly linear and stable dominance hierarchies that are strongly correlated with age (chapter 2.1). Dominance appears to be important in the social organization of mountain goats, because kid production increases with maternal rank (chapter 3.1).

I compared behavioral observations collected at an artificial salt lick and in natural conditions to test whether dyadic relationships in mountain goats were consistent in the two situations. Because age strongly affects social rank, I compared age and dominance at the salt lick and in natural conditions. Finally, I determined how observations recorded at the lick

affected the proportion of interactions won by the same animal within dyads and the social rank of individuals in the dominance hierarchy.

Materials and Methods

I studied the Caw Ridge (54°N, 119°W) mountain goat population in west-central Alberta (Canada) in the front range of the Rocky Mountains. Goats used about 28 km² of alpine tundra and open subalpine forest at about 2000 m of altitude. The population of mountain goats at Caw Ridge ranged from 92 to 114 individuals during the study.

From 1988 to 1997, 207 mountain goats were marked and measured. Goats were captured in 4 remotely-controlled wooden box traps and 5 self-tripping Clover traps (Clover 1956) baited with salt. Adults were drugged with xylazine hydrochloride, whose effect was reversed by injection of idazoxan (Haviernick et al. 1998). Côté et al. (1998) provide further details on capture procedures. Animals were marked with canvas collars and Allflex plastic ear tags. All females ≥3-year-old were marked during the study. Unmarked juvenile (1-2-years-old) goats were sexed and aged according to body size and horn characteristics (Smith 1988).

The exact age was known for all goats born after 1987. For goats first caught as adults, age was determined by the number of horn annuli (Smith 1988).

My assistants and I recorded goat agonistic encounters from late May to mid-September 1994-97, using ad libitum and focal sampling (Altmann 1974). We used spotting scopes (15 - 45X) to sample goat behavior at distances of 200 to 700 m during >1,700 h of observation. I recorded interactions at the traps (artificial salt lick) from a blind at approximately 80 m distance. Goats often licked salt that has leached on the ground around the traps, and interacted at trap entrances and around the traps. Individuals came to the trap site in nursery groups of 13 to 75 individuals (mean of 31), congregating on approximately 70 m². We observed 5, 779 interactions in natural conditions during 255 d, and 905 interactions at the traps in 24 d of trapping. Sampling at the traps was most intense in 1995 and 1997. The initiator, winner and loser were noted for each interaction (Hand 1986). The outcomes of most agonistic encounters were very evident and I defined an interaction as resolved when one of the opponents withdrew during the encounter (Locati & Lovari 1991; Drews 1993). Aggressive behaviors included present threat (broadside orientation during which apparent size is enhanced through arching of the back), horn threat (display or use of the horns), rush threat (quick movement toward an opponent) and orientation threat (a low-intensity form of rush threat involving walking) (see Chadwick 1977 for more details). Submissive behaviors included orientation avoidance (slowly

avoiding the opponent by walking or staring) and rush avoidance (quickly moving away from the antagonist) (Chadwick 1977).

Statistical analyses

I calculated the linearity of dominance hierarchies with the linearity index h' developed by de Vries (1995). The h' index is based on Landau's index h (Landau 1951) but takes into account unknown relationships to test linearity. To determine the statistical significance of h' for each dominance hierarchy, a two-step randomization process using 10,000 randomizations was performed (de Vries 1995). Because dominance hierarchies were strongly linear in all years (chapter 2.1), I ranked individuals in annual hierarchies that were most consistent with a linear hierarchy according to the method of de Vries (1998) (Fig. 3). This ranking method is more reliable than the win/loss ratio technique used by Fournier & Festa-Bianchet (1995), as discussed in chapter 2.1. The dominance hierarchy was reorganized by an iterative procedure (1000 randomizations) that ranks the individuals by minimizing the number and strength of inconsistencies in the matrix. An inconsistency occurs when individual j dominates i , and j 's rank is lower than i 's (de Vries 1998). The rank difference between two individuals involved in an inconsistency is the strength of that inconsistency (de Vries 1998).

For each matrix, I calculated the directional consistency index (DC; van Hooff & Wensing 1987). DC is calculated across all dyads as the total number of interactions whose outcome is in the most frequent direction within each dyad (H) minus the number of interactions occurring in the less frequent direction (L) divided by the total number of interactions performed by all individuals ($DC = (H - L)/(H + L)$). The DC index ranges from 0 (equal exchange) to 1 (complete unidirectionality). All calculations were performed with Matman 1.0 for Windows (Noldus Information Technology 1998).

I used goodness of fit G-tests to assess the effects of sex-age class on the probability of winning an encounter. Expected frequencies were calculated assuming that each class would win an equal proportion of interactions.

Results

Adult females (≥ 3 -year-old) won all interactions with yearlings, independently of the site ($n = 934$). The proportion of interactions won by adult females against 2-year-olds, however, decreased by about 10% between natural conditions and the salt lick. Adult females lost against 2-year-old males more than twice as often (9 to 20%) at the salt lick compared to natural

conditions ($G_1 = 9.8$, $p = 0.001$, Fig. 1). Adult females lost 1% of interactions against 2-year-old females in natural conditions and 9.1% at the salt lick ($G_1 = 23.8$, $p < 0.0001$, Fig. 1). Finally, 2-year-old females won 31.0% of encounters with 2-year-old males at the salt lick compared to only 1.4% in natural conditions ($G_1 = 18.0$, $p < 0.0001$, $n = 102$).

Among adult females, the proportion of dyadic interactions won by the younger adult female more than doubled (6 to 13%) at the salt lick compared to natural conditions ($G_1 = 22.7$, $p < 0.0001$, Fig. 2). In addition, considering only cases where the younger female won, females beat significantly older opponents at the salt lick than in natural conditions (salt lick: 2.09 ± 0.22 yr older, $N = 55$; elsewhere: 1.45 ± 0.06 yr older, $n = 157$; $Z = -1.8$, $p = 0.03$).

The number of interactions recorded at the salt lick was insufficient to construct independent dominance matrices. Therefore, I added all interactions (including retaliations) seen at the salt lick to dominance matrices based on interactions recorded in natural conditions, using the two years with adequate sample size (1995 and 1997). When I added interactions recorded at the salt lick, the directional consistency index decreased from 0.951 to 0.924 in 1995, and from 1.000 to 0.976 in 1997. In addition, the number of inconsistencies more than doubled (Table 1). More importantly, the strength of these inconsistencies doubled in 1995 and increased by a factor of 8 in 1997 (Table 1). When interactions recorded at the salt lick were included in matrices, many goats (37.5% in 1995, 51.1% in 1997) changed rank, creating differences of up to 5 ranks (Fig. 3).

Discussion

It is generally expected that aggressive behaviors should be more frequent at bait sites where resources are more concentrated than in natural conditions (Clutton-Brock et al. 1976; Hall 1983; Barrette & Vandal 1986; Masteller & Bailey 1988; Grenier et al. 1999). Dyadic relationships, however, are thought to be similar in all environments (Clutton-Brock et al. 1976). Hall (1983) found that social ranks were almost identical in captive red deer (*Cervus elaphus*) hinds observed in a large enclosure and at feeding troughs. Similarly, the provisioning of food had little effect on the social ranks of highland ponies and cows, although three of the younger cows moved several ranks up the hierarchy when food was provided (Clutton-Brock et al. 1976). Masteller & Bailey (1988) reported that the dominance order among sex-age classes of mountain goats at a bait site was similar to that reported at mineral licks, except that two 2-year-old males dominated adult females at the bait site and not at licks. One could argue, however, that in both cases goats were observed in confined situations. In my study,

aggressive interactions at the salt lick had markedly different outcomes compared to interactions seen in natural conditions. Most importantly, all measures used to describe dominance relationships changed significantly when interactions recorded at the salt lick were included.

Two-year-old females almost never won against 2-year-old males in natural conditions (see also Chadwick 1977), but won >30% of their encounters with 2-year-old males at the salt lick. Similarly, there was a substantial increase in the proportion of interactions won by the younger female in interactions among adult females at the salt lick. The inclusion of interactions recorded at the salt lick significantly obscured age-related dominance relationships. When those interactions were excluded, age was very strongly correlated with social rank ($R^2 > 0.9$), and older females won 94% of interactions against younger females (chapter 2.1), similarly to what has been found for other ungulates (Thouless & Guinness 1986; Festa-Bianchet 1991).

The directional consistency index decreased when I included interactions recorded at the salt lick, indicating that encounters within the same dyad were less consistent there than in natural conditions (van Hooff & Wensing 1987). Furthermore, adding interactions recorded at the salt lick modified individual dominance ranks, and may consequently affect the analyses of potential effects of social ranks on adult female fitness.

I suggest that the discrepancy observed in the outcomes of aggressive interactions is due to the concentration of animals near the traps. Because there was much activity at the trap site, individual recognition may have been difficult (Lamprecht 1986; Kendrick et al. 1995). Interaction rates at salt licks or other patchily distributed resources are much higher than elsewhere, and potential threats can come from many directions (Berger 1977, Chadwick 1977; Grenier et al. 1999). Animals likely use visual cues to recognize each other (Kendrick et al. 1995) and may not correctly identify opponents in crowded situations. At the trap site, individuals appeared to retreat from all threats coming from directions in which they could not identify the initiator. When approached from behind, a goat licking salt often initiated a submissive avoidance behavior. In natural conditions, the rate of aggressive interactions was lower and the average distance between animals was likely greater than at the trap site, thus individuals were probably rarely surprised by another goat approaching from behind. When the initiator (and eventual winner) of the interaction was normally subordinate to the receiver, inconsistencies in dyadic dominance relationships were created (de Vries 1998). Dominant goats often retaliated immediately after losing an encounter at the salt lick, but unfortunately I did not systematically record this behavior. Immediate retaliation would be expected if goats first

reacted submissively when they could not at first identify their opponent, but then retaliated if the initiator was a subordinate.

Alternatively, goats could be more aggressive at the trap site because salt is a patchy and defensible resource (Clutton-Brock et al. 1976; Appleby 1980; Schoener 1983), unlike most of the vegetation eaten by goats (Geist 1974; Thouless 1990). If goats were willing to take more risks to lick salt than to eat grass, inconsistencies would appear in dyadic relationships. Subordinates that won interactions at the salt lick, however, did not normally try to use the site from where they displaced the dominant goat, and when they did they usually experienced retaliation. Future studies of dominance relationships in confined situations should pay particular attention to retaliatory interactions, to determine how often a normally subordinate winner will actually obtain access to a resource.

Although results may differ for other species, my observations suggest caution in the interpretation of aggressive encounters recorded in confined situations such as baiting or supplemental feeding sites. These social interactions may not be representative of natural conditions and may bias the assessment of dyadic relationships. More than 50% of adult females, for example, changed rank in 1997 when I included interactions recorded at the salt lick. So many individuals incorrectly ranked could lead to misleading conclusions about the role of dominance in structuring the social organisation of a species, or the potential effects of dominance on fitness attributes. Researchers should be aware of this phenomenon and interpret published studies and their own results accordingly.

Acknowledgements

I thank C. Beaudoin, F. Boulanger, D. Dubé, A. Peracino, G. Simard, L. Vallières and S. Wendenbaum for help with field work. The Caw Ridge mountain goat project was financed by the Alberta Conservation Association; the Alberta Natural Resources Service; the Alberta Sport, Recreation, Parks, and Wildlife Foundation; the Alberta Wildlife Enhancement Fund; the Fonds pour la Formation de Chercheurs et Aide à la Recherche (Québec); the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada; the Rocky Mountain Goat Foundation, and the Université de Sherbrooke. I thank personnel of the Alberta Lands and Forest Service and the Alberta Natural Resources Service for logistic support, especially K. G. Smith. I am grateful to M. Festa-Bianchet, B. Y. Gallant, and H. de Vries for discussion and comments on previous drafts of the manuscript. This is contribution no. XXX of the Groupe de recherche en écologie, nutrition et énergétique, Université de Sherbrooke.

Literature Cited

- Alados, C. L. & Escós, J. M. 1992: The determinants of social status and the effect of female rank on reproductive success in Dama and Cuvier's gazelles. *Ethol. Ecol. Evol.* **4**, 151-164.
- Altmann, J. 1974: Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* **49**, 227-267.
- Appleby, M. C. 1980: Social rank and food access in red deer stags. *Behaviour* **74**, 294-309.
- Barrette, C. & Vandal, D. 1986: Social rank, dominance, antler size, and access to food in snow-bound wild woodland caribou. *Behaviour* **97**, 118-146.
- Berger, J. 1977: Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **2**, 131-146.
- Cassinello, J. 1995: Factors modifying female social ranks in *Ammotragus*. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **45**, 175-180.
- Chadwick, D. H. 1977: The influence of mountain goat social relationships on population size and distribution. In: *Proceedings of the First International Mountain Goat Symposium* (Samuel, W. & MacGregor, W. G., eds). Kalispell, Montana, pp. 74-91.
- Clover, M. R. 1956: Single-gate deer trap. *Calif. Fish & Game* **42**, 199-201.
- Clutton-Brock, T. H., Greenwood, P. J. & Powell, R. P. 1976: Ranks and relationships in highland ponies and highland cows. *Z. Tierpsychol.* **41**, 202-216.
- Côté, S. D., Festa-Bianchet, M. & Fournier, F. 1998: Life-history effects of chemical immobilization and radiocollars on mountain goats. *J. Wildl. Manage.* **62**, 745-752.
- Drews, C. 1993: The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* **125**, 283-313.
- Espmark, Y. 1974: Dominance relationships as a possible regulating factor in roe deer and reindeer populations. In: *The behavior of ungulates and its relation to management* (Geist, V. & Walther, F., eds). IUCN, Morges, Switzerland, pp. 787-796.
- Festa-Bianchet, M. 1991: The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav.* **42**, 71-82.
- Fournier, F. & Festa-Bianchet, M. 1995: Social dominance in adult female mountain goats. *Anim. Behav.* **49**, 1449-1459.
- Geist, V. 1974: On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *Am. Zool.* **14**, 205-220.

- Grenier, D., Barrette, C. & Crête, M. 1999: Food access by white-tailed deer (Odocoileus virginianus) at winter feeding sites in eastern Québec. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **63**, 323-337.
- Hall, M. J. 1983: Social organization in an enclosed group of red deer Cervus elaphus L. on Rhum. I. The dominance hierarchy of females and their offspring. *Z. Tierpsychol.* **61**, 250-262.
- Hall, S. J. G. 1986: Chillingham cattle: dominance and affinities and access to supplementary food. *Ethology* **71**, 201-215.
- Hand, J. L. 1986: Resolution of social conflicts: dominance, egalitarianism, spheres of dominance, and game theory. *Qu. Rev. Biol.* **61**, 201-220.
- Haviernick, M., Côté, S. D. & Festa-Bianchet, M. 1998: Immobilization of mountain goats with xylazine and reversal with idazoxan. *J. Wildl. Dis.* **34**, 342-347.
- van Hooff, J. A. R. A. M. & Wensing, J. A. B. 1987: Dominance and its behavioural measures in a captive wolf pack. In: *Man and wolf* (Frank, H., ed). Junk Publishers, Dordrecht, pp. 219-252.
- Kendrick, K. M., Atkins, K., Hinton, M. R., Broad, K. D., Fabre-Nys, C. & Keverne, B. 1995: Facial and vocal discrimination in sheep. *Anim. Behav.* **49**, 1665-1676.
- Lamprecht, J. 1986: Structure and causation of the dominance hierarchy in a flock of bar-headed geese (Anser indicus). *Behaviour* **96**, 28-48.
- Landau, H. G. 1951: On dominance relations and the structure of animal societies: I. Effect of inherent characteristics. *Bull. Math. Biophys.* **13**, 1-19.
- Locati, M. & Lovari, S. 1991: Clues for dominance in female chamois: age, weight, or horn size. *Aggr. Behav.* **17**, 11-15.
- Masteller, M. A. & Bailey, J. A. 1988: Agonistic behavior among mountain goats foraging in winter. *Can. J. Zool.* **66**, 2585-2588.
- Møller, A. P., Cuervo, J. J., Soler, J. J. & Zamora-Muñoz, C. 1996: Horn asymmetry and fitness in gemsbok, Oryx g. gazella. *Behav. Ecol.* **7**, 247-253.
- Noldus Information Technology. 1998: *Matman*, reference manual, version 1.0 for Windows. Wageningen, The Netherlands.
- Ozoga, J. J. 1972: Aggressive behavior of white-tailed deer at winter cuttings. *J. Wildl. Manage.* **36**, 861-868.
- Rutberg, A. T. & Greenberg, S. A. 1990: Dominance, aggression frequencies and modes of aggressive competition in feral pony mares. *Anim. Behav.* **40**, 322-331.

- Schoener, T. W. 1983: Simple models of optimal feeding-territory size: a reconciliation. *Am. Nat.* **121**, 608-629.
- Singer, F. J. 1977: Dominance, leadership and group cohesion of mountain goats at a natural lick, Glacier National Park. In: *Proceedings of the First International Mountain Goat Symposium* (Samuel, W. & MacGregor, W. G., eds). Kalispell, Montana, pp. 107-113.
- Smith, B. L. 1988: Criteria for determining age and sex of American mountain goats in the field. *J. Mamm.* **69**, 395-402.
- Thouless, C. R. 1990: Feeding competition between grazing red deer hinds. *Anim. Behav.* **40**, 105-111.
- Thouless, C. R. & Guinness, F. E. 1986: Conflict between red deer hinds: the winner always wins. *Anim. Behav.* **34**, 1166-1171.
- Townsend, T. W. & Bailey, E. D. 1981: Effects of age, sex and weight on social rank in penned white-tailed deer. *Am. Midl. Nat.* **106**, 92-101.
- de Vries, H. 1995: An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.* **50**, 1375-1389.
- de Vries, H. 1998: Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Anim. Behav.* **55**, 827-843.

Table 1: Number and strength of inconsistencies in dominance matrices of adult (≥ 3 -year-old) female mountain goats when aggressive interactions recorded at a trap site were included or not in the matrices.

Year	Natural conditions only	With interactions recorded at the trap site
Inconsistencies*		
1995	4	7
1997	3	7
Strength of inconsistencies*		
1995	20	39
1997	9	74

*see text for definitions (de Vries 1998).

Figure legends

Fig. 1: Proportion of interactions lost by adult (≥ 3 -year-old) female mountain goats against 2-year-olds at Caw Ridge, Alberta, 1994-97. Sample sizes are shown on top of each bar. Grey bars represent interactions observed at the artificial salt lick, white bars represent interactions recorded in natural conditions.

Fig. 2: Proportion of interactions among adult (≥ 3 -year-old) female mountain goats that were won by the older (white) and the younger (grey) female according to observation site. Sample sizes are shown on top of each bar.

Fig. 3: Dominance matrix of adult female mountain goats at Caw Ridge, Alberta in 1997. Individuals are ranked according to de Vries (1998), wins are listed across rows and losses down columns. The first row and column show individual goat numbers (ID) and the 2nd column indicates ranks when interactions recorded at the trap site (marked with +) were included in the matrix of interactions recorded in natural conditions.

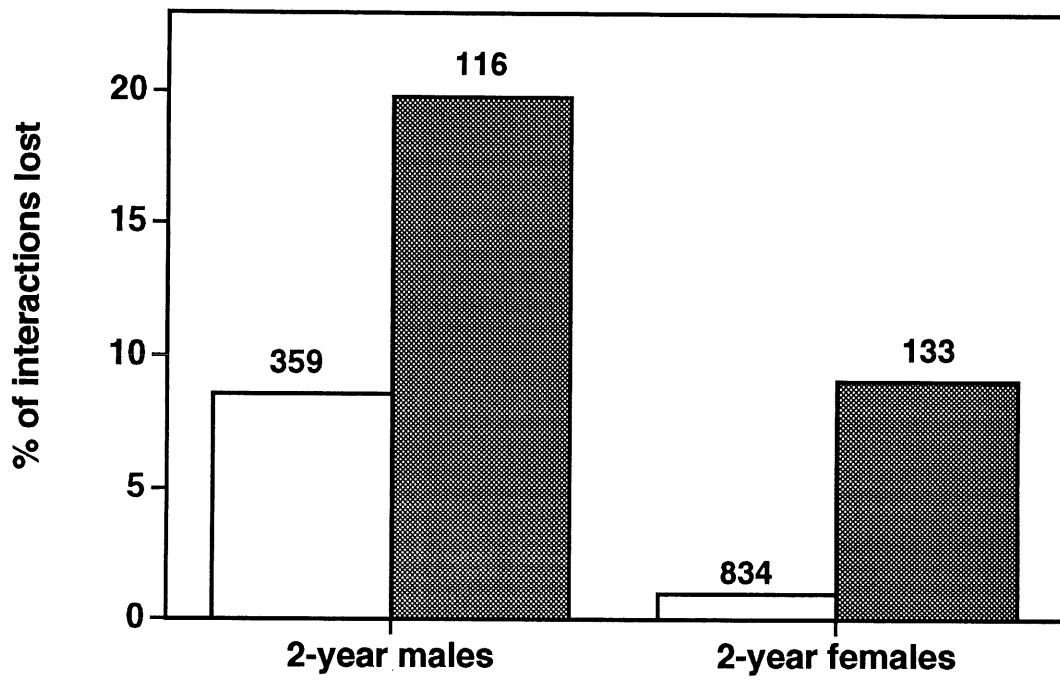


Figure 1

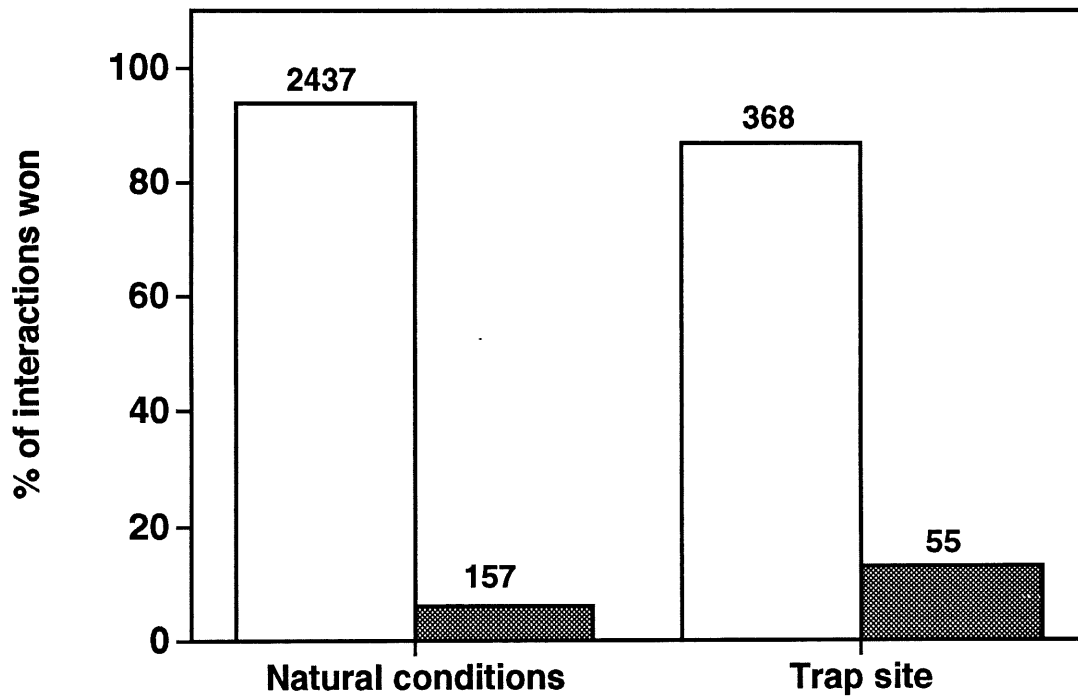


Figure 2

CHAPITRE 3

CARACTÉRISTIQUES MATERNELLES, SUCCÈS REPRODUCTEUR ET RAPPORT DES SEXES

Chez plusieurs espèces de mammifères, le succès reproducteur des femelles est souvent positivement corrélé avec le rang social (revue dans Ellis 1995) et l'âge (Reiter et al. 1981; Clutton-Brock et al. 1982; Sand 1996), jusqu'à la sénescence reproductive. Dans la mesure où le rang social augmente habituellement avec l'âge (chapitre 2), les effets de l'âge et du rang social sur le succès reproducteur ont souvent été confondus. Une composante importante affectant la variabilité du succès reproducteur est la survie juvénile (Clutton-Brock 1988). Plusieurs facteurs peuvent affecter la survie des jeunes ongulés. Par exemple les caractéristiques maternelles telles que l'âge, le rang social et la masse corporelle peuvent influencer la capacité d'investissement maternel et éventuellement la survie des jeunes (Clutton-Brock et al. 1985; Gomendio et al. 1990). Étant donné que la théorie évolutive des stratégies de reproduction prédit que l'effort reproducteur ainsi que l'expérience augmentent avec l'âge (Stearns 1992), en vieillissant les femelles pourraient apporter davantage de soins parentaux et protéger plus efficacement leur progéniture (Reiter et al. 1981; Byers 1997). De façon similaire, les femelles dominantes ou celles avec une masse corporelle élevée pourraient avoir une plus grande capacité d'investissement maternel, augmentant ainsi la probabilité de survie des jeunes (Clutton-Brock 1984; Arnbom et al. 1994; Wauters et al. 1995). Nous avons donc voulu vérifier si l'âge et le rang social des femelles affectaient dans un premier temps la production de jeunes et dans un deuxième temps leur survie, et ce de façon indépendante ou interactive. Les résultats de ces analyses sont présentés dans l'article "Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. *Behav. Ecol.* (soumis)".

D'autres facteurs peuvent influencer la survie des jeunes. Par exemple, la date de naissance et les conditions environnementales durant l'année de naissance peuvent avoir un effet sur la survie, particulièrement à travers la masse corporelle (Rutberg 1987; Rachlow et Bowyer 1991; Birgersson et Ekvall 1997). Les jeunes nés tôt et durant les années où le printemps est hâtif peuvent profiter d'une saison de croissance de la végétation plus longue et atteindre une masse corporelle plus élevée à l'automne (Bunnell 1982; Festa-Bianchet 1988b; Linnell et Andersen

1998). La date de naissance des jeunes et leur masse corporelle peuvent aussi être déterminées en partie par les caractéristiques maternelles (Clutton-Brock et al. 1984, 1986; Berger 1992; Byers 1997). Un objectif de ce chapitre était de déterminer si les caractéristiques maternelles, telles que l'âge et le rang social, ainsi que les variations annuelles de la qualité de la végétation affectaient, indépendamment ou non, la date de naissance, la masse et la survie des jeunes. Les résultats de ces analyses sont présentés dans l'article "Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia* (soumis)".

La survie des jeunes peut aussi dépendre d'événements ponctuels lors desquels la mère a la capacité d'intervenir. Par exemple, la mère peut défendre son jeune contre des prédateurs. Chez les ongulés, plusieurs cas de défense maternelle contre des prédateurs ou des conspécifiques ont été observés (Berger 1978; Lipetz et Bekoff 1980; Smith 1987; Locati 1990). Même si la mère n'intervient pas directement, sa simple présence et la détermination qu'elle a à demeurer près de son rejeton peuvent influencer les chances de survie du jeune de manière importante. Nous avons d'abord mis en évidence que la défense maternelle contre les prédateurs était possible chez les chèvres de montagne et que l'agressivité des femelles n'était pas une réponse à la défense des jeunes envers les conspécifiques, contrairement à ce qui avait été suggéré par Geist (1974). Ces observations sont décrites dans l'article "Côté, S.D., Peracino, A. et Simard, G. 1997. Wolf (*Canis lupus*) predation and maternal defensive behaviour in mountain goat (*Oreamnos americanus*). *Can. Field-Nat.* 111: 389-392". Dans un deuxième temps, les effets en terme de survie de la séparation du jeune de sa mère lors de poursuites par des prédateurs ou à la suite de dérangement d'origine humaine ont été décrits dans la note "Côté, S.D. et Beaudoin, C. 1997. Grizzly bear (*Ursus arctos*) attacks and nanny-kid separation on mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Mammalia* 61: 614-617".

L'ajustement du rapport des sexes de manière à produire davantage de jeunes du sexe qui est susceptible de laisser le plus de descendants est une autre variable pouvant affecter le succès reproducteur des femelles. Trivers et Willard (1973) ont proposé, sous certaines suppositions de base, que chez les espèces polygames où le succès reproducteur des mâles est plus variable que celui des femelles, les femelles en bonne condition (e.g. dominantes) devraient produire plus de fils que de filles alors que le contraire devrait se produire chez les femelles en mauvaise condition. Un modèle alternatif, celui de la compétition pour les ressources locales (Clark 1978;

Silk 1983) présente des prédictions complètement opposées à l'hypothèse de Trivers et Willard (1973), mais en se basant sur des suppositions différentes. Plusieurs études supportent l'un ou l'autre des modèles (revues dans Clutton-Brock et Iason 1986; Hewison et Gaillard 1999), mais la validité des suppositions de base est souvent ignorée. Nous avons donc testé les suppositions de base des deux modèles et vérifié les effets relatifs de l'âge et du rang social des femelles sur l'ajustement du rapport des sexes. Les résultats de ce travail sont décrits dans l'article "Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* (soumis)".

- 3.1** Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. *Behav. Ecol.* (soumis).

Pour l'article complet voir la copie papier à la Bibliothèque du Frère-Théode
Section Monographie QL 737 U53C67 1999

- 3.2** Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia* (soumis).

Pour l'article complet voir la copie papier à la Bibliothèque du Frère-Théode
Section Monographie QL 737 U53C67 1999

3.3

Côté, S.D., Peracino, A. et Simard, G. 1997. Wolf (*Canis lupus*) predation and maternal defensive behaviour in mountain goat (*Oreamnos americanus*). Can. Field-Nat. 111: 389-392.

Pour l'article complet voir la copie papier à la Bibliothèque du Frère-Théode
Section Monographie QL 737 U53C67 1999

- 3.4** Côté, S.D. et Beaudoin, C. 1997. Grizzly bear (*Ursus arctos*) attacks and nanny-kid separation on mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Mammalia* 61: 614-617.

Pour l'article complet voir la copie papier à la Bibliothèque du Frère-Théode
Section Monographie QL 737 U53C67 1999

- 3.5** Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* (soumis).

Pour l'article complet voir la copie papier à la Bibliothèque du Frère-Théode
Section Monographie QL 737 U53C67 1999

CHAPITRE 4

CROISSANCE DES CORNES, ASYMÉTRIE FLUCTUANTE ET TRAITS D'HISTOIRE DE VIE

Bien que les cornes des bovidés soient des organes sociaux importants, les facteurs influençant la variabilité individuelle de leur croissance restent mal connus. Chez la plupart des espèces, les femelles utilisent très rarement leurs cornes lors des interactions sociales et la signification fonctionnelle des cornes chez ces dernières n'est pas claire (Packer 1983). En étudiant les déterminants et les conséquences de la dominance sociale chez les chèvres de montagne, nous avons voulu nous attarder au rôle possible des cornes et explorer plus en détails si la qualité d'un individu pouvait être révélée par l'observation de ses cornes.

Les chèvres de montagne sont très agressives et possèdent des cornes effilées très dangereuses (Geist 1967; Fournier et Festa-Bianchet 1995). La croissance des cornes peut être affectée par des facteurs intrinsèques tels que la croissance lors des années précédentes, la reproduction et la variabilité génétique, mais aussi par des facteurs extrinsèques tels que l'aire géographique et les conditions climatiques (Foster 1978; Miura et al. 1987; Fitzsimmons et al. 1995; Pérez-Barbería et al. 1996). Récemment, il a aussi été suggéré que les patrons de croissance des cornes pourraient être représentatifs de la qualité phénotypique individuelle (Solberg et Sæther 1993). L'asymétrie fluctuante (AF) au niveau des organes bi-latéraux, tels que les cornes ou les bois, a été utilisée comme indicateur de la stabilité durant le développement (Møller et Swaddle 1997). Les individus en meilleure condition présenteraient de faibles niveaux d'AF parce qu'ils seraient plus aptes à contrôler leur développement que les individus en moins bonne condition (Palmer et Strobeck 1986; Møller et Pomiankowski 1993). Par exemple, il a été montré que les individus qui survivaient plus longtemps, qui avaient une meilleure croissance ou qui se reproduisaient plus souvent étaient plus symétriques que les autres (revues dans Møller 1997, 1999, mais voir aussi Clarke 1998). L'AF semble donc corrélée à certains traits d'histoire de vie et apparaît comme un outil intéressant permettant d'identifier les individus en meilleure condition dans une population.

Dans un premier temps, nous avons voulu documenter les patrons de croissance chez les différentes classes de sexe et d'âge et vérifier si la reproduction et les conditions climatiques affectaient la croissance des cornes. Les résultats de ce travail sont présentés dans l'article "Côté, S. D., Festa-Bianchet, M. et Smith, K.G. 1998. Horn growth in mountain goats (*Oreamnos americanus*). J. Mamm. 79: 406-414". Nous avons ensuite comme objectif de déterminer si l'AF au niveau des cornes pouvait représenter la qualité phénotypique individuelle et être corrélée avec le rang social et les traits d'histoire de vie les plus importants. Les relations entre asymétrie, traits d'histoire de vie et dominance sont explorées dans l'article "Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Life-history correlates of horn asymmetry in mountain goats. J. Mamm. (soumis)".

- 4.1 Côté, S. D., Festa-Bianchet, M. et Smith, K.G. 1998. Horn growth in mountain goats (*Oreamnos americanus*). J. Mamm. 79: 406-414.

Pour l'article complet voir la copie papier à la Bibliothèque du Frère-Théode
Section Monographie QL 737 U53C67 1999

- 4.2** Côté, S.D. et Festa-Bianchet, M. Life-history correlates of horn asymmetry in mountain goats. *J. Mamm.* (soumis).

Pour l'article complet voir la copie papier à la Bibliothèque du Frère-Théode
Section Monographie QL 737 U53C67 1999

CHAPITRE 5

DISCUSSION GÉNÉRALE

La discussion est organisée en quatre parties présentant les implications des résultats obtenus à chacun des chapitres. La première partie de ce travail a permis de vérifier l'impact des méthodes utilisées sur le comportement des chèvres de montagne et certains traits d'histoire de vie, ainsi que d'évaluer comment nos activités de recherche ont affecté la précision des données récoltées. Dans la deuxième partie, l'observation des comportements agressifs a permis de comprendre l'organisation sociale des femelles et l'importance des caractéristiques individuelles pour la formation d'une hiérarchie de dominance linéaire et stable. La troisième section de ce travail s'est attardée à tester l'influence de l'âge et du rang de dominance sur la fécondité des femelles et la survie juvénile qui représentent les composantes les plus importantes du succès reproducteur. Le suivi à long terme des individus a aussi servi à tester la valeur adaptative de l'ajustement du rapport des sexes chez les chèvres. Enfin, la dernière partie de ce travail a permis de déterminer si la qualité phénotypique d'un individu pouvait être révélée par la symétrie au niveau d'un caractère morphologique impliqué dans les comportements agressifs, la longueur des cornes.

5.1 L'impact de la recherche sur les animaux et la fiabilité des données

La capture est un événement stressant pour un animal sauvage et toute information permettant de réduire l'impact des interventions est importante (Dawkins et Gosling 1992). L'étude de l'immobilisation chimique des chèvres à l'aide de la xylazine a permis de montrer qu'un plus fort dosage, bien qu'augmentant les risques de complication, ne réduisait pas le temps d'induction. Un dosage de 4.9 mg/kg est recommandé pour une immobilisation efficace ne nécessitant pas d'injections multiples augmentant le stress subi par les animaux. De plus, l'utilisation d'un antidote améliorerait grandement la récupération des animaux et diminuait l'impact des captures (Hsu et Shulaw 1984; Jorgenson et al. 1991). Le protocole de capture et d'immobilisation proposé est efficace puisque la mortalité observée est beaucoup plus faible que pour les études réalisées sur des ongulés de taille similaire (Kock et al. 1987). Par contre, les chèvres sont stressées lorsqu'elles sont capturées dans une trappe et leur immobilisation demande un dosage relativement élevé pour un ongulé (Hsu et Shulaw 1984; Jorgenson et al. 1990). Nos résultats

ont aussi montré que les chèvres étaient sensibles au dérangement humain comme l'illustre le travail sur la réponse très accentuée et négative des chèvres face aux survols d'hélicoptères. En effet, les chèvres sont beaucoup plus affectées par la présence d'un hélicoptère que d'autres ongulés occupant des environnements similaires (Miller et Gunn 1979; Stockwell et al. 1991).

En plus des impacts immédiats de la capture, l'immobilisation et la manipulation des animaux peuvent entraîner des effets à moyen et à long terme. Nous avons démontré que l'immobilisation chimique des femelles de 3 et 4 ans diminuait leur fécondité l'année suivante. Si nous avons ignoré les effets de l'immobilisation chimique sur la reproduction des jeunes femelles, l'analyse et l'interprétation des résultats des effets de l'âge sur le succès reproducteur (chapitre 3) auraient été biaisées de manière importante. De plus, les femelles immobilisées chimiquement abandonnaient leur chevreau plus souvent que les femelles capturées mais non droguées. Cet effet n'est pas négligeable puisque l'abandon diminue la survie des jeunes de façon importante (Livezey 1990). Heureusement, les captures n'affectaient pas le comportement des animaux et les relations de dominance. L'analyse de l'effet des captures a permis d'établir des recommandations pour des études futures et de tester la fiabilité des données qui seront utilisées dans les chapitres suivants.

5.2 La dominance sociale

Parmi les femelles des ongulés où le taux d'interactions agonistiques a été mesuré, la chèvre de montagne est l'espèce la plus agressive (Fournier et Festa-Bianchet 1995). Malgré la fréquence élevée des comportements agressifs, les femelles n'établissent des contacts corporels que très rarement lors des interactions (<1%). Dans la population de Caw Ridge, l'âge de la femelle était le principal déterminant du rang social. Parmi les femelles adultes (≥ 3 ans), la femelle la plus vieille gagnait en moyenne 94% des interactions. L'étude des comportements agressifs a permis de montrer que les femelles établissaient une hiérarchie de dominance linéaire et stable, principalement déterminée par l'âge. La corrélation entre le rang social et l'âge est la plus forte jamais trouvée pour des groupes d'ongulés aussi grands dans des conditions naturelles (Rutberg 1983; Thouless et Guinness 1986; Festa-Bianchet 1991; Locati et Lovari 1991). Ces résultats suggèrent que les relations dyadiques de dominance sont établies tôt dans la vie, lorsqu'il existe des différences importantes en taille corporelle entre les juvéniles et les adultes (Rutberg 1983; Thouless et Guinness 1986; Festa-Bianchet 1991). Les relations de dominance seraient ensuite

maintenues durant toute la vie. Si la dominance était reliée à la masse, les femelles subordonnées devraient provoquer les femelles plus vieilles lorsqu'elles atteignent la taille adulte, i.e. vers l'âge de 6-7 ans, afin d'améliorer leur position dans la hiérarchie. Par contre, la relation entre le rang social et l'âge demeure forte même chez les femelles de 8 ans et plus, suggérant que les effets de l'âge prédominent. La seule façon d'augmenter le rang social semble donc être de survivre, les femelles améliorant leur position dans la hiérarchie à mesure que les vieilles femelles meurent.

Bien qu'il ait été proposé que des groupes aussi grands que ceux formés par les femelles de la population de Caw Ridge devraient réduire la linéarité des matrices de dominance (Jackson et Winnegrad 1988; de Vries 1995), les hiérarchies annuelles observées étaient fortement linéaires. De plus, les hiérarchies de dominance étaient semblables d'une année à l'autre et le rang social d'une femelle était donc stable au cours du temps. Cette importante conclusion a permis de tester les effets à long terme du rang social sur le succès reproducteur (section 5.3). L'étude intensive des relations de dominance entre femelles adultes a aussi permis de montrer que la hiérarchie de dominance était plus linéaire, plus stable et davantage corrélée à l'âge que les travaux de Fournier et Festa-Bianchet (1995) sur la même population. Notre travail présentait par contre de nombreux avantages par rapport à l'étude originale de Fournier et Festa-Bianchet (1995). La durée de l'étude était deux fois plus longue, toutes les femelles étaient marquées, trois fois plus d'interactions agressives ont été observées et la méthode proposée par de Vries (1995, 1998) pour déterminer le rang social était beaucoup plus fiable que la méthode du rapport victoires/défaites utilisée par Fournier et Festa-Bianchet (1995). Des analyses comparatives utilisant les deux techniques ont permis de montrer que la méthode du rapport victoires/défaites était biaisée, et donc que les résultats générés par cette méthode devraient être interprétés avec prudence.

Afin d'éviter les risques de blessure et les coûts énergétiques associés aux interactions agressives, les animaux ne devraient pas initier des interactions au hasard, mais plutôt choisir des partenaires qu'ils ont une probabilité élevée de vaincre (Rowell 1974; Appleby 1983; Thouless 1990). Cette étude a permis de montrer que l'individu qui initiait une interaction agressive gagnait pratiquement toujours, sauf lorsque le récipiendaire était plus âgé. De plus, les femelles interagissaient plus fréquemment avec celles de rang social similaire qu'avec celles qui occupaient des positions éloignées dans la hiérarchie. En général, les ongulés n'interagissent

pas souvent avec les individus très subordonnés qui ne présentent pas une menace, ou avec ceux de rang social élevé qu'ils ont peu de chance de vaincre et qui peuvent répliquer (Appleby 1983; Thouless 1990). L'utilisation d'une nouvelle mesure d'agressivité prenant en compte la taille du groupe et le nombre d'opportunités d'interagir a révélé que l'agressivité était faiblement reliée au rang social et que la relation dépendait de l'âge des femelles. Nos résultats suggèrent que la présence d'une hiérarchie de dominance réduit le niveau d'agressivité dans le groupe, particulièrement envers les subordonnées, tel qu'il a été suggéré chez d'autres ongulés (Reinhardt et Reinhardt 1975; Hall 1983; van Dierendonck et al. 1995).

Une supposition de base importante, mais rarement testée dans les études sur la dominance, est que le gagnant d'une interaction agressive ne devrait pas varier en fonction du taux d'interactions agressives prévalant dans le groupe (Clutton-Brock et al. 1976; Hall 1983). Par exemple, le gagnant d'une interaction à une saline, où le taux d'interaction est très élevé, devrait être le même que lors d'une interaction entre les deux mêmes individus durant une période d'alimentation où le taux d'agressivité dans le groupe est plus bas. La comparaison des comportements agressifs observés à une saline artificielle et en conditions naturelles a permis de montrer que cette supposition était fautive. Les effets de l'âge sur la probabilité de gagner une interaction et la consistance du gagnant au niveau de la même dyade étaient modifiés à la saline artificielle. De plus, des contradictions apparaissaient dans la hiérarchie sociale modifiant le rang de dominance des individus. En conséquence, des conclusions erronées à propos du rôle de la dominance dans la structure de l'organisation sociale et dans les stratégies de reproduction pourraient être proposées si les interactions observées dans un site confiné étaient utilisées. Pour ces raisons, nous n'avons pas utilisé les données récoltées à la saline. Nos résultats suggèrent que les chercheurs devraient être prudents dans l'interprétation de données basées sur ce type de procédure.

5.3 Les caractéristiques maternelles et le succès reproducteur

Le succès reproducteur augmente souvent avec l'âge et le rang social de la femelle chez les vertébrés (Reiter et al. 1981; Clutton-Brock et al. 1982, 1986; Ellis 1995). Parallèlement, le rang social augmente aussi avec l'âge (Thouless et Guinness 1986; Festa-Bianchet 1991), de telle sorte que les effets de l'âge et de la dominance sur le succès reproducteur ont souvent été confondus (Clutton-Brock et al. 1986; Wolff 1998). Étant donné que la majorité de la variance

en rang social était expliquée par l'âge chez les chèvres (chapitre 2), notre étude s'est attardée à vérifier les effets relatifs de l'âge et du rang social sur le succès reproducteur. La probabilité de produire un chevreau augmentait avec l'âge et le rang social des femelles. Le rang social corrigé pour les effets de l'âge semblait être un déterminant important du succès reproducteur chez les femelles de la chèvre de montagne. Les effets de la dominance sur le succès reproducteur étaient surtout importants au début de la vie reproductive des femelles comme l'ont aussi souligné les travaux de Seligsohn (1987) sur les chevaux.

La survie des chevreaux était similaire pour les deux sexes. L'âge de la femelle et son rang social n'affectaient pas la survie des jeunes, suggérant qu'une plus grande expérience maternelle n'augmentait pas le succès au sevrage (Cassinello et Alados 1996; Monard et al. 1997; Bérubé et al. 1999). D'un autre côté, la présence de la mère durant le premier hiver du jeune semblait augmenter ses chances de survie. Nos résultats ont montré que la séparation du jeune de sa mère diminuait la probabilité de survie et que les femelles pouvaient défendre activement leur jeune contre les prédateurs. De plus, la condition de la mère affectait la probabilité de survie parce que les chevreaux des femelles qui avaient une masse corporelle élevée pour leur âge survivaient mieux jusqu'au sevrage et jusqu'à un an que les chevreaux des femelles qui étaient légères pour leur âge. Nos données suggèrent que les soins maternels augmentent avec la masse des femelles puisque la masse des chevreaux durant l'été était positivement corrélée à la masse maternelle. Birgersson et Ekvall (1997) ont obtenu des résultats similaires chez le daim.

Les conditions environnementales durant l'année de naissance peuvent aussi influencer la croissance et la taille corporelle (Albon et al. 1987; Gaillard et al. 1993b; Loison et al. 1999). Chez les chèvres, la masse des jeunes était partiellement déterminée par la qualité de la végétation au début de la période de lactation. Les jeunes nés tôt et durant les années où le printemps était hâtif profitaient d'une période de croissance plus longue où l'abondance et la qualité de la nourriture étaient élevées et, conséquemment, atteignaient aussi une masse corporelle plus élevée (Bunnell 1980, 1982; Festa-Bianchet 1988b). La survie jusqu'à un an était corrélée positivement à la masse corporelle et à la qualité de la végétation au printemps principalement chez les femelles, suggérant que ces dernières pourraient être plus sensibles aux conditions environnementales que les mâles.

De façon surprenante, nous n'avons trouvé aucune différence de masse ou de croissance entre les deux sexes chez les chevreaux. Étant donné que les chèvres sont polygames et que le dimorphisme sexuel adulte dépasse 40% (Houston et al. 1989), nous avons prédit que les mâles atteindraient une masse corporelle plus élevée que les femelles durant leur premier été de vie. Le développement du dimorphisme sexuel est graduel et relativement lent, ce qui pourrait expliquer en partie l'absence d'une différence significative entre les sexes chez les chevreaux. Ces résultats suggèrent donc qu'il n'y aurait pas d'investissement maternel différentiel selon le sexe, contrairement à ce qui a été montré chez d'autres ongulés sexuellement dimorphiques (Clutton-Brock et al. 1982; Bérubé et al. 1996; Birgersson et al. 1998). De façon similaire, aucun effet du rang social maternel sur le sexe des chevreaux n'a été détecté lorsque l'âge était pris en compte dans les analyses. Notre étude indique donc qu'il n'y aurait pas d'investissement maternel différentiel selon le sexe en fonction du rang de dominance maternel chez les chèvres. Bien que les suppositions de base du modèle étaient respectées, nos résultats ne supportaient pas l'hypothèse de Trivers et Willard (1973) de l'ajustement du rapport des sexes. Toutefois, la production de mâles augmentait de manière très marquée avec l'âge de la femelle. Des résultats similaires, mais de moins grande amplitude, ont aussi été obtenus chez le caribou (Thomas et al. 1989), le chevreuil (Wauters et al. 1995) et la gazelle de Cuvier (Alados et Escós 1994). Puisque la proportion de fils produits augmentait très fortement avec l'âge de la femelle et que les mâles sont habituellement plus coûteux à élever que les femelles chez les ongulés sexuellement dimorphiques (Gomendio et al. 1990; Hogg et al. 1992; Monard et al. 1997; Birgersson et al. 1998; cette étude), nos données suggèrent que l'investissement maternel pourrait augmenter avec l'âge chez les chèvres de montagne. Ce phénomène pourrait s'expliquer en partie par l'expérience et le rang social plus grands des vieilles femelles, grâce auxquels elles pourraient éviter une partie des coûts de la reproduction subis par les femelles plus jeunes (Green 1990).

5.4 La qualité phénotypique individuelle et l'asymétrie fluctuante au niveau des cornes

Les mâles avaient des cornes plus épaisses que les femelles à tous les âges mais pour une taille corporelle donnée, les femelles avaient des cornes légèrement plus longues que celles des mâles. Approximativement 93% de la croissance totale des cornes était complétée à l'âge de trois ans chez les deux sexes. Ces résultats suggèrent qu'il n'y aurait pas de pression de sélection

directionnelle pour des cornes plus longues après cet âge, étant donné que le style de combat antiparallèle des chèvres de montagne n'implique pratiquement aucun contact des cornes (Geist 1964, 1967). Il y aurait donc une taille optimale des cornes au-delà de laquelle des cornes plus longues ne seraient pas utiles, mais seraient par contre plus fragiles et pourraient entraîner des coûts de thermorégulation plus élevés (Picard et al. 1994).

Møller (1990) a suggéré que si les ornements ou les armes comme les cornes ont évolué selon les prédictions des modèles de la sélection sexuelle (Zahavi 1975) et reflètent la qualité des mâles, alors les mâles avec les plus grands ornements ou armes devraient être caractérisés par de faibles niveaux d'asymétrie fluctuante (AF). La longueur des cornes montrait de l'AF chez les chèvres de montagne mais elle était aussi corrélée positivement à l'asymétrie absolue. Par conséquent, l'augmentation de l'asymétrie avec la longueur des cornes observée chez les mâles contredit les prédictions de Møller. Chez les ongulés, des relations positives et négatives entre l'asymétrie absolue et la taille des cornes ou des bois ont été signalées (Solberg et Sæther 1993; Markusson et Folstad 1997; Pélabon et van Breukelen 1998). Une hypothèse alternative expliquant la corrélation positive entre l'asymétrie absolue et la taille des ornements serait que les grands ornements montrent une asymétrie plus élevée que les petits simplement parce qu'ils sont plus coûteux à produire (Møller et Höglund 1991; Solberg et Sæther 1993).

Ce travail a aussi permis de montrer que l'asymétrie au niveau de la longueur des cornes semblait être un indicateur de la qualité phénotypique individuelle chez les femelles, mais les résultats n'étaient pas concluants pour les mâles. Les femelles symétriques étaient plus dominantes, plus lourdes, en meilleure condition physique et produisaient plus de chevreaux que les femelles asymétriques, suggérant que l'AF était effectivement corrélée à la qualité individuelle. Des corrélations négatives entre l'asymétrie des cornes et la condition physique (Smith et al. 1982; Møller et al. 1996), et l'asymétrie et le rang de dominance (Malyon et Healy 1994; Møller et al. 1996) ont aussi été obtenues chez d'autres ongulés. Plusieurs revues de littérature récentes suggèrent une corrélation négative entre l'asymétrie et différentes mesures de la valeur sélective individuelle chez de nombreuses espèces (Leung et Forbes 1996; Møller 1997, 1999, mais voir aussi les critiques de Clarke 1998; Houle 1998). Plusieurs autres éléments peuvent affecter la valeur sélective individuelle et il est généralement admis dans la littérature que bien que l'AF soit importante, il est improbable que les relations entre l'asymétrie et les traits d'histoire de vie génèrent des coefficients de détermination élevés (Leung et Forbes

1996; Møller 1997; Houle 1998). Il est possible que pour les mâles et peut-être les juvéniles, les conditions environnementales n'étaient pas suffisamment sévères durant le développement pour causer de l'instabilité au niveau des patrons de croissance des cornes. La comparaison des valeurs d'AF au niveau des mêmes animaux, e.g. chez des cervidés perdant leurs bois annuellement, mais soumis à des conditions où les ressources seraient limitées une année et abondantes l'année suivante, permettrait de mieux comprendre la relation entre l'asymétrie et les traits d'histoire de vie. Ce type d'expérience permettrait probablement de déterminer la portée générale de l'AF comme indicateur de la qualité phénotypique individuelle.

CONCLUSION

La recherche présentée dans cette thèse a permis de mettre en évidence l'importance de la dominance au niveau de l'organisation sociale et des stratégies de reproduction chez un grand mammifère, la chèvre de montagne. Le suivi à long terme des comportements agressifs et de la reproduction de chèvres identifiées individuellement a permis de tester les hypothèses mettant en relation les caractéristiques maternelles et la valeur sélective individuelle.

Les résultats de ces travaux ont montré que la capture des animaux sauvages pouvait influencer de façon importante certains traits d'histoire de vie fondamentaux comme la reproduction et que les chercheurs devraient prendre en compte cet effet lors de la réalisation de leurs travaux et l'interprétation de leurs résultats.

La dominance apparaît comme centrale dans l'organisation sociale de la chèvre de montagne. L'analyse des interactions agressives a permis de décortiquer comment l'âge et les caractéristiques individuelles morphologiques mais aussi comportementales, intervenaient dans la formation de la hiérarchie sociale. Ces travaux ont aussi souligné l'importance de la stabilité des rangs sociaux et du taux d'agressivité au niveau du groupe dans la formation de la hiérarchie de dominance. L'importance relative de l'âge et du rang social au niveau des stratégies de reproduction individuelles, deux facteurs qui avaient souvent été confondus dans le passé, a aussi pu être dégagée. Une conclusion importante de cette thèse est que l'âge et la dominance sociale affectent tous deux positivement le succès reproducteur des femelles. Nos travaux ont aussi permis de mettre en relation les effets interactifs des caractéristiques maternelles et des conditions environnementales sur la croissance et la survie des jeunes. Une ramification de l'étude du succès reproducteur individuel des femelles a permis de souligner l'importance de la vérification des suppositions de base des modèles théoriques de l'investissement maternel, un problème souvent ignoré par les chercheurs. Contrairement aux prédictions de ces modèles, la dominance n'a pas affecté le sexe de la progéniture. Par contre, il n'y aurait pas d'investissement maternel différentiel selon le sexe et l'investissement maternel n'augmenterait pas avec le rang social de la femelle mais possiblement avec son âge. Finalement, nos travaux suggèrent que la qualité phénotypique des femelles pourrait être révélée par l'asymétrie fluctuante au niveau de ses cornes.

Afin de mieux comprendre les stratégies de reproduction des femelles, la recherche future devrait s'attarder d'abord à déterminer comment l'investissement maternel et les coûts de la reproduction varient en fonction du sexe de la progéniture et des caractéristiques maternelles, et ensuite suivre la qualité et le succès reproducteur de la progéniture à long terme.

ANNEXE 1

Contributions aux articles à signatures multiples présentés dans cette thèse

HAVIERNICK, M., CÔTÉ, S.D. et FESTA-BIANCHET, M. 1998. Immobilization of mountain goats with xylazine and reversal with idazoxan. *J. Wildl. Dis.* 34: 342-347.

J'ai eu l'idée de l'article et j'ai participé à l'élaboration de l'étude, à la récolte des données et à l'analyse des résultats. M. Haviernick a écrit la première version du manuscrit et j'ai écrit la version finale.

CÔTÉ, S.D., FESTA-BIANCHET, M. et FOURNIER, F. 1998. Life-history effects of chemical immobilization and radio collars in mountain goats. *J. Wildl. Manage.* 62: 745-752.

J'ai réalisé l'ensemble des travaux. F. Fournier a suggéré quelques idées à l'origine de cet article.

CÔTÉ, S.D. et FESTA-BIANCHET, M. Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. *Behav. Ecol.* (soumis).

J'ai réalisé l'ensemble des travaux.

CÔTÉ, S.D. et FESTA-BIANCHET, M. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia* (soumis).

J'ai réalisé l'ensemble des travaux.

CÔTÉ, S.D., PERACINO, A. et SIMARD, G. 1997. Wolf (*Canis lupus*) predation and maternal defensive behaviour in mountain goat (*Oreamnos americanus*). Can. Field-Nat. 111: 389-392.

J'ai réalisé l'ensemble des travaux. A. Peracino et G. Simard ont effectué une partie des observations sur le terrain.

CÔTÉ, S.D. et BEAUDOIN, C. 1997. Grizzly bear (*Ursus arctos*) attacks and nanny-kid separation on mountain goats (*Oreamnos americanus*). Mammalia 61: 614-617.

J'ai réalisé l'ensemble des travaux. C. Beaudoin a participé au travail de terrain et à la recherche bibliographique.

CÔTÉ, S.D. et FESTA-BIANCHET, M. Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats. Behav. Ecol. and Sociobiol. (soumis).

J'ai réalisé l'ensemble des travaux.

CÔTÉ, S.D., FESTA-BIANCHET, M. et SMITH, K.G. 1998. Horn growth in mountain goats (*Oreamnos americanus*). J. Mamm. 79: 406-414.

J'ai réalisé l'ensemble des travaux. K.G. Smith est le collaborateur à long terme du projet de Caw Ridge. Il a suggéré l'utilisation des trappes et a participé à l'organisation de l'étude.

CÔTÉ, S.D. et FESTA-BIANCHET, M. Life-history correlates of horn asymmetry in mountain goats. J. Mamm. (soumis).

J'ai réalisé l'ensemble des travaux.

BIBLIOGRAPHIE

- ALADOS, C. L. et J. M. ESCÓS. 1992. The determinants of social status and the effect of female rank on reproductive success in Dama and Cuvier's gazelles. *Ethol. Ecol. Evol.* 4: 151-164.
- ALADOS, C. L. et J. M. ESCÓS. 1994. Variation in the sex ratio of a low dimorphic polygynous species with high levels of maternal reproductive effort: Cuvier's gazelle. *Ethol. Ecol. Evol.* 6: 301-311.
- ALBON, S. D., T. H. CLUTTON-BROCK et F. E. GUINNESS. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *J. Anim. Ecol.* 56: 69-81.
- ALEXANDER, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-383.
- ALTMANN, M. et J. ALTMANN. 1991. Models of status-correlated bias in offspring sex ratio. *Am. Nat.* 137: 542-555.
- APPLEBY, M. C. 1983. Competition in a red deer stag social group: rank, age and relatedness of opponents. *Anim. Behav.* 31: 913-918.
- ARABA, B. D. et S. L. CROWELL-DAVIS. 1994. Dominance relationships and aggression of foals (*Equus caballus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 41: 1-25.
- ARCHER, J. 1988. The behavioural biology of aggression. Cambridge University Press, Cambridge, 257 p.
- ARCESE, P. 1994. Harem size and horn symmetry in oribi. *Anim. Behav.* 48: 1485-1488.
- ARNBOM, T., M. A. FEDAK et P. ROTHERY. 1994. Offspring sex ratio in relation to female size in southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 373-378.
- BALLARD, W. B. et R. W. TOBEY. 1981. Decreased calf production of moose immobilized with anectine administered from helicopter. *Wildl. Soc. Bull.* 9: 207-209.
- BARRETTE, C. et D. VANDAL. 1986. Social rank, dominance, antler size, and access to food in snow-bound wild woodland caribou. *Behaviour* 97: 118-146.
- BASOLO, A. 1994. The dynamics of Fisherian sex-ratio evolution: theoretical and experimental investigations. *Am. Nat.* 144: 473-490.
- BERGER, J. 1977. Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 131-146.
- BERGER, J. 1978. Maternal defensive behavior in bighorn sheep. *J. Mamm.* 59: 620-621.

- BERGER, J. 1986. Wild horses of the Great Basin: social competition and population size. University of Chicago Press, Chicago, 173 p.
- BERGER, J. 1992. Facilitation of reproductive synchrony by gestation adjustment in gregarious mammals: a new hypothesis. *Ecology* 73: 323-329.
- BERGER, J et M. D. KOCK. 1988. Overwinter survival of carfentanil-immobilized male bison. *J. Wildl. Dis.* 24: 555-556.
- BERNSTEIN, I. S. 1976. Dominance, aggression and reproduction in primate societies. *J. theor. Biol.* 60: 459-472.
- BERNSTEIN, I. S. 1981. Dominance: the baby and the bathwater. *Behav. Brain. Sci.* 4: 419-457.
- BÉRUBÉ, C. H., M. FESTA-BIANCHET et J. T. JORGENSEN. 1996. Reproductive costs of sons and daughters in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behav. Ecol.* 7: 60-68.
- BÉRUBÉ, C. H., M. FESTA-BIANCHET et J. T. JORGENSEN. 1999. Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology* 80: 2555-2565.
- BIRGERSSON, B. et K. EKVALL. 1997. Early growth in male and female fallow deer fawns. *Behav. Ecol.* 8: 493-499.
- BIRGERSSON, B., M. TILLBOM et K. EKVALL. 1998. Male-biased investment in fallow deer: an experimental study. *Anim. Behav.* 56: 301-307.
- BOWYER, R. T., V. van BALLEMBERGHE et J. G. KIE. 1998. Timing and synchrony of parturition in Alaskan moose: long-term versus proximal effects of climate. *J. Mamm.* 79: 1332-1344.
- BUNNELL, F. L. 1980. Factors controlling lambing period of Dall's sheep. *Can. J. Zool.* 58: 1027-1031.
- BUNNELL, F. L. 1982. The lambing period of mountain sheep: synthesis, hypotheses, and tests. *Can. J. Zool.* 60: 1-14.
- BYERS, J. A. 1997. American pronghorn: social adaptations and the ghosts of predators past. Chicago University Press, Chicago, 300 p.
- CARTER, C. S., L. L. GETZ et M. COHEN-PARSONS. 1986. Relationships between social organisation and behavioural endocrinology in a monogamous mammal. *Adv. Std. Behav.* 16: 109-145.
- CASSINELLO, J. et C. L. ALADOS. 1996. Female reproductive success in captive *Ammotragus lervia* (Bovidae, Artiodactyla). Study of its components and effects of hierarchy and inbreeding. *J. Zool.* 239: 141-153.
- CAUGHLEY, G. 1970. Eruptions of ungulate populations, with emphasis on Himalayan thar in New Zealand. *Ecology* 51: 53-72.

- CHARNOV, E. L. 1982. The theory of sex allocation. Princeton University Press, Princeton, 355 p.
- CHASE, I. D. 1974. Models of hierarchy formation in animal societies. *Behav. Sci.* 19: 374-382.
- CLARK, A. B. 1978. Sex ratio and local resource competition in a Prosimian primate. *Science* 201: 163-165.
- CLARKE, G. M. 1995. Relationships between developmental stability and fitness: application for conservation biology. *Cons. Biol.* 9: 18-24.
- CLARKE, G. M. 1998. Developmental stability and fitness: the evidence is not quite so clear. *Am. Nat.* 152: 762-766.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *Am. Nat.* 123: 212-229.
- CLUTTON-BROCK, T. H. (éd.). 1988. Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. University of Chicago Press, Chicago, 538 p.
- CLUTTON-BROCK, T. H. et P. H. HARVEY. 1979. Comparaison and adaptation. *Proc. R. Soc. Lond. B* 205: 547-565.
- CLUTTON-BROCK, T. H. et G. R. IÅSON. 1986. Sex ratio variation in mammals. *Qu. Rev. Biol.* 61: 339-374.
- CLUTTON-BROCK, T. H., S. D. ALBON, R. M. GIBSON et F. E. GUINNESS. 1979. The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Anim. Behav.* 27: 211-225.
- CLUTTON-BROCK, T. H., S. D. ALBON et F. E. GUINNESS. 1981. Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals. *Nature* 289: 487-489.
- CLUTTON-BROCK, T. H., S. D. ALBON et F. E. GUINNESS. 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature* 308: 358-360.
- CLUTTON-BROCK, T. H., S. D. ALBON et F. E. GUINNESS. 1985. Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313: 131-133.
- CLUTTON-BROCK, T. H., S. D. ALBON et F. E. GUINNESS. 1986. Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Anim. Behav.* 34: 460-471.
- CLUTTON-BROCK, T. H., P. J. GREENWOOD et R. P. POWELL. 1976. Ranks and relationships in highland ponies and highland cows. *Z. Tierpsychol.* 41: 202-216.
- CLUTTON-BROCK, T. H., F. E. GUINNESS et S. D. ALBON. 1982. Red deer: behavior and ecology of two sexes. Chicago University Press, Chicago, 378 p.

- CUTHILL, I. 1991. Field experiments in animal behaviour: methods and ethics. *Anim. Behav.* 42: 1007-1014.
- DARWIN, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex.* J. Murray, London.
- DAWKINS, M. S. et M. GOSLING (éds). 1992. *Ethics in research on animal behaviour.* Academic Press, London, 64 p.
- van DIERENDONCK, M. C., H. de VRIES et M. B. H. SCHILDER. 1995. An analysis of dominance, its behavioural parameters and possible determinants in a herd of Icelandic horses in captivity. *Nether. J. Zool.* 45: 362-385.
- DREWS, C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* 125: 283-313.
- DUNBAR, R. I. M. 1980. Determinants and evolutionary consequences of dominance among female gelada baboons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 253-265.
- DUNBAR, R. I. M. et P. DUNBAR. 1977. Dominance and reproductive success among female gelada baboons. *Nature* 266: 351-352.
- ECCLES, T. R. et D. M. SHACKLETON. 1986. Correlates and consequences of social status in female bighorn sheep. *Anim. Behav.* 34: 1392-1401.
- ELLIS, L. 1995. Dominance and reproductive success among nonhuman animals: a cross-species comparison. *Ethol. and Sociobiol.* 16: 257-333.
- ESPMARK, Y. 1964. Studies in dominance-subordination relationship in a group of semi-domestic reindeer (*Rangifer tarandus* L.). *Anim. Behav.* 12: 420-426.
- FAIRBANKS, W. S. 1993. Birthdate, birthweight, and survival in pronghorn fawns. *J. Mamm.* 74: 129-135.
- FAIRBANKS, W. S. 1994. Dominance, age and aggression among female pronghorn, *Antilocapra americana* (Family: Antilocapridae). *Ethology* 97: 278-293.
- FESTA-BIANCHET, M. 1988a. Age-specific reproduction of bighorn ewes in Alberta, Canada. *J. Mamm.* 69: 157-160.
- FESTA-BIANCHET, M. 1988b. Birthdate and survival in bighorn lambs (*Ovis canadensis*). *J. Zool.* 214: 653-661.
- FESTA-BIANCHET, M. 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav.* 42: 71-82.
- FESTA-BIANCHET, M. 1996. Offspring sex ratio studies of mammals: does publication depend upon the quality of the research or the direction of the results. *EcoScience* 3: 42-44.
- FESTA-BIANCHET, M., J. T. JORGENSON, C. H. BÉRUBÉ, C. PORTIER et W. D. WISHART. 1997. Body mass and survival of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 75: 1372-1379.

- FISHER, R. A. 1930 (re-édité 1958). The genetical theory of natural selection. Dover Press, New York, 291 p.
- FITZSIMMONS, N. N., S. W. BUSKIRK et M. H. SMITH. 1995. Population history, genetic variability, and horn growth in bighorn sheep. *Cons. Biol.* 9: 314-323.
- FOLSTAD, I., P. ARNEBERG et A. J. KARTER. 1996. Antlers and parasites. *Oecologia* 105: 556-558.
- FOSTER, B. R. 1978. Horn growth and quality management for mountain goats. *Proc. Bienn. Symp. North. Wild Sheep and Goat Counc.* 1: 200-226.
- FOURNIER, F. et M. FESTA-BIANCHET. 1995. Social dominance in adult female mountain goats. *Anim. Behav.* 49: 1449-1459.
- FRANK, L. G., M. L. WELDELE et S. E. GLICKMAN. 1995. Masculinization costs in hyaenas. *Nature* 377: 584-585.
- GAILLARD, J. M., D. DELORME, J. M. JULLIEN et D. TATIN. 1993a. Timing and synchrony of births in roe deer. *J. Mamm.* 74: 738-744.
- GAILLARD, J. M., D. DELORME et J. M. JULLIEN. 1993b. Effects of cohort, sex, and birth date on body development of roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia* 94: 57-61.
- GANGESTAD, S. W. et R. THORNHILL. 1999. Individual differences in developmental precision and fluctuating asymmetry: a model and its implications. *J. Evol. Biol.* 12: 402-416.
- GEIST, V. 1964. On the rutting behavior of the mountain goat. *J. Mamm.* 45: 551-568.
- GEIST, V. 1967. On fighting injuries and dermal shields of mountain goats. *J. Wildl. Manage.* 31: 192-194.
- GEIST, V. 1971. Mountain sheep. University of Chicago Press, Chicago, 383 p.
- GEIST, V. 1974. On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *Am. Zool.* 14: 205-220.
- GOMENDIO, M., T. H. CLUTTON-BROCK, S. D. ALBON, F. E. GUINNESS et M. J. SIMPSON. 1990. Mammalian sex ratios and variation in costs of rearing sons and daughters. *Nature* 343: 261-263.
- GOUZOULES, H., S. GOUZOULES et L. FEDIGAN. 1982. Behavioural dominance and reproductive success in female Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Anim. Behav.* 30: 1138-1150.
- GREEN, W. C. H. 1990. Reproductive effort and associated costs in bison (*Bison bison*): do older mothers try harder? *Behav. Ecol.* 1: 148-160.

- GREENBERG-COHEN, D., P. U. ALKON et Y. YOM-TOV. 1994. A linear dominance hierarchy in female Nubian Ibex. *Ethology* 98: 210-220.
- GRENIER, D., C. BARRETTE et M. CRÊTE. 1999. Food access by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) at winter feeding sites in eastern Québec. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 63: 323-337.
- GUINNESS, F. E., T. H. CLUTTON-BROCK et S. D. ALBON. 1978a. Factors affecting calf mortality in red deer (*Cervus elaphus*). *J. Anim. Ecol.* 47: 817-832.
- GUINNESS, F. E., R. M. GIBSON et T. H. CLUTTON-BROCK. 1978b. Calving times of red deer (*Cervus elaphus*) on Rhum. *J. Zool.* 185: 105-114.
- HALL, M. J. 1983. Social organization in an enclosed group of red deer *Cervus elaphus* L. on Rhum. I. The dominance hierarchy of females and their offspring. *Z. Tierpsychol.* 61: 250-262.
- HALL, S. J. G. 1986. Chillingham cattle: dominance and affinities and access to supplementary food. *Ethology* 71: 201-215.
- HAND, J. L. 1986. Resolution of social conflicts: dominance, egalitarianism, spheres of dominance, and game theory. *Qu. Rev. Biol.* 61: 201-220.
- HARCOURT, A. H. 1987. Dominance and fertility among female primates. *J. Zool.* 213: 471-487.
- HASS, C. C. 1991. Social status in female bighorn sheep (*Ovis canadensis*): expression, development and reproductive correlates. *J. Zool.* 225: 509-523.
- HEWISON, A. J. M. et J. M. GAILLARD. 1999. Successful sons and advantaged daughters? The Trivers-Willard model and sex-biased parental investment in ungulates. *Trends Ecol. Evol.* 14: 229-234.
- HEWISON, A. J. M., R. ANDERSEN, J. M. GAILLARD, J. D. C. LINNELL et D. DELORME. 1999. Contradictory findings in studies of sex ratio variation in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 339-348.
- HIRAIWA-HASEGAWA, M. 1993. Skewed birth sex ratios in primates: should high-ranking mothers have daughters or sons? *Trends Ecol. Evol.* 8: 395-400.
- HIROTANI, A. 1990. Social organization of reindeer (*Rangifer tarandus*), with special reference to relationships among females. *Can. J. Zool.* 68: 743-749.
- HOGG, J. T., C. C. HASS et D. A. JENNI. 1992. Sex-biased maternal expenditure in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 243-251.
- HOULE, D. 1998. High enthusiasm and low R-squared. *Evolution* 52: 1872-1876.
- HOUSTON, D. B., C. T. ROBBINS et V. STEVENS. 1989. Growth in wild and captive mountain goats. *J. Mamm.* 70: 412-416.

HSU, W. H. et W. P. SHULAW. 1984. Effect of yohimbine on xylazine-induced immobilization in white-tailed deer. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* 185: 1301-1303.

JACKSON, W. M. 1988. Can individual differences in history of dominance explain the development of linear dominance hierarchies? *Ethology* 79: 71-77.

JACKSON, W. M. et R. L. WINNEGRAD. 1988. Linearity in dominance hierarchies: a second look at the individual attributes model. *Anim. Behav.* 36: 1237-1240.

JACOBSEN, N. K. 1983. Effects of age and behavior of black-tailed deer on dosages of xylazine. *J. Wildl. Manage.* 47: 252-255.

JARVIS, J. U. M. 1981. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science* 212: 571-573.

JORGENSEN, J. T., J. SAMSON et M. FESTA-BIANCHET. 1990. Field immobilization of bighorn sheep with xylazine hydrochloride and antagonism with idazoxan. *J. Wildl. Dis.* 26: 522-527.

JORGENSEN, J. T., J. SAMSON et M. FESTA-BIANCHET. 1991. Capturing and tagging free-ranging bighorn sheep. *J. Wildl. Dis.* 27: 733-734.

KOCK, M. D., D. A. JESSUP, R. K. CLARK, C. E. FRANTI et R. A. WEAVER. 1987. Capture methods in five subspecies of free-ranging bighorn sheep: an evaluation of drop-net, drive-net, chemical immobilization and the net gun. *J. Wildl. Dis.* 23: 634-640.

KOHLMANN, S. G. 1999. Adaptive fetal sex allocation in elk: evidence and implications. *J. Wildl. Manage.* 63: 1109-1117.

KOJOLA, I. 1997. Behavioural correlates of female social status and birth mass of male and female calves in reindeer. *Ethology* 103: 809-814.

KOJOLA, I. et E. ELORANTA. 1989. Influences of maternal body weight, age, and parity on sex ratio in semidomesticated reindeer (*Rangifer t. tarandus*). *Evolution* 43: 1331-1336.

KOLMAN, W. 1960. The mechanism of natural selection for the sex ratio. *Am. Nat.* 94: 373-377.

KREEGER, T. J. 1996. Handbook of wildlife chemical immobilization. International Wildlife Veterinary Services, Laramie, 342 p.

LAURENSEN, M. K. et T. M. CARO. 1994. Monitoring the effects of non-trivial handling in free-living cheetahs. *Anim. Behav.* 47: 547-557.

Le BOEUF, B. J. 1974. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *Am. Zool.* 14: 163-176.

LEARY, R. F. et F. W. ALLENDORF. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 4: 214-217.

- LEIMAR, O. 1996. Life-history analysis of the Trivers and Willard sex-ratio problem. *Behav. Ecol.* 7: 316-325.
- LEUNG, B. et M. R. FORBES. 1996. Fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness: effects of trait type as revealed by meta-analysis. *Ecoscience* 3: 400-413.
- LINNELL, J. D. C. et R. ANDERSEN. 1998. Timing and synchrony of birth in a hider species, the roe deer *Capreolus capreolus*. *J. Zool.* 244: 497-504.
- LIPETZ, V. E. et M. BEKOFF. 1980. Possible functions of predator harassment in pronghorn antelopes. *J. Mamm.* 61: 741-743.
- LIVEZEY, K. B. 1990. Toward the reduction of marking-induced abandonment of newborn ungulates. *Wildl. Soc. Bull.* 18: 193-203.
- LLOYD, P. H. et O. A. E. RASA. 1989. Status, reproductive success and fitness in Cape mountain zebra (*Equus zebra zebra*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25: 411-420.
- LOCATI, M. 1990. Female chamois defends kids from eagle attacks. *Mammalia* 54: 155-156.
- LOCATI, M. et S. LOVARI. 1991. Clues for dominance in female chamois: age, weight, or horn size. *Aggr. Behav.* 17: 11-15.
- LOISON, A., R. LANGVATN et E. J. SOLBERG. 1999. Body mass and winter mortality in red deer calves: disentangling sex and climate effects. *Ecography* 22: 20-30.
- LOTT, D. F. et J. C. GALLAND. 1987. Body mass as a factor influencing dominance status in American bison cows. *J. Mamm.* 68: 683-685.
- LUNN, N. J. et I. L. BOYD. 1993. Effects of maternal age and condition on parturition and the perinatal attendance period of female Antarctic fur seals. *J. Zool.* 229: 55-67.
- LUNN, N. J., I. L. BOYD et J. P. CROXALL. 1994. Reproductive performance of female Antarctic fur seals: the influence of age, breeding experience, environmental variation and individual quality. *J. Anim. Ecol.* 63: 827-840.
- MALYON, C. et S. HEALY. 1994. Fluctuating asymmetry in antlers of fallow deer, *Dama dama*, indicates dominance. *Anim. Behav.* 48: 248-250.
- MARKUSSON, E. et I. FOLSTAD. 1997. Reindeer antlers: visual indicators of individual quality. *Oecologia* 110: 501-507.
- MASTELLER, M. A. et J. A. BAILEY. 1988. Agonistic behavior among mountain goats foraging in winter. *Can. J. Zool.* 66: 2585-2588.
- MAYNARD SMITH, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J. theor. Biol.* 47: 209-221.

- MAYNARD SMITH, J. 1980. A new theory of sexual investment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 247-251.
- MAYNARD SMITH, J. et G. R. PRICE. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246: 15-18.
- MILLER, F. L. et A. GUNN. 1979. Responses of Peary caribou and muskoxen to helicopter harassment. *Canadian Wildlife Service Occasional Paper No. 40*, 90 p.
- MILNER, J. M., S. D. ALBON, A. W. ILLIUS, J. M. PEMBERTON et T. H. CLUTTON-BROCK. 1999. Repeated selection of morphometric traits in the Soay sheep on St Kilda. *J. Anim. Ecol.* 68: 472-488.
- MIURA, S., I. KITA et M. SUGIMURA. 1987. Horn growth and reproductive history in female Japanese serow. *J. Mamm.* 68: 826-836.
- MØLLER, A. P. 1990. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Anim. Behav.* 40: 1185-1887.
- MØLLER, A. P. 1997. Developmental stability and fitness: a review. *Am. Nat.* 149: 916-932.
- MØLLER, A. P. 1999. Asymmetry as a predictor of growth, fecundity and survival. *Ecol. Letters* 2: 149-156.
- MØLLER, A. P. et J. HÖGLUND. 1991. Patterns of fluctuating asymmetry in avian feather ornaments: implications for models of sexual selection. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 245: 1-5.
- MØLLER, A. P. et A. POMIANKOWSKI. 1993. Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Genetica* 89: 267-279.
- MØLLER, A. P. et J. P. SWADDLE. 1997. *Asymmetry, developmental stability and evolution*. Oxford University Press, Oxford, 291 p.
- MØLLER, A. P., J. J. CUERVO, J. J. SOLER et C. ZAMORA-MUÑOZ. 1996. Horn asymmetry and fitness in gemsbok, *Oryx g. gazella*. *Behav. Ecol.* 7: 247-253.
- MONARD, A.-M., P. DUNCAN, H. FRITZ et C. FEH. 1997. Variations in the birth sex ratio and neonatal mortality in a natural herd of horses. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 243-249.
- MYKYTOWYCZ, R. et P. J. FULLAGAR. 1973. Effect of social environment on reproduction in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *J. Reprod. Fert., Suppl.* 19: 503-522.
- OZOGA, J. J. et L. J. VERME. 1986. Relation of maternal age to fawn-rearing success in white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 50: 480-486.
- PACKER, C. 1983. Sexual dimorphism: the horns of African antelopes. *Science* 221: 1191-1193.

- PALMER, A. R. et C. STROBECK. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 391-421.
- PALMER, A. R. et C. STROBECK. 1986. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zool. Fenn.* 191: 57-72.
- PÉLABON, C. et L. van BREUKELEN. 1998. Asymmetry in antler size in roe deer (*Capreolus capreolus*): an index of individual and population conditions. *Oecologia* 116: 1-8.
- PÉREZ-BARBERÍA, F. J., L. ROBLES et C. NORES. 1996. Horn growth pattern in Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*: influence of sex, location and phenology. *Acta theriol.* 41: 83-92.
- PICARD, K., D. W. THOMAS, M. FESTA-BIANCHET et C. LANTHIER. 1994. Bovid horns: an important site for heat loss during winter? *J. Mamm.* 75: 710-713.
- POST, E., M. C. FORCHHAMMER, N. C. STENSETH et R. LANGVATN. 1999. Extrinsic modification of vertebrate sex ratios by climatic variation. *Am. Nat.* 154: 194-204.
- PUSEY, A., J. WILLIAMS et J. GOODALL. 1997. The influence of dominance rank on the reproductive success of female chimpanzees. *Science* 277: 828-831.
- RACHLOW, J. L. et R. T. BOWYER. 1991. Interannual variation in timing and synchrony of parturition in Dall's sheep. *J. Mamm.* 72: 487-492.
- RAMSAY, M. A. et I. STIRLING. 1986. Long-term effects of drugging and handling free-ranging polar bears. *J. Wildl. Manage.* 50: 619-626.
- REASON, R. C. et E. W. LAIRD. 1988. Determinants of dominance in captive female addax (*Addax nasomaculatus*). *J. Mamm.* 69: 375-377.
- REINHARDT, V. et A. REINHARDT. 1975. Dynamics of social hierarchy in a dairy herd. *Z. Tierpsychol.* 38: 315-323.
- REITER, J., K. J. PANKEN et B. J. Le BOEUF. 1981. Female competition and reproductive success in northern elephant seals. *Anim. Behav.* 29: 670-687.
- ROWELL, T. E. 1974. The concept of social dominance. *Behav. Biol.* 11: 131-154.
- RUTBERG, A. T. 1983. Factors influencing dominance status in American bison cows (*Bison bison*). *Z. Tierpsychol.* 63: 206-212.
- RUTBERG, A. T. 1984. Birth synchrony in American bison (*Bison bison*): response to predation or season? *J. Mamm.* 65: 418-423.
- RUTBERG, A. T. 1986a. Dominance and its fitness consequences in American bison cows. *Behaviour* 96: 62-91.

- RUTBERG, A. T. 1986b. Lactation and fetal sex ratios in American bison. *Am. Nat.* 127: 89-94.
- RUTBERG, A. T. 1987. Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants: an interspecific test. *Am. Nat.* 130: 692-710.
- SAND, H. 1996. Life history patterns in female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologia* 106: 212-220.
- SEAL, U. S., S. M. SCHMITT et R. O. PETERSON. 1985. Carfentanil and xylazine for immobilization of moose (*Alces alces*) on Isle Royale. *J. Wildl. Dis.* 21: 48-51.
- SELIGHSOHN, E. V. 1987. Dominance relationships and reproductive success within bands of feral ponies. Thèse Ph.D., University of Connecticut, 146 p.
- SILK, J. B. 1983. Local resource competition and facultative adjustment of sex ratio in relation to competitive abilities. *Am. Nat.* 121: 56-66.
- SILK, J. B., C. B. CLARK-WEATLEY, P. S. RODMAN et A. SAMUELS. 1981. Differential reproductive success and facultative adjustment of sex ratios among captive female bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Anim. Behav.* 29: 1106-1120.
- SMITH, M. H., R. K. CHESSER, F. G. COTHRAN et P. E. JOHNS. 1982. Genetic variability and antler growth in a natural population of white-tailed deer. Pp. 365-387 dans *Antler development in Cervidae*. Éditeur: R. D. Brown. Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Kingsville.
- SMITH, W. P. 1987. Maternal defense in Columbian white-tailed deer: when is it worth it? *Am. Nat.* 130: 310-316.
- SOLBERG, E. J. et B.-E. SÆTHER. 1993. Fluctuating asymmetry in the antlers of moose (*Alces alces*): does it signal male quality? *Proc. R. Soc. Lond. B* 254: 251-255.
- STEARNS, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York, 249 p.
- STOCKWELL, C. A., G. C. BATEMAN et J. BERGER. 1991. Conflicts in National Parks: a case study of helicopters and bighorn sheep time budgets at the Grand Canyon. *Biol. Conserv.* 56: 317-328.
- THOMAS, D. C., S. J. BARRY et H. P. KILIAAN. 1989. Fetal sex ratios in caribou: maternal age and condition effects. *J. Wildl. Manage.* 53: 885-890.
- THOMPSON, K. V. 1993. Aggressive behavior and dominance hierarchies in female sable antelope, *Hippotragus niger*: implications for captive management. *Zoo Biol.* 12: 189-202.
- THOULESS, C. R. 1990. Feeding competition between grazing red deer hinds. *Anim. Behav.* 40: 105-111.

- THOULESS, C. R. et F. E. GUINNESS. 1986. Conflict between red deer hinds: the winner always wins. *Anim. Behav.* 34: 1166-1171.
- TOWNSEND, T. W. et E. D. BAILEY. 1981. Effects of age, sex and weight on social rank in penned white-tailed deer. *Am. Midl. Nat.* 106: 92-101.
- TRIVERS, R. L. et D. E. WILLARD. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.
- VERME, L. J. 1989. Maternal investment in white-tailed deer. *J. Mamm.* 70: 438-442.
- de VRIES, H. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.* 50: 1375-1389.
- de VRIES, H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Anim. Behav.* 55: 827-843.
- WASSER, S. K. et G. NORTON. 1993. Baboons adjust secondary sex ratio in response to predictors of sex-specific offspring survival. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 273-281.
- WATSON, P. J. et R. THORNHILL. 1994. Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 9: 21-25.
- WAUTERS, L. A., S. A. de CROMBRUGGHE, N. NOUR et E. MATTHYSEN. 1995. Do female roe deer in good condition produce more sons than daughters. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 189-193.
- WHITE, M., F. F. KNOWLTON et W. C. GLAZENER. 1972. Effects of dam-newborn fawn behavior on capture and mortality. *J. Wildl. Manage.* 36: 897-906.
- WOLFF, J. O. 1998. Breeding strategies, mate choice, and reproductive success in American bison. *Oikos* 83: 529-544.
- ZAHAVI, A. 1975. Mate selection -a selection for a handicap. *J. theor. Biol.* 53: 205-214.