

THÈSE

présentée devant l'Université Claude Bernard – Lyon I

pour l'obtention du

Diplôme de Doctorat

(arrêté du 25 avril 2002)

Soutenue publiquement le 15 mars 2006

par

Mathieu GAREL

**Conséquences de la chasse et des contraintes
environnementales sur la démographie des
populations d'ongulés.**

**L'exemple du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis*
sp.) en France et de l'élan (*Alces alces*) en Norvège**

Jury

Mme Dominique PONTIER
M. Marco FESTA-BIANCHET
M. Jean-Michel GAILLARD
M. Jean-Dominique LEBRETON
M. Daniel MAILLARD
M. Bernt-Erik SÆTHER
M. Nigel Gilles YOCCOZ

UMR CNRS 5558

Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive
Université Claude Bernard – Lyon I – Bâtiment G. Mendel
43, boulevard du 11 novembre 1918
69622 Villeurbanne

Mis en page avec la classe thloria.

Remerciements

Avant d’achever définitivement ce mémoire, je tenais à remercier Jean-Michel Gaillard et Daniel Maillard pour avoir co-dirigé mon travail depuis 4 ans, à travers un DEA, puis cette thèse. Merci pour cette confiance et cette liberté que vous m’avez accordées dans mes activités scientifiques et sur le terrain. Merci à toi Jean-Michel pour ta simplicité et cette passion communicative qui t’anime ! Merci à toi Daniel pour m’avoir donné avec l’ONCFS les moyens de réaliser ce mémoire et m’avoir permis de faire plus qu’un *simple* travail de recherche.

Merci à Messieurs Nigel Gilles Yoccoz, Jean-Dominique Lebreton, Marco Festa-Bianchet et Bernt-Erik Sæther pour m’avoir fait l’honneur de juger ce travail. Merci d’avoir fait le déplacement, que ce soit à cloche pied ou de très loin. Sincères remerciements à Jean-Dominique pour avoir toujours été d’une grande accessibilité et pour ses précieux conseils méthodologiques. Merci Marco pour m’avoir fait profiter de tes connaissances lors de tes relectures amicales. I am also deeply grateful to you Bernt-Erik for accepting me at your institute for 6 months, providing me some excellent working conditions. It has been and it is still really great to work with you and your team. Hopefully, it will continue for a long time !

Merci à Dominique Pontier pour avoir accepté d’endosser, au pied levé, le rôle de présidente de ce jury, mais aussi pour avoir supprimé de ce document un bon millier de fautes... Merci aussi à Dominique Allainé qui après avoir initié ma carrière de recherche sur les marmottes avait accepté de voir ce que je valais sur les ongulés.

Cette thèse a débuté et a mûri dans le massif du Caroux-Espinouse et doit énormément à une personne : Jean-Marc Cugnasse. Merci tout d’abord pour ces 30 ans de travail qui ont permis la réalisation de ce mémoire, merci aussi pour tout ce que tu m’as apporté sur le mouflon et la recherche en général, pour toutes ces longues (très longues !) discussions au téléphone, lors de nos déplacements sur le massif ou bien encore chez toi. Merci pour ta confiance, ton amitié et ton respect. Autre “disciple” de Jean-Marc, autre personne de discussions : Guillaume Dalery. Merci pour ton hospitalité, ta disponibilité et pour cette étroite collaboration que nous avons pu mener ensemble sur le massif et son mouflon. Merci à toutes les personnes de terrain sans qui ce travail n’aurait pas pu exister, et notamment à l’équipe “emplois jeunes” de Fagairolles : Karine, Catherine, David, Laetitia et Cyril, aux guides de Chasse du GIEC (mention particulière à Patrick Bonnel), de l’ONF, à la multitude de stagiaires qui est passée par là et plus particulièrement à tous les “miens”. Pensée particulière pour l’équipe “chronologie de la reproduction” et leur indulgence. Merci à la fédération départementale des chasseurs de l’Hérault pour avoir contribué techniquement et financièrement à ce travail, et plus particulièrement à Monsieur Max Allies, vice-président de la fédération, président du GIEC et maire de Castanet le Haut, qui a fait confiance à cet apprenti chercheur. Ce tableau méditerranéen ne serait pas complet

sans une pensée pour la brigade de Bédarieux et l'équipe du CNERA FM de Montpellier. J'en profite pour remercier Katia d'avoir fait face, avec patience, à ma relative lenteur administrative.

Puis il y a eu l'odyssée dans le grand Nord...I wish to thank "Norwegians" (you too Christophe P.) for the friendly welcome I have received. Tusen takk Bernt-Erik and Erling for your support during this hard period of my life. Thanks to Erling for his "Bonchour. ça va mon ami?", for teaching me crab fishing, for our hunting and sport trips, and these nice times with you at Storfosna. I also experienced some nice times and greatly improved my skills in R and statistical computing with you Vidar. Thanks for that. Thanks Ivar for your disponibility during all of these hours on msn. Thanks Inguun for your help with administrative tasks, you make all of my travels in Norway easier !

Retour en France pour saluer toutes les personnes rencontrées au laboratoire. Merci à tous ceux qui de loin ou de près ont participé à l'élaboration de cette thèse, par une idée, des discussions ou sa relecture. Merci à Anne pour avoir été là, à l'origine de ce projet, et pour son aide depuis le DEA. Merci Kris et Aurél pour votre coatching pré-soutenance et pour le reste.

Merci à tous ceux, famille, amis, collègues, qui étaient là le jour J! et à ceux qui ont aidé à le préparer.

Enfin, un grand merci à mon père et mes frères pour m'avoir supporté durant tout ce temps, et à toi qui n'as pas pu être là jusqu'au bout, mais qui reste malgré tout bien présente. Merci à vous deux, de m'avoir laissé une totale liberté pour décider de mon avenir et pour m'avoir toujours suivi et soutenu dans mes choix. Merci à tous les 4 pour bien plus que ça encore. Merci Privas pour tes colis de crèmes de marrons et autres saucissons de l'Ardèche, nécessaires à la survie en Norvège. Merci aussi à Jean Petit, leader des correcteurs aurtografics et à tous les autres qui lui ont donné un coup de main indispensable face à l'ampleur de la tâche. Et pour finir en beauté... merci Anne-Laure d'être là, merci pour ta patience face à mes perpétuelles absences et pour m'avoir appris à "décrocher".

A ma mère.

Résumé

A l'heure actuelle, de nombreuses populations de vertébrés sont soumises directement ou indirectement à des pressions anthropiques. Le but de ce mémoire est de montrer les implications de telles pressions sur la dynamique des populations d'ongulés, en plus des facteurs de variation environnementale classiquement reconnus, comme le climat ou la qualité de l'habitat. Nous présentons ici deux études de cas : le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) en France et l'élan (*Alces alces*) en Norvège. Notre travail sur le mouflon s'est appuyé sur une étude à long terme (30 ans) d'une population située dans le sud de la France (Hérault). Pour l'élan, nous avons conduit une étude comparative de plusieurs populations évoluant dans des habitats très contrastés répartis en Norvège le long d'un gradient latitudinal.

Après avoir mis en évidence dans notre étude sur le mouflon les avantages et les limites de méthodes classiquement utilisées pour le suivi des populations d'ongulés, nous montrons que la dynamique de cette population est influencée à la fois par (1) la fermeture généralisée des habitats suite à la déprise pastorale obligeant les mouflons à utiliser des ressources sous-optimales, (2) la chasse sélective pratiquée sur les mâles à trophée, (3) l'histoire récente des individus à l'origine de la population, ainsi que (4) la sécheresse estivale. Ces processus sont respectivement responsables d'une diminution de la qualité phénotypique (poids, trophée) des mouflons (processus (1) et (2)), des variations de performances reproductives des femelles (processus (3) et (4)) et de la mortalité estivale des agneaux (processus (4)).

Chez l'élan, nous montrons que le dimorphisme sexuel de taille (DST) augmente avec une saisonnalité environnementale croissante, sans doute à cause d'une meilleure qualité des ressources lorsque la saison de végétation est plus courte mais plus intense. La chasse sélective contre les mâles intervient elle aussi sur le DST en causant une diminution de la proportion de mâles adultes dans la population. Les jeunes mâles participeraient alors davantage à la reproduction, ce qui affecterait en retour leur croissance.

Les résultats obtenus à partir de ces deux études de cas, conduites à des échelles spatiales différentes, mettent en évidence l'existence de caractéristiques inhérentes aux populations exploitées. Au même titre que les contraintes environnementales sous lesquelles elles évoluent, nous démontrons que l'Homme peut influencer fortement la démographie de ces populations.

Mots-clés: mouflon, *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., élan, *Alces alces*, ongulés, Caroux-Espinouse, Norvège, chasse, dynamique des populations, traits d'histoire de vie, saisonnalité environnementale, méthodes de suivis

Abstract

Several vertebrate populations have to face indirect and direct human pressures. Our aim here is to show how these pressures influence ungulate population dynamics beyond environmental factors commonly accounted for, such as habitat quality or climate. We present two case studies : Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) in France and moose (*Alces alces*) in Norway. We analyzed a long term study (30 years) of a mouflon population located in southern France (Hérault). Our study on moose was based on a transversal and comparative analysis of several populations inhabiting contrasted environments in Norway along a latitudinal gradient.

Our study on mouflon highlighted the advantages and limits of commonly used survey methods for ungulate population monitoring. We then showed that the dynamics of this population was influenced by (1) habitat closure, resulting from the reduction of pastoral activity, leading to the use of sub-optimal resources by mouflon, (2) selective hunting on trophy males, (3) the recent history of mouflon from which our population originated, (4) summer drought. These processes influence the dynamics of the mouflon through (1) a decrease in phenotypic quality as measured by body mass and trophy size (processes 1 and 2), (2) variation in reproductive output of females (processes 3 and 4), (3) and variation in lamb summer survival (process 4).

In moose, we showed that sexual size dimorphism (SSD) increases with increasing environmental seasonality, probably caused by higher resource quality when the growing season was short and intense. Selective hunting against males also shapes SSD by decreasing the proportion of adult males in the population. A low proportion of adult males could lead to a higher proportion of young males involved in reproduction, which in turn may have a negative impact on their body growth.

Based on two cases studies at different spatial scales, our results highlighted the existence of specific biological characteristics in harvested populations. In addition to the environmental constraints under which these populations evolve, we demonstrated that man can have a strong impact on their demography.

Keywords: mouflon, *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., moose, *Alces alces*, ungulates, Caroux-Espinouse, Norway, hunting, population dynamics, life history traits, environmental seasonality, monitoring

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON I

<p>Président de l'Université Vice-Président du Conseil Scientifique Vice-Président du Conseil d'Administration Vice-Présidente du Conseil des Études et de la Vie Universitaire Secrétaire Général</p>	<p>M. le Professeur D. DEBOUZIE M. le Professeur J.F. MORNEX M. le Professeur R. GARRONE M. le Professeur G. ANNAT M. J.P. BONHOTAL</p>
<p><u>SECTEUR SANTE</u></p>	
<p>Composantes UFR de Médecine Lyon R.T.H. Laënnec UFR de Médecine Lyon Grange-Blanche UFR de Médecine Lyon-Nord UFR de Médecine Lyon-Sud UFR d'Odontologie Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques Institut Techniques de Réadaptation Département de Formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine</p>	<p>Directeur : M. le Professeur D. VITAL-DURAND Directeur : M. le Professeur X. MARTIN Directeur : M. le Professeur F. MAUGUIERE Directeur : M. le Professeur F.N. GILLY Directeur : M. O. ROBIN Directeur : M. le Professeur F. LOCHER Directeur : M. le Professeur L. COLLET Directeur : M. le Professeur P. FARGE</p>
<p><u>SECTEUR SCIENCES</u></p>	
<p>Composantes UFR de Physique UFR de Biologie UFR de Mécanique UFR de Génie Électrique et des Procédés UFR Sciences de la Terre UFR de Mathématiques UFR d'Informatique UFR de Chimie Biochimie UFR STAPS Observatoire de Lyon Institut des Sciences et des Techniques de l'Ingénieur de Lyon IUT A IUT B Institut de Science Financière et d'Assurances</p>	<p>Directeur : M. le Professeur A. HOAREAU Directeur : M. le Professeur H. PINON Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID Directeur : M. le Professeur A. BRIGUET Directeur : M. le Professeur P. HANTZPERGUE Directeur : M. le Professeur M. CHAMARIE Directeur : M. le Professeur M. EGEA Directeur : M. le Professeur J.P. SCHARFF Directeur : M. le Professeur R. MASSARELLI Directeur : M. le Professeur R. BACON Directeur : M. le Professeur J. LIETO Directeur : M. le Professeur M.C. COULET Directeur : M. le Professeur R. LAMARTINE Directeur : M. le Professeur J.C. AUGROS</p>

Table des matières

Table des figures	xiii
Liste des tableaux	xix
Préambule	1

Partie I	Contexte Général	3
-----------------	-------------------------	----------

Partie II	Considérations Méthodologiques sur le Suivi d'une Population d'Ongulés : le Mouflon dans le Caroux-Espinouse	11
------------------	---	-----------

Chapitre 1 Généralités sur le mouflon et la population du Caroux-Espinouse	13
1.1 Quelques éléments biologiques sur le mouflon	14
1.2 La population de mouflons du Caroux-Espinouse	19
1.3 Outils et méthodes de suivis	22

Chapitre 2 Quels outils pour l'étude des populations ?	25
2.1 Introduction	26
2.2 De l'importance de l'âge dans le suivi des populations d'ongulés	27
2.3 Le suivi des effectifs	32
2.4 Le problème des observateurs	40
2.5 L'approche CMR. Une alternative idéale?	41
Chapitre 3 Cinq applications pratiques chez le mouflon	49
3.1 Reliability of aging mouflon (Article 1)	51
3.2 Errors in age determination of mouflon (Article 2)	62
3.3 Monitoring the abundance of mouflon (Article 3)	72
3.4 Effect of observer experience (Article 4)	92
3.5 Un mode de capture alternatif : la buse de Harris (Article 5)	97

Partie III Chasse et Environnement : leurs Conséquences sur les Traits d'Histoire de Vie des Populations d'Ongulés **105**

Chapitre 4 Du plus petit des <i>Ovis</i> sauvages au plus grand des cervidés	107
4.1 Historique et systématique chez l'élan	108
4.2 Biologie et écologie comparées du mouflon et de l'élan	109
4.3 La chasse comme principal outil de suivi des populations d'élans	117
Chapitre 5 Caractéristiques démographiques des populations exploitées	119
5.1 Introduction	120
5.2 Chasse, féminisation et rajeunissement des populations... d'ongulés	122
5.3 Exploitation sélective : la chasse au trophée	130
5.4 Plus loin dans la manipulation des populations : le cas du mouflon	138
5.5 Quels enseignements pour le gestionnaire et le biologiste?	141

Chapitre 6 L'environnement et ses contraintes	145
6.1 Introduction	146
6.2 Vivre et survivre en environnement saisonnier	147
6.3 Les changements climatiques globaux	161
6.4 Les contraintes environnementales vues à travers la notion d'habitat . . .	167
6.5 Lorsque les contraintes deviennent densité-dépendantes	169
6.6 La gestion face aux contraintes environnementales	172

Chapitre 7 Influence de l'Homme et de l'environnement chez le mouflon et l'élan	175
7.1 Comparison of female mouflon reproductive output (Article 6)	177
7.2 Sexual size dimorphism in moose (Article 7)	189
7.3 Long-term life-history changes in Mouflon (Article 8)	209
7.4 Drought effects on mouflon survival (Article 9)	245

Partie IV Synthèse Générale - General Synthesis	255
--	------------

Partie V Conclusions et Perspectives	271
---	------------

Chapitre 8 Science et écologie	273
8.1 Entre recherches appliquées et recherches fondamentales	274
8.2 Un besoin d'écologie	275

Chapitre 9 Perspectives. Les populations exploitées : quelques voies de recherches	279
9.1 Quels moyens pour une approche intégrée de la dynamique des populations?	280
9.2 L'espace : une composante indispensable de l'écologie	283
9.3 Vers un retour probable des prédateurs	286
Références bibliographiques	289
Glossaire	327
Annexe	329

Table des figures

1.1	Trois femelles adultes cornues de mouflon méditerranéen et un jeune mâle (extrême droite).	18
1.2	(a) Localisation géographique du massif du Caroux-Espinouse (Hérault). (b) Représentation en trois dimensions du massif et de sa Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS, zone plus claire, 1704 ha dont 1578 de terres domaniales et 126 de terrains privés, MASSOL 1991). La surface représentée correspond globalement à l'aire d'extension actuelle de la population (voir Fig. 3.15, Article 3).	20
1.3	Principaux types de colliers et de marques utilisés pour identifier, et suivre, à distance les mouflons de la population du Caroux-Espinouse.	22
2.1	Patron théorique de mortalité chez les grands herbivores, adapté de CAUGHLEY (1966) et GAILLARD <i>et al.</i> (2000b).	27
3.1	Relationship between horn length (in cm) and age (in years) of males in the Caroux-Espinouse mouflon population.	55
3.2	Relationship between horn length (in cm) and age classes of males determined from field observations in the Caroux-Espinouse mouflon population.	55
3.3	Relationship between facial mask length (in cm) and age classes of males determined from field observations in the Caroux-Espinouse mouflon population.	56
3.4	Relationship between facial mask length (in cm) of females and tooth eruption class in the Caroux-Espinouse mouflon population.	56
3.5	Comparaison des longueurs moyennes des cornes en fonction de l'âge pour 6 populations de mouflons.	60
3.6	Mean number (CI 95%) of mouflon correctly or incorrectly classified in relation to the age categories used in the field, southern France, 1994-2004.	67
3.7	Occurrence of the 60 best models selected from 1,000 sub-samples of the data set obtained after randomly drawing one observation for each animal observed repeatedly, southern France, 1994-2004.	68

3.8	Schematic representation of (a) age related variation in body size, horn length, rib-cage size and (b) muzzles shape in mouflon (adapted from CORTI <i>et al.</i> 1994).	70
3.9	Total number of male and female mouflons removed annually through hunting from 1988 to 2003.	73
3.10	Location of the study area in southern France.	75
3.11	Temporal variation in the punctual abundance index (PAI) predicted from the selected model (see Tab. 3.6, model including epizootic effect) in the mouflon population of the Caroux- Espinouse massif, France.	78
3.12	Relationship between the number of repetitions of the survey for 3 years (1994, 1996 and 1997 for PAI, and 1997, 1998, and 1999 for AAI), the cost of repetition and the CV of the PAI (a) or the CV of the AAI (b).	82
3.13	Évolution de la surface échantillonnée (m ² , polygone Kernel à 95%) par itinéraire durant le suivi pédestre “IPA”, 1989-2003.	86
3.14	Estimation de l’effectif automnale (\pm IC à 95%) de la sous-unité de population centrale de la réserve (voir MARTINS <i>et al.</i> 2002, surface minimale d’observation d’au moins 332 ha) selon la méthode d’Arnason-Schwarz-Gerrard (ARNASON <i>et al.</i> 1991).	89
3.15	Évolution de l’aire d’extension de la population de mouflons depuis 1982.	90
3.16	Comparisons of the range of differences in counts (number of groups and number of mouflons, respectively) between volunteers (group A) and professional wildlife biologists (group B).	95
3.17	Évolution depuis 1976 de l’efficacité de capture à l’intérieur de la RNCFS pour le mois de juin.	100
3.18	Probabilité de réobservation de colliers équipés de marques gravoglass ou de bandes en toile de bâche en fonction du temps (modèle logistique, voir Fig. 1.3bc, Chapitre 1).	102
4.1	Photographies de femelles et de leur jeune (<i>a</i> et <i>c</i>) et de mâles adultes (<i>b</i> et <i>d</i>) chez le mouflon et l’élan.	112
4.2	Variations saisonnières du régime alimentaire des mouflons de la population du Caroux-Espinouse déterminées par analyse des panses ($n = 125$) prélevées sur les animaux tués à la chasse ou lors de tirs scientifiques, période 1973-1977 (adapté de FALIU <i>et al.</i> 1990).	114
4.3	Diagrammes ombrothermiques des stations Météo France des Aires (période 1995-2001, versant méditerranéen) et de Fraïsse-sur-Agoût (période 1990-2002, influence océanique de montagne) situées sur le massif du Caroux-Espinouse, et de deux stations situées dans le sud et le nord de la Norvège (période 1957-2001).	116
4.4	Variations intra- et inter-annuelles du NDVI (<i>Normalized Difference Vegetation Index</i>) dans le massif du Caroux-Espinouse et en Norvège.	117

5.1	Réseau sans racine (pas d'hypothèse d'horloge moléculaire) montrant la proximité génétique entre populations de mouflons pour deux protéines du sang, la transférine et l'hémoglobine (adapté de MONTGELARD <i>et al.</i> 1994).	139
6.1	Relation entre variables climatiques, développement phénologique et développement biologique chez les ongulés (adapté de LANGVATN <i>et al.</i> 1996).	153
6.2	Différentes reconstructions des changements de températures moyennes depuis 2000 ans.	163
6.3	Valeurs du NAO, calculé entre décembre et mars, sur la période 1825-2004.	164
7.1	Dates of fertilization estimated from the age of foetuses of 61 females killed between 1996 and 2001 in the Vercors Drômois population of mouflon, France.	182
7.2	Variations inter-populationnelles des patrons de croissance de trois mesures utilisées dans la cotation officielle des trophées de mouflons mâles ($n > 66$ quelles que soient la population et la mesure).	188
7.3	Location of the 6 Norwegian regions from which moose data were collected in 14 municipalities.	194
7.4	(a) Schematic presentation of phenology variables derived from annual NDVI-curves (see Tab. 7.4). (b) Changes in NDVI-values through the year for a northern (solid line, Troms), and southern (dashed line, Vestfold) area of Norway (see Fig. 7.3). Arrows indicate mean date of birth for moose in corresponding areas (SÆTHER <i>et al.</i> 1996)	195
7.5	Predicted values of sexual size dimorphism of adult carcass mass from a model including an interaction between sex ratio (adulte male : adulte female) and the length of growing season (see Tab. 7.6).	203
7.6	Regression between the best explanatory variables selected in the sexual size dimorphism analysis (see Tab. 7.6) and the growth parameters (γ , the adult (asymptotic) carcass mass, and β , the decay in growth rate) for males (solid circles, solid line) and females (open circles, dashed line) (mean \pm SE).	204
7.7	Location of the study area in southern France and population range recorded in 2000. Open and closed habitats (see Tab. 7.7) recorded in 1992 are represented in white and gray, respectively. Plots correspond to traps located in the wildlife reserve (WR), labeled with their identification number. Thin polygons ($n = 3$) correspond to 318 ha adjacent areas to the WR with no hunting.	211
7.8	(©Pascal Arnaud/ONCFS) Difference in horn configuration between two males of the Caroux-Espinouse population (France) : the male on the right has a trophy with wide horn breadth and curve diameter very similar to the "Corsican" horn type in comparison to the male on the left.	212

7.9 Measurements of trophy characteristics recorded for mouflon harvested in the Caroux-Espinouse population (France), during hunting seasons 1977-1984 and 1996-2002. (a) Horn length was measured from the base to the tip of the horn, along the external side; Horn circumference was measured at the base of the horn; Horn breadth corresponds to the widest distance between external horn sides, horn tips included; (b) Horn curve diameter corresponds to the distance between the anterior side of the horn base and the diametrically opposed external side. 214

7.10 Annual variations in lamb body mass of males predicted from the selected model (see Tab. 7.8) for the median date of capture (24 June). Because the effect of sex was additive, we do not present values for females for the sake of clarity. The solid line describes the linear regression. 218

7.11 Decrease in horn length among cohorts born in the 1970-1997 period and in relation to age at harvesting. The points correspond to observed values of horn length, the solid line corresponds to the age-specific predictions from the best model (see Tab. 7.10) and the dashed lines to the 95% confidence intervals. 222

7.12 Hierarchical cluster analysis to distinguish 4 clusters of traps (numbers in brackets) used to analyze the effect of habitat closure on lamb body mass within the WR (see Tab. 7.11). 223

7.13 Variations in average (\pm SE) body mass of male lambs predicted from the selected model (see Tab. 7.11) for the median date of capture (26 June), the two periods of study (1976-1984 and 1995-2003), and in relation to trap cluster (Fig. 7.12) as a function of the proportion of closed habitat. 224

7.14 Change in the allometric relationship between horn breadth and horn length during the two periods of study (1977-1984, solid circles, solid line; 1996-2002, open circles, dashed line). 225

7.15 Variations annuelles de la proportion de femelles cornues capturées dans la RNCFS entre 1974 et 2004. 230

7.16 Changements de la végétation sur le massif du Caroux-Espinouse entre 1955 et 1992, sur la base d'une analyse diachronique des photos aériennes de 1955, 1971, 1982 et 1992 (BOUSQUEL 1999, SOURIE 2004). 234

7.17 Représentation schématique des parcelles d'études. 236

7.18 Analyse factorielle des correspondances de la composition floristique des parcelles d'expérimentation en 2003 et 2004. 236

7.19 Distribution du nombre d'animaux observés par scan sur chaque parcelle (143 séances, 4647 animaux observés, années 2004-2005). 237

7.20 Mean daily summer drought indices (\pm s.d.) recorded between 1990 and 2002 and in 2003 from 1 April to 27 October. 248

7.21	Estimated summer lamb survival (with 95%CI, filled circles) of Caroux-Espinouse mouflons from the selected model Φ_{14days} between 5 May and 7 September (nine 14 day intervals, t) during the severe drought of summer 2003.	250
7.22	Précipitations cumulées (mm) enregistrées sur le massif du Caroux-Espinouse (station Météo France de Cambon et Salvergues, alt. 900 m) du 15 juin au 31 juillet de chaque année, période 1988-2005.	251
9.1	Localisations spatiales de deux femelles adultes de mouflon équipées de collier GPS (voir Fig. 1.3, Chapitre 1). La ligne noire séparant les deux ensembles de points correspond à un sentier de Grande Randonnée.	285

Liste des tableaux

3.1	Success rate of age class determination based on the horn length discriminant function developed for 404 males harvested in Caroux-Espinouse from 1977 to 1985.	54
3.2	Success rate of age class determination based on the facial mask length discriminant function developed for 431 males harvested in Caroux-Espinouse from 1977 to 1985.	57
3.3	Success rate of age class determination based on the facial mask length discriminant function developed for 212 females harvested in Caroux-Espinouse from 1977 to 1985.	57
3.4	Comparaison de la longueur du masque facial chez les femelles de mouflon de trois populations françaises.	61
3.5	Error rate (CI 95%) in age category determination of mouflon in the field, southern France, 1994-2004.	66
3.6	Set of models fitted to investigate the variation of the punctual abundance index (PAI) recorded in a mouflon population in the Caroux-Espinouse massif, France, 1989-2003.	80
3.7	Set of models fitted to compare the variation of the PAI and of the aerial abundance index (AAI) recorded in a mouflon population in the Caroux-Espinouse massif, France, 1995-2003 (excluding epizootic year).	81
3.8	Global costs of pedestrian and helicopter surveys.	83
3.9	Évolution de la fermeture du milieu sur la surface échantillonnée (2800 ha) durant le suivi terrestre par Indices Ponctuels d'Abondance (IPA), période 1989-2003.	85
3.10	Bilan des attaques de buses de Harris réalisées en 2003 sur le plateau du Caroux (Hérault, France) pour permettre la capture d'agneaux de mouflon.	99
3.11	Efficacité des différentes méthodes expérimentées pour la capture de mouflons sur le massif du Caroux-Espinouse durant la période 1976-2004 (adaptation et mise à jour de CUGNASSE <i>et al.</i> 2001b).	101
4.1	Comparaisons de la biologie et de l'écologie du mouflon méditerranéen et de l'élan en Norvège, et comparaisons des populations étudiées.	110

5.1	Quelques valeurs d'héritabilité (h^2) de traits morphologiques susceptibles d'être sélectionnés à la chasse chez différentes espèces d'ongulés.	131
6.1	Synthèse non exhaustive des études reportant une relation significative entre survie ou fécondité (ou tout autre estimateur de ces paramètres) et conditions climatiques locales (voir aussi WELADJI <i>et al.</i> 2002).	149
7.1	Characteristics of study areas and datasets.	179
7.2	Caractéristiques (\pm ET (n)) morphologiques de trois populations de mouflons.	187
7.3	Environmental and population characteristics recorded during the study period, 1991-2003, for 14 Norwegian moose populations.	193
7.4	Description of phenology variables used in the analyses (see Fig. 7.4a).	195
7.5	Sex-specific adult body mass (γ , kg \pm SE) and decay rate (β) estimated from monomolecular growth curves fitted to carcass mass data from 14 Norwegian moose populations (1991-2003 period).	200
7.6	Modeling the variation in 2 indices of sexual size dimorphism (SSD) in 14 Norwegian moose populations in relation to sex ratio, relative density, adjusted altitude, latitude, snow depth, winter temperature and phenology variables (Tab. 7.3, Tab. 7.4,).	201
7.7	Classification of open and closed habitats in the Caroux-Espinouse massif in relation to the cover of three species groups and the corresponding habitat types (adapted from AUVRAY 1983).	212
7.8	Effects of date, sex and time (year or period of study) on body mass of lambs trapped in the Wildlife Reserve (WR) from 1976-1984 ($n_{females} = 105$, $n_{males} = 117$) and 1995-2003 ($n_{females} = 139$, $n_{males} = 167$) in the Caroux-Espinouse massif (France).	217
7.9	Effects of date, sex and period of study on the logarithm of adult dressed body mass of males and females harvested during the hunting seasons of 1977-1984 ($n_{females} = 49$, $n_{males} = 205$) and 2000-2002 ($n_{females} = 47$, $n_{males} = 82$) in the Caroux-Espinouse massif (France).	219
7.10	Effects of age and cohort on horn measurements and physical characteristics of mouflon harvested in the Caroux-Espinouse massif.	220
7.11	Effects of habitat closure on body mass of lambs trapped in the WR in 1976-1984 and 1995-2003 periods (for sample sizes, see Fig. 7.13) in the Caroux-Espinouse massif (France).	223
7.12	Effets de l'année sur le taux de femelles cornues (agneaux et toutes classes d'âge confondu) capturées dans la RNCFS, 1974-2004.	230
7.13	Proportion de femelles cornues estimée à partir d'observations visuelles, dans la RNCFS et hors réserve, durant la période 1977-2004.	231

7.14	Caractéristiques de chaque cluster de trappes utilisé pour étudier l'effet de la chasse sur la proportion de femelles cornues capturées dans la RNCFS entre 1974 et 2004.	232
7.15	Modelling summer lamb survival (Φ) of the Caroux-Espinouse mouflon population during the summer drought of 2003 in relation to sex (Φ_{sex}), time (Φ_t), and climatic conditions.	249
7.16	Mortalité comparée des mâles et des femelles de mouflon de la population du Caroux-Espinouse à partir de la découverte de cadavres.	252

Préambule

Ce travail s'intéresse à la fois au fonctionnement démographique d'une population de mouflons (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) située dans le sud de la France et de plusieurs populations d'élans (*Alces alces*) suivies à travers la Norvège¹. Toutes ces populations ont en commun d'être chassées. C'est dans ce contexte "d'étude de la dynamique de populations exploitées" que se place ce mémoire (**Partie I**).

Si l'élan est synonyme de grand nord pour l'Europe latine, le mouflon n'évoque probablement que peu de choses pour nos amis scandinaves. Il est vrai que même dans son pays d'origine, particulièrement sur le continent, le mouflon est une espèce peu connue. D'un point de vue scientifique, même constat, si la biologie et l'écologie de l'élan ont fait l'objet de nombreuses descriptions, les ouvrages sur le mouflon sont moins nombreux, concernent un public de spécialistes et sont bien souvent indisponibles autrement que dans la langue de l'auteur². Pour permettre aux lecteurs d'approfondir leurs connaissances, ou tout simplement de découvrir ces deux espèces, nous décrirons au début des **Parties II** et **III** leurs principales caractéristiques biologiques et écologiques.

Les travaux réalisés ici ont pour la plupart été rédigés en anglais et publiés ou soumis dans des revues internationales afin de les mettre à la disposition de la communauté scientifique. En guise d'introduction à ces travaux, le lecteur trouvera au coeur des **Parties II** et **III** des discussions sur les résultats obtenus, replacés dans un cadre biologique et théorique général, et fruit d'un effort de synthèse centré sur l'étude et la dynamique des populations exploitées. En outre, pour que les travaux présentés à la fin de ces deux parties ne se limitent pas à une longue série de manuscrits techniques mis bout à bout, nous avons complété chaque texte de nouvelles informations, d'applications pratiques des résultats obtenus ou bien encore d'idées trop spéculatives ou trop longues pour satisfaire aux critères des journaux scientifiques. La **IV^{ème}** partie de ce mémoire résume l'essentiel de l'information présentée sous la forme d'une synthèse générale.

La plupart des travaux réalisés reposent sur des données récoltées à partir des animaux tués à la chasse. Nous concluons ce mémoire (**Partie V**) sur le potentiel scientifique d'informations, parfois triviales (comme le poids de l'animal tiré), que la chasse peut fournir

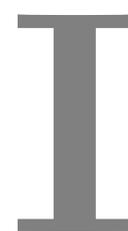
¹Il s'agit donc de la sous-espèce Scandinave à différencier des sous-espèces Nord-américaines communément appelées *original*.

²La plupart des auteurs qui ont publié sur le mouflon sont allemands ou originaires des pays de l'Europe de l'Est...

pour appréhender l'impact de l'Homme et de l'environnement sur le fonctionnement démographique des populations d'ongulés. Nous élargissons cette discussion à la place de la science et de l'écologie dans notre société, et à l'avenir du suivi et de la gestion des populations chassées.

Le travail réalisé sur le mouflon a été rendu possible grâce à l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) qui développe depuis 1974 des programmes de suivis, d'études et de recherches sur la population de mouflons introduits dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault, France). Ce travail a bénéficié du soutien financier de l'ONCFS et de la Fédération Départementale des Chasseurs de l'Hérault, ainsi que de l'étroite collaboration avec les acteurs et gestionnaires locaux. Les résultats obtenus se devaient de satisfaire la demande initiale : exploiter l'ensemble des données existantes pour "tenter" un bilan démographique de la population. Ils ont été l'occasion de repenser les modes de gestion de l'espèce et de mettre en évidence toute la valeur scientifique de cette population, de son environnement, et des études réalisés.

Le travail sur l'élan fait suite à une collaboration entre mon directeur de thèse Jean-Michel Gaillard (équipe biologie évolutive des populations de mammifères) et l'équipe du Professeur Bernt-Erik Sæther à l'université de Trondheim (Norvège). Cette collaboration fortuite, puisqu'elle ne faisait pas initialement partie de la problématique de thèse, a pu voir le jour grâce au programme d'échange Européen Marie Curie. Comme en France avec l'ONCFS, la réussite de cette collaboration repose en grande partie sur la présence d'un organisme de recherches appliquées (Norwegian Institute for Nature Research), à la fois "pourvoyeur" de données et interlocuteur scientifique privilégié.



Contexte Général

“Most of the fundamental ideas of science are essentially simple, and may, as a rule, be expressed in a language comprehensible to everyone.”

ALBERT EINSTEIN (1879-1955)

C'est en grande partie ainsi, que la science pourra se rapprocher de notre société, alors qu'elles tendent progressivement à s'éloigner l'une de l'autre. En effet, après une période de confiance absolue dans la science, considérée comme génératrice de progrès pour l'humanité, le scientisme a été remplacé par une attitude ambivalente (SCHWARTZENBERG 2001). Certes, on continue d'apprécier les améliorations apportées à la vie quotidienne par les applications pratiques de la recherche. Mais on appréhende aussi des risques, avec sa capacité nouvelle à modifier la matière, le monde vivant et même la nature humaine. D'où des interrogations, des doutes et des craintes, qui concernent tout aussi bien la santé que l'environnement (SCHWARTZENBERG 2001).

La crise que traverse la recherche française a été l'occasion de mesurer l'ampleur des dégâts et cette nécessité de communiquer. Force est de constater aujourd'hui que le fossé d'incompréhension qui sépare le citoyen de la communauté scientifique n'a probablement jamais été aussi grand. Situation paradoxale dans la mesure où la recherche fonctionne sur des fonds publics ? Probablement. La faute à qui ? Je ne me risquerais pas à une réponse. Un élément semble cependant évident : la science n'est plus aujourd'hui que spécialisation. Chacun se doit d'exceller dans un domaine de plus en plus restreint, et le chercheur n'a plus forcément le temps, la vocation ou même les compétences pour assurer la vulgarisation de ses propres écrits.

Au cours de ces trois années de recherches, j'ai moi même pu mesurer à quel point il était effectivement difficile pour le spécialiste d'expliquer son travail dans un langage commun. A plusieurs occasions, j'ai été confronté à la question :

“-C'est quoi étudier la dynamique des populations ?”

J'ai alors opté pour deux stratégies. Faire simple, au risque de confondre l'interlocuteur dans une vision simpliste :

“-D'accord, toi, ton travail, c'est de compter des mouflons...”

Faire une description détaillée et voir rapidement l'auditoire s'ennuyer.

Certaines personnes se posaient simplement la question du sérieux et de l'intérêt à étudier la faune sauvage. J'espère que ce mémoire, basé sur une approche de la science à la fois fondamentale et appliquée, permettra à chacun de trouver des réponses. Pour aller dans ce sens, je débiterai en proposant une réponse intermédiaire à cette question qui m'a si souvent été posée : qu'est ce que la dynamique des populations ? Réponse qui je l'espère contentera à la fois les spécialistes et les non-initiés, et qu'ils pourront par eux même compléter au fil des pages. Commençons donc cette introduction générale par un concept tout aussi général : l'écologie des populations.

Ce domaine de l'écologie cherche à identifier les facteurs et à comprendre les processus à l'origine de la structuration démographique des populations (LEGAY & DEBOUZIE 1985).

Plus concrètement, l'écologie des populations tente de répondre aux questions suivantes : combien d'individus composent cette population ? quelle est sa structure génétique et sociale ? quelle est sa structure en âge et en sexe ? comment ses individus se répartissent dans l'espace ? pourquoi ? et comment tout cela influence-t-il le fonctionnement démographique de la population ? ... Dans ce contexte, la dynamique des populations est simplement la composante de l'écologie des populations qui privilégie l'étude des mécanismes biologiques à l'origine de la fluctuation des effectifs (GAILLARD 1988). Fondamentalement, une population est constituée d'individus qui naissent, se développent, se dispersent, se reproduisent pour certains, et meurent. L'ensemble de ces événements à un instant donné va déterminer le bilan démographique de la population : augmentation, diminution ou stabilité de l'effectif. A plus long terme, ces événements vont varier en fonction des caractéristiques individuelles (*e.g.*, âge et sexe) et environnementales (*e.g.*, climat). C'est cette variabilité démographique qui conditionnera la dynamique de la population.

On imagine facilement les nombreuses applications pratiques de cette discipline. Par exemple, déterminer le prélèvement maximal qu'il est possible d'appliquer à une population sans compromettre les prélèvements futurs (*e.g.*, populations de poissons soumises à une pêche commerciale) ou estimer la probabilité de persistance d'une population en relation avec les plans de conservation appliqués (*e.g.*, population d'ours brun *Ursus arctos* dans les Pyrénées). Tout cela nécessite cependant de caractériser les paramètres démographiques associés à chaque population. Chez les populations d'ongulés par exemple, il y a principalement quatre paramètres, fortement structurés en âge, qui contrôlent le cycle de vie des espèces : la fécondité, la survie, la proportion de femelles reproductrices et l'âge de première reproduction (CAUGHLEY 1977, STEARNS 1992, GAILLARD *et al.* 2000b). L'étude de ces paramètres est l'étape fondamentale pour rendre compte du fonctionnement démographique des populations, en servant d'indicateurs quantitatifs et qualitatifs de leur état. Par la suite, suivant le type d'actions appliquées sur chaque paramètre, le gestionnaire pourra notamment (*i*) contrôler ou réduire les espèces dites nuisibles³, ou (*ii*), lorsque la population est exploitée, maintenir ses effectifs dans une zone acceptable de densité (CAUGHLEY 1977, POJAR 1981).

C'est justement les populations exploitées qui feront l'objet de notre propos. Pour celles-ci, le contrôle des effectifs passe par le prélèvement d'un certain nombre d'individus. Chez les ongulés, ce contrôle se fait principalement par la chasse, la carcasse de l'animal prélevé, ou son trophée (bois ou cornes), ayant une valeur économique (HARRIS & PLETSCHER 2002, SINGER & ZEIGENFUSS 2002, MILNER-GULLAND *et al.* 2003a, WHITFIELD 2003). Suite au déclin des populations de grands prédateurs (BERGER 1999, FERRER & NEGRO 2004), la chasse constitue d'ailleurs bien souvent le seul moyen de contrôle (SMITH & ANDERSON 1998, LANGVATN & LOISON 1999, SOLBERG *et al.* 2000, FESTA-BIANCHET 2003). Cependant, contrairement à la mortalité naturelle qui concerne principalement les jeunes de l'année, les individus sénescents ou affaiblis (*e.g.*, parasités, malades), l'exploit-

³Notamment parce qu'elles diminuent les rendements ou rentrent en compétition avec l'Homme.

tation des populations d'ongulés se focalise avant tout sur les classes d'âge et de sexe satisfaisant les objectifs de gestion (GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994, GAILLARD *et al.* 1998b, 2000b). Ainsi chez les espèces dont les animaux sont prélevés pour la valeur de leur trophée, la mortalité est artificiellement augmentée chez les adultes dont les cornes ou les bois ont atteint des dimensions importantes. Lorsque l'objectif est d'augmenter la productivité de la population (viande), c'est les mâles et les jeunes femelles non reproductrices qui font principalement l'objet d'un prélèvement (CAUGHLEY 1977, KOKKO 2001) puisqu'il suffit chez les espèces polygynes⁴ de quelques mâles pour féconder l'ensemble des femelles. On conserve ainsi uniquement le nombre de mâles nécessaire ainsi que les femelles les plus productrices, ce qui contribue en outre à limiter la compétition pour les ressources. En plus de modifier la densité des populations chassées, ce type de prélèvement déséquilibre leur structure d'âge et de sexe (CLUTTON-BROCK & LONERGAN 1994, GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994, LANGVATN & LOISON 1999, SÆTHER *et al.* 2003, GAREL *et al.* 2006). Dans la mesure où la chasse se base sur la recherche d'un phénotype particulier, tel que la présence de trophée "record" chez les mâles, elle est aussi susceptible d'avoir des conséquences évolutives (HARRIS *et al.* 2002, COLTMAN *et al.* 2003, FESTA-BIANCHET 2003). L'Homme confronte ainsi les populations qu'il exploite à des pressions de sélection très différentes des pressions naturelles sous lesquelles elles ont évolué (SOLBERG *et al.* 2000, FESTA-BIANCHET 2003).

Au-delà de ces pressions artificielles associées aux modes d'exploitation des populations d'ongulés, leur dynamique est influencée par toute une combinaison de facteurs densité-dépendants, comme la compétition pour les ressources, et densité-indépendants, comme la stochasticité climatique (voir *e.g.*, MESSIER 1994, LINNELL *et al.* 1995, SINCLAIR & ARCESE 1995, MILNER *et al.* 1999, SOLBERG *et al.* 1999, AANES *et al.* 2000, KAMLER *et al.* 2002 et SÆTHER 1997 pour une revue). Après plus d'un demi-siècle de débats intenses autour du concept de densité-dépendance (NICHOLSON 1933, ANDREWARTHA & BIRCH 1954, LACK 1954, FOWLER 1987, MESSIER 1991), le défi aujourd'hui pour les scientifiques n'est plus de savoir si les populations sont uniquement régulées par des facteurs biotiques qui dépendent de la densité, mais bien d'estimer l'effet relatif de ce processus et ses interactions avec les facteurs densité-indépendants dont l'étude n'a connu qu'un essor récent (SÆTHER 1997). Cet essor s'est caractérisé entre autre par un intérêt croissant pour l'étude des changements climatiques globaux et de leurs effets sur la faune sauvage et ses habitats (*e.g.*, POST & STENSETH 1999, HUGHES 2000, MCCARTY 2001). A travers l'utilisation d'indices globaux comme le North Atlantic Oscillation index⁵ (NAO) censés renseigner sur les variations climatiques à larges échelles (HURRELL 1995), les biologistes ont pu démontrer au cours des dix dernières années l'impact des changements climatiques sur la dynamique des populations d'ongulés (*e.g.*, POST *et al.* 1997, LOISON *et al.* 1999d, POST *et al.* 1999a, MYSTERUD *et al.* 2001b, STENSETH *et al.* 2002, 2003), en interaction

⁴Espèces pour lesquelles un mâle dominant s'accouple avec plusieurs femelles. Ce système d'accouplement est présent chez la plupart des espèces d'ongulés.

⁵Indice d'oscillation nord-atlantique.

parfois avec les effets densité-dépendants (MILNER *et al.* 1999, POST & STENSETH 1999).

Les changements environnementaux liés aux activités humaines ne se limitent cependant pas aux aspects climatiques. A l'heure actuelle, le monde entier est une mosaïque d'habitats quelle que soit l'échelle à laquelle on se place⁶ (FORMAN 1995). Cette fragmentation des habitats est reconnue comme l'un des principaux facteurs de disparition des espèces (HANSKI 1999, CABEZA & MOILANEN 2001). L'Homme ne se contente pas de réduire la surface d'habitats disponibles, il modifie aussi leurs caractéristiques. C'est le cas lorsque la surpâturage (voir MYSTERUD 2006 pour une définition) de certains habitats par les troupeaux domestiques affectent directement les espèces sauvages par compétition pour l'accès aux ressources (CAMPOS-ARCEIZ *et al.* 2004) ou indirectement en diminuant sur le long terme la productivité des zones pâturées (FRISINA 2002). Dans d'autres cas, c'est au contraire en modifiant les pratiques agricoles sous lesquelles avaient évolué certaines populations que l'Homme influence leur fonctionnement démographique. Par exemple, la déprise pastorale associée à l'exode rural, particulièrement sévère en milieu de montagne où évoluent bon nombre d'espèces⁷, a globalement favorisé un retour d'une végétation ligneuse (AUSRHEIM *et al.* 1999, BOTELHO 2000). Toutes ces modifications, dont l'Homme est à l'origine, affectent la disponibilité et la qualité des ressources, un des déterminants ultimes de la dynamique des populations d'ongulés (*e.g.*, MDUMA *et al.* 1999).

C'est dans ce contexte général, où la dynamique des populations d'ongulés est le produit de contraintes environnementales non prévisibles et de modifications anthropiques des populations et de leur environnement, que nous avons choisi de placer notre propos et d'étudier plus particulièrement deux espèces : le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) et l'élan en Norvège (*Alces alces*). Toutes deux offrent un cadre d'étude théorique et pratique adéquat. Elles sont tout d'abord l'objet d'une exploitation intensive par la chasse (LAVSUND *et al.* 2003, WELLER 2001). Chez l'élan, l'objectif de cette exploitation est avant tout d'augmenter la productivité des populations (SÆTHER *et al.* 2001, SOLBERG & HEIM 2002). Comme nous l'avons vu il s'agit de prélever principalement des jeunes, et plus de mâles que de femelles. La réalisation qualitative et quantitative de ce type de prélèvement varie évidemment en fonction des populations et on rencontre ainsi à travers la Norvège de larges variations de densité et de sex-ratio⁸ (HJELJORD & HISTØL 1999, SOLBERG & SÆTHER 1999, SOLBERG *et al.* 2005). En outre, ce pays aux reliefs accidentés qui s'étend du 58^{ème} au 71^{ème} parallèle offre une remarquable diversité d'habitats, de conditions climatiques et une saisonnalité environnementale très marquée. Ce contexte se prête donc particulièrement bien à des études comparatives (*e.g.*, SOLBERG *et al.* 2002).

Les mouflons ont été beaucoup moins étudiés et l'approche comparative ne peut se li-

⁶Moins de 10% de la surface de la terre est encore dans un état quasi inchangé.

⁷En effet, les zones d'altitude constituent à l'heure actuelle des refuges pour bon nombre d'espèces soumises depuis des siècles à une anthropisation croissante de leur habitat (SCHALLER 1977, MASSOL 2005).

⁸Rapport du nombre de mâles sur le nombre de femelles.

imiter qu'à l'étude de quelques populations. Il a cependant été possible de mener une étude longitudinale sur les facteurs biotiques et abiotiques structurant les traits d'histoire de vie (THV, *e.g.*, poids, reproduction, survie) des individus d'une population située dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault, France, CUGNASSE & HOUSSIN 1993). Contrairement aux populations d'élan, et bien que le mouflon soit principalement chassé pour le trophée des mâles, les prélèvements réalisés dans cette population ont toujours été équilibrés entre les deux sexes (CUGNASSE 1992) pour limiter notamment l'accroissement de la population. La recherche de trophée chez les mâles s'est traduite par le prélèvement sélectif des plus "beaux" individus, *i.e.*, ceux dont le trophée était susceptible de constituer un record⁹. Chez cette espèce, l'impact de l'Homme dépasse d'ailleurs le simple cadre de la chasse. Ce dernier est à l'origine de l'introduction de l'espèce sur le continent européen, dans des habitats parfois très éloignés de son biotope d'origine (voir WELLER 2001). De plus, lors de ces introductions, les animaux fondateurs provenaient en majorité d'animaux plus ou moins naturellement hybridés¹⁰ avec d'autres espèces d'ovins (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, ULOTH 1972, CUGNASSE 1994). Ainsi, la plupart des populations de mouflons sont constituées d'animaux dont l'origine génétique est complexe. Enfin, contrairement à l'élan qui évolue depuis près d'un demi-siècle dans un environnement particulièrement favorable grâce à la gestion sylvicole appliquée en Norvège (MARKGREN 1974, LAVSUND *et al.* 2003), la population du Caroux-Espinouse fait face depuis son origine à une dégradation du milieu suite à la déprise des activités pastorales (BOUSQUEL 1999, SOURIE 2004).

Par bien des aspects biologiques et écologiques ces deux animaux s'opposent : l'un est le plus petit des *Ovis* sauvages, l'autre le plus grand des cervidés, l'un est un païseur (mangeur d'herbes, "grazer"), l'autre un cueilleur (espèces ligneuses, "browser" *sensu* HOFMANN 1989). Ils n'en sont que plus complémentaires par la diversité des conditions environnementales et des pressions anthropiques rencontrées. Nous avons donc choisi d'aborder au cours de ce mémoire (**Partie III**) les conséquences évolutives et écologiques de tels facteurs sur :

- le patron de reproduction des femelles de mouflon (**Article 6**) ;
- le patron de croissance et le dimorphisme sexuel de taille chez l'élan (**Article 7**) ;
- les variations de masse corporelle et de morphologie du trophée chez le mouflon (**Article 8**) ;
- le patron de survie des agneaux de mouflon (**Article 9**)

Pour identifier les facteurs et les processus impliqués, il faut des données. Évident, certes. Beaucoup moins pour tous ceux qui en récoltent, ou en ont récolté... Comme nous le verrons tout d'abord (**Partie II**), le problème des moyens et méthodes pour le suivi d'une espèce sauvage dans son environnement naturel est toujours d'actualité. Par exemple, si l'âge est un élément fondamental qui structure la plupart des paramètres

⁹La population du Caroux-Espinouse était jusqu'à peu (2003) détentrice du plus beau trophée de mouflon en France.

¹⁰Dans certain cas cette hybridation était provoquée afin de modifier les caractéristiques phénotypiques de l'animal (PIEGERT & ULOTH 2005) : modification de la forme du trophée, de la taille des cornes...

démographiques chez les ongulés (GAILLARD *et al.* 2000b, COULSON *et al.* 2001), la validité des méthodes utilisées sur le terrain pour l'estimer à distance était encore un domaine de recherche presque inexploré chez le mouflon (BOUSSÈS & RÉALE 1994). Il nous a donc semblé essentiel, avant de passer à des discussions biologiques (**Partie III, Articles de 6 à 9**), de s'intéresser plus particulièrement à ces considérations méthodologiques (**Partie II, Articles de 1 à 5**). Nous avons mis à profit pour cela notre connaissance de la population de mouflons du Caroux-Espinouse et des nombreux suivis dont elle fait l'objet.

Nous introduirons les aspects méthodologiques concernant cette population par une mise au point générale sur la biologie du mouflon, ainsi que sur les moyens et les méthodes utilisés pour son suivi (**Chapitre 1**). Avant de présenter plus spécifiquement au **Chapitre 3** les résultats obtenus, nous en discuterons dans un cadre méthodologique général articulé autour des différentes méthodes de suivi de la faune sauvage (**Chapitre 2**). De la même manière nous débuterons la **Partie III** par une présentation comparée de la biologie et de l'écologie des deux espèces étudiées (**Chapitre 4**). Nous traiterons ensuite séparément du rôle de l'Homme (**Chapitre 5**) et de l'environnement (**Chapitre 6**) sur les THV des populations d'ongulés. Comme précédemment, nous conclurons ces discussions avec l'ensemble des travaux publiés ou soumis (**Chapitre 7**). Nous reprendrons au cours d'une synthèse générale (**Partie IV**) l'ensemble des résultats présentés et leurs contributions relatives dans les domaines abordés. Nous conclurons (**Partie V**) ce travail en ouvrant la discussion sur la place de la science et de l'écologie dans notre société et nous en profiterons pour aborder les différentes perspectives de gestion et les voies de recherches futures sur la dynamique des populations exploitées.

II

Considérations Méthodologiques sur le Suivi d'une Population d'Ongulés : le Mouflon dans le Caroux-Espinouse

Chapitre 1

Généralités sur le mouflon et la population du Caroux-Espinouse

Contents

1.1 Quelques éléments biologiques sur le mouflon	14
1.1.1 Origine, répartition géographique et statut	14
1.1.2 Mise au point taxinomique	15
1.1.3 Les cornes chez le mouflon	17
1.2 La population de mouflons du Caroux-Espinouse	19
1.2.1 Bref historique	19
1.2.2 Situation bio-géographique	21
1.3 Outils et méthodes de suivis	22
1.3.1 Données récoltées à la chasse	22
1.3.2 Données basées sur l'observation d'animaux anonymes	23
1.3.3 Suivi par Capture-Marquage-Recapture (CMR)	23

1.1 Quelques éléments biologiques sur le mouflon

1.1.1 Origine, répartition géographique et statut

Le plus ancien mouflon fossile (*Ovis shantungensis*) a été découvert dans le Villafranchien de l'Asie centrale à Nihowan en Chine et remonterait à un million d'années (BON *et al.* 1991, WELLER 2001, RIVALS 2002). A partir de ce foyer asiatique, le genre *Ovis* se serait répandu au cours du Pleistocène selon deux grands axes de migration : l'un se dirigeant vers l'Asie du Nord-Est et atteignant l'Amérique du Nord par le détroit de Behring, le second vers l'Eurasie et l'Europe de l'Ouest. A l'heure actuelle, le genre *Ovis* est largement distribué dans les régions biogéographiques Paléarctique et Néarctique (GEIST 1971, SCHALLER 1977).

Dans les grandes îles méditerranéennes que sont Chypre, la Corse et la Sardaigne, des mouflons anatoliens¹¹ (*Ovis gmelini gmelini*), récemment domestiqués, auraient été introduits par des nomades aux environs des 5-8^{ème} millénaires¹² avant notre ère (POPLIN 1979, VIGNE 1992, HADJISTERKOTIS 1996, PIEGERT & ULOTH 2005). Certains de ces animaux redevinrent sauvages, donnant ainsi naissance aux souches de mouflons qui peuplent aujourd'hui les trois îles. Cette hypothèse du marronnage émise par POPLIN (1979) pour les animaux de Corse est maintenant confirmée par les recherches paléontologiques et archéologiques pour Chypre et la Corse, et sur la base de recherches génétiques pour la Sardaigne (voir POPLIN & VIGNE 1983, VIGNE 1992, CUGNASSE 1994, HADJISTERKOTIS 1996).

Bien que certains écrits rapportent la présence de mouflons sardes importés sur le continent européen avant le 18^{ème} siècle (MOTTL 1960, TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, TOMICZEK 1985), notamment par les romains, les mouflons de Sardaigne et de Corse sont restés confinés dans leur île d'origine jusqu'en 1731¹³ (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, ULOTH 1972, WELLER 2001) lorsque le prince Eugène de Savoy importe sur le continent les premiers mouflons sardes dans son palais du Belvédère à Vienne. Ces animaux seront ensuite transférés dans le jardin zoologique impérial du palais de Schönbrunn, puis, en 1840, au jardin botanique de Lainzer Tiergarten (enclos de 2600 ha). C'est principalement à partir de ces individus que l'espèce sera acclimatée à travers presque toute l'Europe¹⁴, tout d'abord comme animal de parc, puis principalement comme espèce gibier (ULOTH 1972, ULOTH & PRIEN 1985, BON *et al.* 1991, CUGNASSE 2001, WELLER 2001, PIEGERT & ULOTH 2005). La première population sauvage sera créée dans les Apennins par le duc Leopold de Toscane dès 1780. Des spécimens ont également été implantés dans l'archipel sub-antarctique des Kerguelen (CHAPUIS *et al.* 1994), au Tian Shan (PFEFFER 1967), aux

¹¹Partie asiatique de la Turquie, constituée de hauts plateaux arides (1000 m) entourés de zones montagneuses plus accidentées (jusqu'à 5165 m).

¹²Néolithique.

¹³1729 d'après TOMICZEK (1985).

¹⁴La Scandinavie, comme le Portugal, les îles britanniques, l'Albanie et la Grèce, n'a jamais procédé à l'introduction en nature de mouflons (WELLER 2001, PIEGERT & ULOTH 2005).

îles Canaries, en Nouvelle Zélande, en Argentine et aux États-Unis (Texas, Californie, WELLER 2001 et îles Hawaï, GIFFIN 1979, O’GARA 1994).

Le premier lâché en France métropolitaine, dont l’objectif était la création d’une première population naturelle en liberté, a été réalisé en 1949 dans le massif du Mercantour (Alpes-Maritimes). Depuis, les introductions se sont généralisées à l’ensemble du sud de la France, principalement à partir des souches de Chambord (Loir-et-Cher), des Bauges (Savoie/Haute-Savoie) et du Caroux-Espinouse (Hérault, CUGNASSE & HOUSSIN 1993, CUGNASSE 2001). En 1995, on recensait 65 populations réparties sur 25 départements, dont 46 sont soumises à un plan de chasse, pour un effectif total estimé avant chasse à 11 317 individus (CUGNASSE 1997a).

Alors que le nombre de mouflons n’a cessé d’augmenter sur le continent (BON *et al.* 1991, CUGNASSE 1993b, 1997a), le statut des populations de Chypre (HADJISTERKOTIS 1996) et de Corse est resté longtemps précaire¹⁵ (DUBRAY 1988). Les récents comptages suggèrent cependant que les populations ont dépassé le seuil critique d’extinction (MAISELS 1988, DUBRAY & ROUX 1990, HADJISTERKOTIS 1996, MATTEI 2006). Les populations corses semblent d’ailleurs augmenter leur aire d’extension (CUGNASSE 1997a, MATTEI 2006). En Sardaigne, après une période critique pour l’espèce (BERDUCOU 1979), la situation est aujourd’hui complètement inversée et les effectifs de l’espèce dépasseraient même les 2000 individus (D. DUBRAY, *comm. pers.*).

La Corse possède encore deux populations de mouflons de souche originelle : la population d’Asco au Nord de l’île estimée à 390 individus et la population de Bavella au sud dont l’effectif serait de 190 individus (DUBRAY & ROUX 1990). La variété corse (voir “Mise au point taxinomique”, ci-dessous) bénéficie de nombreuses mesures de protection. Le plan de chasse est officiellement nul depuis 1953. On la retrouve aussi dans les annexes II et IV de la Directive “Habitats-Faune-Flore”, dans l’annexe III de la Convention de Berne et l’annexe II de la Convention de Washington. Elle est classée par l’International Union for the Conservation of Nature and natural resources (IUCN) comme une espèce vulnérable dans le monde (SHACKLETON & LOVARI 1997b). A contrario, pour les populations continentales, le tableau de chasse “mouflon”¹⁶ n’a cessé d’augmenter depuis sa première réalisation en 1967 pour atteindre sur l’ensemble du territoire français 2050 mouflons attribués en 2003.

1.1.2 Mise au point taxinomique

Le genre *Ovis* comprend toutes les espèces d’ovins sauvages (les mouflons) et domestiques (les moutons). Les *Ovis* appartiennent à l’ordre des artiodactyles, mammifère ongulés dont les doigts se terminent par des sabots en nombre pair. Le mouflon appartient à la famille des Bovidés, ruminants aux cornes persistantes reposant sur une cheville

¹⁵En 1826, la population corse était pourtant estimée à 2224 mouflons d’après le livret de chasse du roi Charles X (DUNOYER DE NOIRMONT 1868, pg. 146, Tome II).

¹⁶L’espèce a été soumise au plan de chasse en 1973.

osseuse.

Durant les deux derniers siècles, de nombreuses classifications et révisions de la systématique des *Ovis* ont été proposées (e.g., PFEFFER 1967, GEIST 1966, HIENDLEDER *et al.* 2001) aussi bien sur la base de données morphologiques, que génétiques (nombre de chromosomes) ou biogéographiques. Complicées par l'existence d'hybridation entre espèces aux formules chromosomiques divergentes, ces classifications font encore l'objet de controverses, notamment sur le nombre d'espèces reconnues. Sur une base historique (e.g., PFEFFER 1967, NADLER *et al.* 1973, SCHALLER 1977) et en accord avec CUGNASSE (1994), GEIST (1991) et l'IUCN (SHACKLETON & LOVARI 1997a) au moins six espèces peuvent être distinguées et regroupées en trois grands types morphologiques (**Annexe 1**) :

- les pachycériformes¹⁷ d'Asie du Nord-Est et d'Amérique du Nord, répartis en trois espèces : *Ovis canadensis* ($2n = 54$), *Ovis dalli* ($2n = 54$) et *Ovis nivicola* ($2n = 52$), les deux premières peuplant l'ouest du continent nord-américain ;
- les argaliformes d'Asie centrale, rassemblés au sein de deux espèces : *Ovis ammon* (les argalis, $2n = 56$) et *Ovis vignei* (les urials, $2n = 58$) ;
- les moufloniformes d'Asie occidentale et des îles méditerranéennes (Chypre, Corse et Sardaigne), réunis en une seule espèce - *Ovis gmelini* ($2n = 54$) - dont le mouflon de Corse est l'une des six sous-espèces.

Cette classification se distingue par l'utilisation d'*Ovis gmelini* pour désigner les moufloniformes. En effet, de nombreux auteurs (e.g., PFEFFER 1967, GEIST 1971, HIENDLEDER *et al.* 2001) utilisent *Ovis orientalis* ou *Ovis musimon*. Cependant, CUGNASSE (1994) a récemment démontré que ces deux termes n'étaient pas adaptés et que *gmelini*, Blyth 1841, apparaissait comme la désignation spécifique correcte.

Chacune des six espèces de mouflons considérées comprend plusieurs sous espèces (il y en aurait à l'heure actuelle 28 de décrites, voir Annexe 1), ce qui témoigne notamment de la grande variabilité morphologique des mouflons. La hauteur au garrot peut ainsi varier du simple au double et la masse corporelle du simple au quintuple (GEIST 1971, SCHALLER 1977).

La dénomination, aussi bien scientifique que vernaculaire, des mouflons qui habitent Chypre, la Corse et la Sardaigne depuis le néolithique connaît, elle aussi, de nombreuses variantes selon les auteurs (voir e.g., TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, GEIST 1971, ULOTH 1972, SCHALLER 1977, MONTGELARD *et al.* 1994, LE PENDU *et al.* 1995, HADJISTERKOTIS 1996). Nous avons donc choisi d'adopter ici la révision taxonomique proposée par CUGNASSE (1994) qui regroupe les mouflons des îles méditerranéennes sous le terme d'*Ovis gmelini musimon* et différencie en fonction de l'île d'origine trois variantes : *corsicana* pour la Corse, *musimon* pour la Sardaigne (*terra typica*) et *ophion* pour Chypre. Cette dénomination *Ovis gmelini musimon* fait l'objet de nombreuses discussions par le groupe de spécialistes des ongulés de montagne de l'IUCN. Récemment, la commission

¹⁷Pachycère signifie à corne épaisse.

internationale de nomenclature zoologique (voir GENTRY *et al.* 2004) a choisi de regrouper ces animaux avec le mouton domestique sous la dénomination *Ovis aries*. Cependant, comme le suggère une récente étude basée sur l'ADN¹⁸ mitochondrial (HIENDLEDER *et al.* 2001), le mouton serait issu de la domestication de deux populations distinctes d'ovins sauvages, il y a de cela une dizaine de milliers d'années. Lorsque Linné avait connaissance de l'ancêtre sauvage d'une espèce domestique, il lui donnait le même nom (voir par exemple le lapin *Oryctolagus cuniculus* et le renne *Rangifer tarandus*, CLUTTON-BROCK 1981). Ainsi, dans la philosophie de Linné, le mouton et le mouflon devraient être regroupés sous le terme *Ovis gmelini*. CUGNASSE (1994) suggère alors de distinguer la forme *aries* pour rendre compte de l'apparition de caractères spécifiques liés à la domestication dans le cas du mouton, qui devient alors *Ovis gmelini f. aries*.

Au cours de l'introduction de mouflons de Corse et de Sardaigne sur le continent Européen, de nombreuses hybridations sont intervenues avec des moutons sauvages et domestiques¹⁹ (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, ULOTH 1972, CUGNASSE 1994) à tel point que l'on considère aujourd'hui que la plupart des populations sauvages acclimatées ne sont pas de souche "pure" (il y en aurait une seule en France, CUGNASSE *et al.* 1990b). De nombreuses différences phénotypiques ont d'ailleurs été observées avec les populations originelles (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, DE BEAUFORT 1970, ULOTH 1972, CUGNASSE 1988, BRIEDERMANN 1992, LÜPS *et al.* 2003, PIEGERT & ULOTH 2005, voir aussi **Article 6**). Nous différencierons donc les mouflons originaires de populations hybrides par la dénomination : *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. selon les recommandations de CUGNASSE (1994). Cet auteur suggère en outre de les regrouper sous le terme de "mouflon méditerranéen", au lieu de "mouflon européen" plus couramment utilisé, en rapport avec leurs exigences écologiques originelles et le fait que l'espèce est "naturellement" confinée à trois îles méditerranéennes. C'est cette ligne de conduite que nous avons adoptée lors de la publication de nos travaux (**Articles 1 à 6 et 8 à 9**). Dans la mesure où nous ferons principalement référence au cours de ce mémoire à cette sous-espèce, nous avons choisi de la désigner sous le terme mouflon, plutôt que de préciser systématiquement mouflon méditerranéen. Pour les autres sous-espèces ou espèces d'*Ovis*, la désignation complète sera utilisée pour éviter les confusions.

1.1.3 Les cornes chez le mouflon

Les principales informations concernant la morphologie du mouflon sont fournies au **Chapitre 4** et comparées aux caractéristiques morphologiques de l'élan. Cependant, dans la mesure où l'utilisation des cornes pour le suivi des populations de mouflons est abordée dès **l'Article 1**, nous présentons ici une description plus détaillée de cette caractéristique

¹⁸Acide Désoxyribo Nucléique.

¹⁹En effet, toutes les espèces de mouflons peuvent se croiser entre elles et avec le mouton (LUDDENI 1993, CUGNASSE 1994, CUGNASSE *et al.* 1998), les hybrides étant eux-mêmes féconds (LUDDENI 1993).



FIG. 1.1 – Trois femelles adultes cornues de mouflon méditerranéen et un jeune mâle (extrême droite). Chez la femelle la plus à gauche, les cornes sont à peine développées en comparaison avec la femelle la plus à droite. (Photo : Daniel Maillard)

morphologique particulièrement importante chez cette espèce (voir aussi **Article 8**). Chez le mouflon tous les mâles ont des cornes²⁰, pouvant atteindre jusqu'à 96 cm (voir **Article 1**). Elles sont constituées d'un pivot osseux recouvert d'un étui corné et s'enroulent avec l'âge. La croissance qui connaît de fortes variations en fonction des individus (**Article 1**) et des populations (**addendum des Articles 1 et 6**) est maximale durant les trois premières années où les cornes atteignent en général 70% de leur longueur définitive (**Article 1**). Par contre, après 8-10 ans, la croissance se ralentit considérablement au point qu'elle ne suffirait plus à compenser l'usure de leur extrémité (HOEFS 1982).

Chez les femelles la présence de cornes (Fig. 1.1) n'est pas systématique et varie fortement d'une population à une autre : entre 10% (Asco) et 75% (Bavella) des femelles sont cornues en Corse (MAUDET & DUBRAY 2002), environ 18% le sont dans la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) du Caroux-Espinouse (**Article 8**), 30% dans le massif du Sancy (RIGAUD 1985), et aucune femelle n'est cornue dans le massif des Bauges²¹ ou dans le massif de Gap-Chaudun (DE BEAUFORT 1970, CHAUVIÈRE 1978). Cette proportion peut varier au sein même d'un massif entre les différentes sous-unités de population (**Article 8**). Les cornes des femelles de mouflon, souvent dissymétriques, fines, peu recourbées (Fig. 1.1), mesurent rarement plus de 20 cm et grandissent de manière discontinue jusqu'à 4-5 ans (PFEFFER 1967). Par comparaison, les femelles de pachycère et d'argalis sont toujours cornues et leurs étuis peuvent dans certains cas atteindre (pour les argalis notamment) les dimensions de ceux des mâles de mouflon.

²⁰Il existe cependant quelques observations de mâles sans corne (mâle *motte*) (DE BEAUFORT 1970, CHAUVIÈRE 1978).

²¹De récentes observations (G. DARMON, *comm. pers.*) semblent indiquer l'existence de quelques individus cornues.

1.2 La population de mouflons du Caroux-Espinouse

1.2.1 Bref historique

La population de mouflons du Caroux-Espinouse a été créée à partir de 19 individus introduits entre 1956 et 1960 (**Article 6**). Elle forme une unité indépendante, considérée comme la plus importante population de mouflons française (CUGNASSE 1997a), dont l'effectif est aujourd'hui probablement supérieur à 2500 individus sans qu'il soit possible de l'estimer précisément (CUGNASSE & MAUBLANC 1985, **Article 3**). L'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) assure depuis 1974 le suivi scientifique de cette population (CUGNASSE 1982a) en collaboration étroite avec les gestionnaires locaux et divers partenaires scientifiques comme l'Institut de Recherche sur les Grands Mammifères (IRGM-INRA) présent sur le massif de 1986 à 1998 et le CNRS.

La RNCFS du Caroux-Espinouse créée en 1973 (Fig. 1.2b), à partir d'une réserve domaniale ministérielle fondée en 1956 lors du premier lâcher de mouflons sur le massif (voir MASSOL 1991 pour plus de détails), a été la zone privilégiée des études réalisées sur la population (LANG 2004). La RNCFS est gérée conjointement et contractuellement par l'Office National des Forêts (ONF) et par l'ONCFS. L'ONF est responsable de la gestion directe de la réserve et l'ONCFS est chargé des études sur la faune et la flore. A l'heure actuelle, la RNCFS du Caroux-Espinouse est considérée comme le territoire national de référence pour l'étude du mouflon en France (LANG 2004). A la RNCFS s'ajoute 1 zone adjacente non chassée : un domaine de 114 ha (SAÏDI 2002) appartenant à l'ONCFS placé en arrêté de protection de biotope (voir Fig. 7.7, **Article 8**).

Au cours des 30 dernières années, l'ONCFS a acquis sur cette population une très longue et exceptionnelle expérience en matière de captures avec la mise au point et/ou le test d'un grand nombre de méthodes : filet linéaire, filet tombant, piège soft coyote, lacet à patte, fusil hypodermique, phéromone sexuelle, cage-piège, capture au rapace dressé (CUGNASSE 1982a, CUGNASSE *et al.* 2001b, CUGNASSE & GAREL 2005, **Article 5**). Les captures par enclos pièges ont ainsi permis depuis 1974 la capture (moyenne \pm ET²²) de 71 (\pm 37) animaux chaque année (1207 femelles et 1056 mâles au total au premier juillet 2005). Dans un premier temps ces captures ont servi en priorité au développement du mouflon en France en alimentant de multiples lâchers d'introduction et de renforcement des populations : de 1974 à 1999, 442 mouflons ont ainsi été expédiés (CUGNASSE 1992, CUGNASSE & HOUSSIN 1993). Puis ces captures ont permis de développer un programme de marquage individuel (visuel ou radio-téléométrique, voir **Articles 2, 8 et 9**) unique au Monde sur cette espèce. Le suivi par l'IRGM d'animaux équipés d'émetteur a notamment permis de mettre en évidence la philopatrie très marquée des femelles (DUBOIS *et al.* 1992, 1994) qui se caractérise au sein de la réserve par une structuration spatiale en trois/quatre sous unités de population (MAUBLANC *et al.* 1994, MARTINS *et al.* 2002, **Article 8**). Ces résultats ont pu être confortés par des approches génétiques (PETIT *et al.* 1997).

²²Écart type.

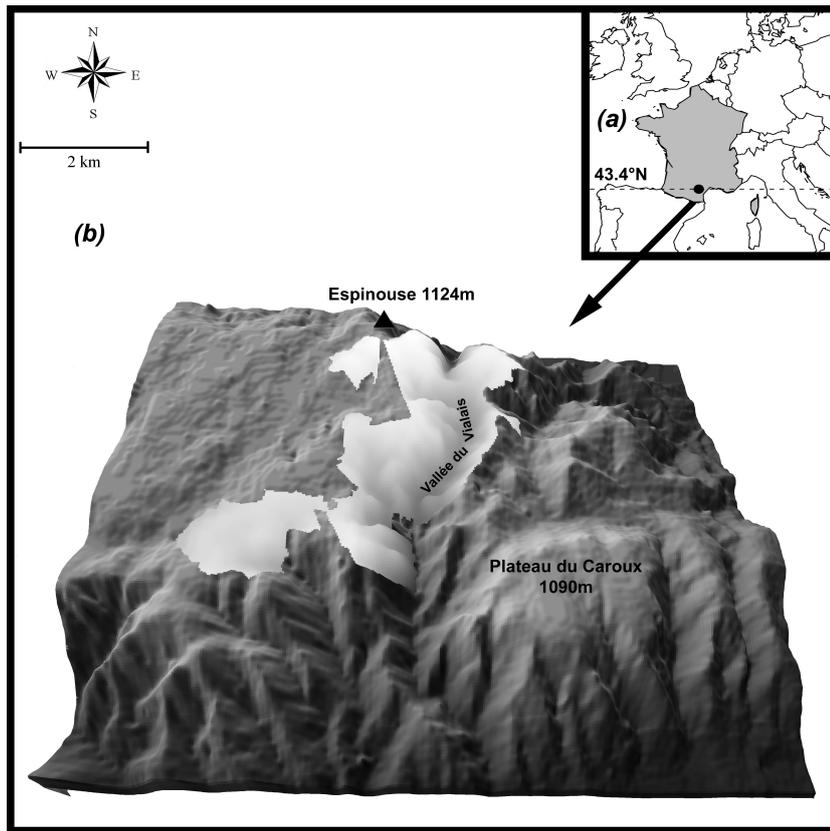


FIG. 1.2 – (a) Localisation géographique du massif du Caroux-Espinouse (Hérault). (b) Représentation en trois dimensions du massif et de sa Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS, zone plus claire, 1704 ha dont 1578 de terres domaniales et 126 de terrains privés, MASSOL 1991). La surface représentée correspond globalement à l'aire d'extension actuelle de la population (voir Fig. 3.15, **Article 3**).

Parallèlement, différentes méthodes ont été expérimentées pour permettre le suivi de l'abondance des ongulés en montagne (CUGNASSE & GAREL 2003, **Article 3**). L'objectif était de pallier les limites des méthodes traditionnelles mal adaptées au relief accidenté et au comportement du mouflon (CUGNASSE 1993a). La surveillance sanitaire et le suivi des causes de mortalité (*e.g.*, **Article 9**) sont aussi devenus au fil des années exemplaires au point d'accueillir en 2000 un programme national de recherches, soutenu par le Ministère de l'Environnement, intitulé "Étude des maladies abortives non réglementées chez les ongulés sauvages et domestiques des RNCFS de montagne gérées par l'ONCFS" (voir DUPRAZ 2004).

Enfin, l'impact du dérangement anthropique a été abordé dès 1992 sur ce territoire (MARTINETTO 1995, CUGNASSE 1997c, GAREL 2002a). Les secteurs très fréquentés ne seraient pas évités par les mouflons, notamment parce que leurs pics d'activité diffèrent de celui des randonneurs et que le milieu leur offre de nombreuses possibilités de dissimulation et de refuges (MARTINETTO *et al.* 1998). Par contre, les chercheurs de champignons

(CUGNASSE *et al.* 1997), la présence de chiens (*Canis familiaris*) accompagnant les randonneurs (MARTINETTO & CUGNASSE 2001), et les battues au sanglier (*Sus scrofa*, MAUBLANC *et al.* 1992) apparaissent comme des sources de perturbations non négligeables pour cette espèce.

1.2.2 Situation bio-géographique

Le massif du Caroux-Espinouse (43° 37'47"N, 2° 57'6"E) est situé dans la région Languedoc-Roussillon, dans le département de l'Hérault (34), à la limite des départements du Tarn et de l'Aveyron et à environ 50 km de la côte méditerranéenne (Fig. 1.2a). Il couvre une superficie d'environ 20 000 ha, regroupe 12 communes et s'inscrit dans le Parc Naturel Régional du Haut Languedoc.

Les monts du Caroux et de l'Espinouse, extrémités sud du massif central, constituent une fraction du massif de l'Agoût, et une partie du grand ensemble de la Montagne Noire (BAUDIÈRE 1970). Il culmine au Nord à 1124 m (sommet de l'Espinouse, Fig. 1.2b) et forme un vaste plateau surélevé, entrecoupé de profondes vallées isolant ainsi différentes unités géographiques. L'une d'elles, la vallée du Vialais (Fig. 1.2b), constitue la majeure partie de la RNCFS du Caroux-Espinouse (MASSOL 1991).

D'un point de vue topographique, le massif présente deux versants d'une physionomie très divergente (Fig. 1.2b) : (i) un versant atlantique au Nord-Ouest s'étalant et s'abaissant en pente douce vers la vaste dépression sédimentaire du Bassin Aquitain, (ii) un versant méridional au Sud très escarpé et situé au-dessus du Languedoc. Ces deux versants sont les dominantes essentielles du relief et sont complétés par d'autres zones topographiques correspondant à quatre types de paysage :

- les grands versants, au nord et au sud, abrupts, découpés et d'accès difficile, avec des versants secondaires de 260 à 1000 m d'altitude ;
- les plateaux (*e.g.*, plateau du Caroux, Fig. 1.2b, voir aussi **Article 5**) surmontant ces versants, d'une altitude d'environ 1000 m ;
- des vallées profondes (dénivelés de 300 à 400 m, Fig. 1.2b), d'orientation générale Nord-Sud, pouvant former des gorges dans leur partie basse ;
- une zone vallonnée à l'est.

Le Caroux-Espinouse est considéré comme un massif ancien ayant subi une érosion importante faisant apparaître des roches initialement en profondeur (LARUE 2004). Il est composé majoritairement de granite et de gneiss dans la partie sommitale et de mica-schistes dans les vallées. Ces trois types de roches sont propices au développement de sols acides dont la végétation (myrtille *Vaccinium myrtillus*, callune *Calluna vulgaris* et bruyère *Erica cinerea*) présente une dynamique typique des contrées méditerranéennes (BAUDIÈRE 1970). Sur les hauts plateaux, outre la présence de plantations résineuses (principalement *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *Picea abies*), on peut noter la présence de zones tourbeuses de faible profondeur et de zones herbeuses (*Festuca panicula*, *F. ovina*, *Agrostis capillaries*) favorables aux mouflons. Le lecteur trouvera une description plus



FIG. 1.3 – Principaux types de colliers et de marques utilisés pour identifier à distance les mouflons de la population du Caroux-Espinouse : (a), collier cuir avec plaque en gravoglass (b) collier extensible avec plaque gravoglass, (c) collier extensible avec bandes en toile de bâche et radio-émetteur et (d) collier GPS (Global Positioning System) (voir aussi CUGNASSE et al. 1990a).

détaillée des formations végétales dans l’Article 8 (Tab. 7.7).

1.3 Outils et méthodes de suivis

1.3.1 Données récoltées à la chasse

La population est soumise au plan de chasse depuis l’automne 1973. Les attributions, en général équilibrées entre mâles et femelles (**Articles 3 et 8**), se répartissent entre l’ONF (environ 20%) et un Groupement d’Intérêt Environnemental et Cynégétique (GIEC, environ 80%) crée en 1982 et regroupant 14 sociétés de chasse et les 12 communes du massif. La chasse est ouverte du premier septembre à la fin février. Elle se pratique principalement à l’approche pour les mâles, le chasseur étant accompagné d’un guide et en battue pour les femelles (**Article 8**). Différentes informations ont été récoltées sur les animaux prélevés, comme le poids éviscéré, les mensurations des trophées (**Articles 1 et 8**) ou le tractus génital des femelles (**Article 6**).

1.3.2 Données basées sur l’observation d’animaux anonymes

Deux méthodes indiciaires de suivi d’abondance ont été testées et mises au point sur cette population (CUGNASSE & GAREL 2003, **Article 3**). La première est basée sur le parcours d’itinéraires terrestres où sont distribués des points d’observations (**Articles 3 et 4**). Plusieurs itinéraires sont répartis sur l’ensemble du massif et parcourus simultanément. Au printemps (mai-juin), chaque comptage est répété au moins trois fois sur une courte période de temps (1 à 2 semaines). A la manière des indices ponctuels d’abondance initialement développés pour l’avifaune (appelés aussi relevés d’avifaune par “stations écoute”, BLONDEL *et al.* 1970), cette méthode ne s’intéresse qu’au nombre d’animaux recensés durant une période donnée (15 minutes) sur chaque point d’observation. La seconde méthode est basée sur un itinéraire aérien parcouru en hélicoptère à une faible altitude (20-30m) et une faible vitesse (30-50km/h) afin de permettre le recensement des animaux. Le parcours est invariant et lui aussi répété plusieurs fois au printemps, par le même observateur, sur une ou deux semaines suivant les conditions météorologiques. Au contraire des méthodes exhaustives (les comptages et les recensements, SCHWARZ & SEBER 1999) dont l’objectif est de fournir une estimation absolue de l’effectif des populations, ces deux méthodes permettent d’obtenir une valeur relative d’abondance (l’indice) dont les variations inter-annuelles sont supposées corrélées à l’effectif réel de la population, toutes conditions (*e.g.*, détectabilité) étant égales par ailleurs (EBERHARDT & SIMMONS 1987, LANCIA *et al.* 1994, LINK & SAUER 1997, POLLOCK *et al.* 2002, WILLIAMS *et al.* 2002).

1.3.3 Suivi par Capture-Marquage-Recapture (CMR)

Chaque année depuis 1974 des animaux sont capturés et marqués en réserve (**Articles 2, 8 et 9**), et depuis 2003 hors réserve (plateau du Caroux, Fig. 1.2*b*). Pour les animaux capturés, il est possible de connaître leur état sanitaire (en cours depuis 1994) et leur condition physique (*e.g.*, masse corporelle, 1976-1985 et 1995-2005, **Article 8**). A partir de la réobservation sur le terrain des animaux marqués, il est possible d’estimer la probabilité de survie des animaux (LEBRETON *et al.* 1992, CRANSAC *et al.* 1997a) et le statut reproducteur des femelles (suitée ou non). Les variations spatio-temporelles de ces paramètres peuvent ensuite être associées à l’âge de l’animal, son sexe et les caractéristiques du milieu (**Articles 8 et 9**).

Les animaux sont en général marqués agneaux lorsqu’il n’y a pas d’erreur possible dans l’estimation de l’âge et afin de permettre un suivi complet tout au long de leur vie. Les animaux ont principalement été équipés de collier extensible pour les animaux en croissance (Fig. 1.3*b, c*, BON & CUGNASSE 1992) ou en cuir pour les adultes (Fig. 1.3*a*). Sur ces colliers sont fixées des marques optiques (Fig. 1.3*a, b, c*) qui permettent la reconnaissance des animaux sur le terrain (*e.g.*, **Article 2**), lors des séances d’observations principalement réalisées au printemps (avril-juin) et à l’automne (septembre-décembre). Des émetteurs VHF (Very High Frequency, Fig. 1.3*c*) ont aussi été associés au collier. Ils

émettent un signal radio-électrique sur une fréquence qui leur est propre et permettent notamment un suivi à distance des mouflons équipés. Il n'est alors plus nécessaire de voir l'animal pour être capable de le localiser (triangulation spatiale KENWARD 1987) ou de savoir s'il est vivant (**Article 8**). En effet, ces émetteurs sont équipés d'un système qui détecte toute immobilité de l'animal de plus de 4 heures (perte du collier ou décès de l'animal, voir **Article 9**). Enfin, depuis 2003, 17 femelles adultes ont été équipées hors réserve de collier GPS (Global Positionning System, Fig. 1.3d) qui autorisent à la fois un suivi classique de la mortalité (VHF) et enregistrent la localisation spatiale de l'animal.



Chapitre 2

Quels outils pour l'étude des populations ?

Contents

2.1 Introduction	26
2.2 De l'importance de l'âge dans le suivi des populations d'ongulés	27
2.2.1 La structure d'âge chez les ongulés	27
2.2.2 Estimation de l'âge à l'observation	29
2.3 Le suivi des effectifs	32
2.3.1 Brève revue sur les méthodes d'estimation de l'abondance ou de la densité	32
2.3.2 L'apport des méthodes indiciaires	35
2.4 Le problème des observateurs	40
2.5 L'approche CMR. Une alternative idéale?	41
2.5.1 L'approche des paramètres démographiques par excellence? . . .	41
2.5.2 De nombreux autres avantages...	45
2.5.3 ...mais quelques problèmes	45

2.1 Introduction

“We seldom know enough about the dynamics of a wild population for either research or management needs.”

L. LEE EBERHARDT (1985)

En effet, contrairement à la situation idéale²³ où ils disposeraient d'informations à la fois sur les paramètres démographiques de la population, les mécanismes qui la régulent, sa structure d'âge et de sexe, le chercheur et le gestionnaire doivent le plus souvent composer avec un nombre restreint de données sur la population étudiée. Le suivi d'une population dans son environnement impose en effet un grand nombre de limites techniques associées au comportement de l'animal (*e.g.*, craintivité, activité nocturne), à son environnement (*e.g.*, forestier, accidenté) ou bien encore à son statut de protection. La chasse est dans ce sens un avantage certain pour l'étude des populations, comme nous le verrons par la suite (**Articles 1, 6, 7 et 8**), dans la mesure où elle permet de récolter à moindre coût, à partir des animaux prélevés, un grand nombre d'informations.

Pour comprendre le fonctionnement démographique des populations, il a donc fallu mettre au point des méthodes de suivi aussi bien qualitatives (*e.g.*, étude du comportement, ALTMAN 1974) que quantitatives (*e.g.*, évolution des effectifs, BOURLIÈRE 1969, LANCIA *et al.* 1994, WILSON *et al.* 1996). Pour les raisons abordées précédemment et pour des raisons évidentes de faisabilité (coût, lourdeur logistique), l'application de ces méthodes s'est le plus souvent limitée à une fraction de la population (WILLIAMS *et al.* 2002). Dans la mesure où les échantillons récoltés sont représentatifs, *i.e.*, en nombres suffisants et récoltés aléatoirement, il est possible sur des bases statistiques d'inférer les résultats obtenus à l'ensemble de la population (TOMASSONE *et al.* 1993).

Vient ensuite l'étape de validation, *i.e.*, vérifier que les résultats sont le fait de processus biologiques réels et non pas d'artefacts liés aux méthodes de suivis utilisées (HARRIS 1986, VINCENT *et al.* 1991, TRENKEL *et al.* 1997, JACHMANN 2002, THOMPSON *et al.* 2002, BENDER *et al.* 2003b, TRACEY *et al.* 2005). Cette étape ne fait malheureusement pas toujours l'objet de toute l'attention qu'elle mérite (NICHOLS *et al.* 2000, POLLOCK *et al.* 2002) : la validité est souvent considérée acquise sur la base d'éléments empiriques, ou provenant d'autres populations voire d'autres espèces.

Enfin, au-delà de la validation de la méthode, son application peut être source de variabilité et de biais (LERESCHE & RAUSCH 1974, FAFARMAN & WHITE 1979, ERWIN 1982, DELORME 1989, JAMES *et al.* 1996, FREILICH & LARUE 1998) qu'il faut s'efforcer d'évaluer et de contrôler avant de pouvoir déterminer la méthode la mieux adaptée aux objectifs de gestion et aux moyens disponibles. C'est l'ensemble de ces aspects liés au suivi *in natura* d'une espèce sauvage dont nous traiterons par la suite à travers l'exemple concret de la population de mouflons du Caroux-Espinouse.

²³Le meilleur exemple serait l'étude d'une population humaine.

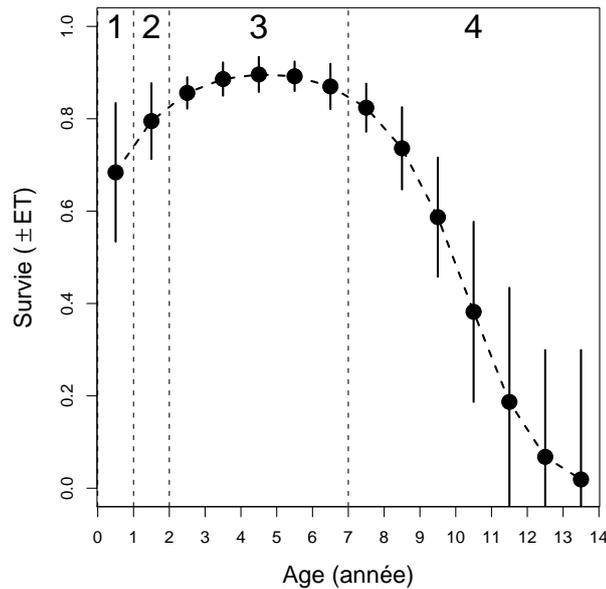


FIG. 2.1 – Patron théorique de mortalité chez les ongulés, adapté de CAUGHLEY (1966) et GAILLARD *et al.* (2000b). On peut découper la vie de l'animal en quatre phases (1 à 4 sur la figure) qui correspondent respectivement à la phase juvénile (de la naissance à 1 an), la phase jeune adulte (de 1 à 2 ans), la phase adulte (de 2 à 7 ans chez les ongulés de taille moyenne) et la phase de sénescence (après 7 ans). Les lignes verticales représentent la variabilité autour de la valeur moyenne de la probabilité de survie : la survie est généralement plus variable, et plus faible, chez les jeunes et les vieilles classes d'âge (CLUTTON-BROCK *et al.* 1982, LOISON *et al.* 1999a).

2.2 De l'importance de l'âge dans le suivi des populations d'ongulés

2.2.1 La structure d'âge chez les ongulés

Chez les ongulés, l'âge structure fortement le patron de survie et de reproduction des populations (COULSON *et al.* 2001, GAILLARD *et al.* 2000b). De manière générale, la survie augmente de la naissance jusqu'au stade pré-adulte, se stabilise puis diminue avec l'âge pendant une phase de sénescence²⁴ (Fig. 2.1). Ce patron décrit pour la première fois par CAUGHLEY (1966), a été identifié chez de nombreuses espèces (GAILLARD *et al.* 1993a, JORGENSEN *et al.* 1997, LOISON *et al.* 1999a, GAILLARD *et al.* 2000b). La survie juvénile peut elle même se diviser en deux phases : pré et post sevrage qui caractérise une indépendance progressive entre la survie de l'animal et les soins maternels (GAILLARD *et al.* 2000a).

Chez les femelles d'ongulés la fécondité est étroitement liée à la masse corporelle de

²⁴Processus intrinsèque de diminution de la capacité à se reproduire et à survivre (GAILLARD *et al.* 1994).

l'individu (SADLEIR 1969, LAND 1978, FESTA-BIANCHET *et al.* 1995, BÉRUBÉ *et al.* 1999, RÉALE & FESTA-BIANCHET 2000, HEWISON & GAILLARD 2001, BONENFANT *et al.* 2002, **Article 6**). Chez de nombreuses espèces il semble d'ailleurs exister une masse seuil au-delà de laquelle la grande majorité des femelles se reproduisent (SÆTHER & HEIM 1993, HEWISON 1996, SAND 1996, FERNANDEZ-LLARIO & MATEOS-QUESADA 1998). Puisque que la masse corporelle augmente avec l'âge selon une relation mono-moléculaire chez les ongulés précoces²⁵ (GAILLARD *et al.* 1997b, **Article 7**), comme le mouflon et l'élan, la performance reproductive des femelles d'ongulés est donc, par extension, fortement âge-dépendante²⁶. L'âge de première reproduction est par exemple généralement atteint entre 1 an $\frac{1}{2}$ et 2 ans $\frac{1}{2}$ chez les ongulés de taille moyenne comme le mouflon (MUNDINGER 1981, REIMERS 1983, FESTA-BIANCHET 1988a, DUSEK *et al.* 1989, VAN VUREN & COBLENTZ 1989, HEWISON 1996, SÆTHER *et al.* 1996, RUBIN *et al.* 2000, **Article 6**), même si certaines femelles peuvent se reproduire dès leur première année (BERGER 1982, MCCUTHEN 1977, CLUTTON-BROCK *et al.* 1991, RÉALE *et al.* 2000, **Article 6**). La proportion de femelles qui mettent bas et la taille des portées²⁷ est plus faible et plus variable chez les femelles qui se reproduisent pour la première fois (primipares) que chez les femelles qui se sont déjà reproduites (GAILLARD *et al.* 2000b, **Article 6**). Après leur première reproduction, la plupart des femelles se reproduiront ensuite chaque année (GAILLARD *et al.* 2000b).

L'âge n'affecte pas uniquement la performance reproductive mais le patron de reproduction des femelles dans son ensemble. Chez la plupart des espèces, la période d'ovulation est généralement déterminée de telle sorte que les naissances des jeunes s'ajuste à la disponibilité et à la qualité de nourriture (DAUPHINÉ & MCCLURE 1974, RUTBERG 1987, LINNELL & ANDERSEN 1998, CÔTÉ & FESTA-BIANCHET 2001, POST *et al.* 2003). Chez les jeunes femelles primipares à la fois l'inexpérience et la moins bonne condition physique par rapport aux femelles adultes peut alors retarder le pic d'ovulation (LANGVATN *et al.* 2004).

Comme l'âge, le sexe est aussi un élément fondamental pour comprendre la dynamique des populations d'ongulés. En particulier, la plupart des espèces ont un système de reproduction polygyne à l'origine d'un dimorphisme sexuel marqué (TRIVERS 1972, RALLS 1977, JARMAN 1983, LOISON *et al.* 1999b, PEREZ-BARBERIA *et al.* 2002, **Article 7**), lui-même associé avec d'importantes variations des THV entre mâles et femelles (*e.g.*, la survie GAILLARD *et al.* 1993a, OWEN-SMITH 1993, JORGENSEN *et al.* 1997, LOISON *et al.* 1999d). Ce dimorphisme sexuel, le plus souvent associé à des caractères sexuels secondaires comme la présence de cornes, facilite la détermination des sexes lors de l'observation alors que l'âge de l'animal demeure un critère beaucoup plus difficile à identifier.

²⁵Dont les nouveau-nés sont très vite indépendant, en opposition aux jeunes altriciaux comme chez l'Homme.

²⁶En outre si l'âge est bien souvent utilisé comme indicateur de la masse corporelle, il rend compte, au-delà des variations de poids, de la maturation physiologique de l'animal (SADLEIR 1969).

²⁷Elle varie en générale de 1 à 3 chez les bovidés et les cervidés (GAILLARD *et al.* 2000b, **Article 6**).

2.2.2 Estimation de l'âge à l'observation

2.2.2.1 Pourquoi et comment ?

De nombreuses méthodes existent et ont été éprouvées pour estimer, en main, l'âge des animaux (GEIST 1966, MORRIS 1972, HAAGENRUD 1978, HAMLIN *et al.* 2000). Chez les *Caprinae*, la formation annuelle d'anneaux de croissance sur les cornes qu'ils soient associés à une réduction drastique de la qualité de la nourriture en hiver (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, RIECK 1975, GRAY & SIMPSON 1985) ou à des phénomènes hormonaux liés à l'activité sexuelle en période de rut (HOEFS 1982, LINCOLN 1998), est très utilisée dans la détermination de l'âge des mâles (GEIST 1966, HEMMING 1969, HOEFS 1982), et parfois pour celui des femelles (HOEFS & ROBERT 1984, GRAY & SIMPSON 1985). Plus généralement, l'examen des dents (usure, chronologie de remplacement des dents de lait par les incisives définitives, HEMMING 1969, RIECK 1975, RYDER 1983) est une méthode applicable à la fois chez les ongulés à cornes et à bois. L'étude en laboratoire des arrêts de croissance dans le ciment dentaire (REIMERS & NORDBY 1968, HAAGENRUD 1978) permet notamment une estimation précise de l'âge même pour des individus âgés (HAMLIN *et al.* 2000). Il n'est cependant pas possible de disposer de ces deux types d'informations sans la capture de l'animal ou le prélèvement de la mâchoire/dents, ce qui soulève différents problèmes (*e.g.*, éthique) lorsque le prélèvement est réalisé sur des animaux vivants (voir FESTA-BIANCHET *et al.* 2002 pour une discussion à ce sujet). Il a donc fallu trouver des alternatives pour estimer à distance l'âge des animaux.

De nombreux critères basés sur les caractéristiques physiques de l'espèce ont été développés (*e.g.*, **Articles 1 et 2**). Plus particulièrement, la taille et/ou la forme du trophée des mâles ont été très souvent utilisées (*e.g.*, chez le mouflon **Articles 1 et 2**, chez le mouflon à manchettes *Ammotragus lervia* GRAY & SIMPSON 1980, chez la chèvre des Rocheuses *Oreamnos americanus* SMITH 1988a, chez le mouflon des Rocheuses *Ovis canadensis canadensis* GEIST 1971, BLEICH 1998). Pour les femelles, la présence de cornes est rarement un critère d'âge utilisé (voir cependant GRAY & SIMPSON 1980), et l'on a donc recours le plus souvent aux variations avec l'âge de la masse corporelle ou de la configuration oestologique (*e.g.*, forme de la tête, CHAUVIÈRE 1978, GRAY & SIMPSON 1980). Chez le mouflon, c'est la taille de la tâche blanche présente sur le museau, supposée correspondre à un blanchiment progressif du poil avec l'âge, qui est principalement utilisé (PFEFFER 1967, TOMICZEK 1989).

2.2.2.2 La limite des critères morphologiques

L'utilisation de ces critères ne répond cependant pas toujours à une démarche rationnelle qui voudrait que les patrons de reconnaissance utilisés soit d'une part basés sur des mesures réalisées sur les animaux de la population étudiée (FRISINA 2002, **Article 1**) et d'autre part testés sur la base d'un échantillon d'animaux d'âge connu (BENDER *et al.* 1994, **Article 2**). A titre d'exemple, la représentation schématique de l'évolution

du masque facial en fonction de l'âge chez les femelles de mouflon remontent aux travaux de ROCK (1942) (*in* PIEGERT & ULOTH 2005) et de MOTTL (1960) et persistent jusqu'à nos jours dans la plupart des publications relatives à ce sujet, bien souvent sans aucune variation (TOMICZEK 1989).

Pourtant, aussi bien l'origine génétique des populations (HOOK 1998) que les variations intra- et inter-annuelles des conditions environnementales (BUNNELL 1978, FRISINA 2002) peuvent être à l'origine d'une grande variabilité dans les critères morphologiques utilisés (SHACKLETON 1991, BOUSSÈS & RÉALE 1994, FRISINA 2002, **Article 1**). La comparaison chez les mâles du patron de croissance des cornes de différentes populations de mouflons illustre bien l'étendue des variations que l'on peut rencontrer pour ce critère d'âge (**l'addendum de l'Article 1**, voir aussi Fig.1 *in* SHACKLETON 1991 chez le mouflon des Rocheuses). Les populations du sud dont les mouflons ont une croissance des cornes très rapide (85% de la longueur des cornes est atteinte après 3 ans, PFEFFER 1967, HOEFS & HADJISTERKOTIS 1998) s'opposent aux populations du Nord pour qui la croissance est plus lente mais plus longue, les trophées atteignant des dimensions bien supérieures à ceux des populations insulaires (HOEFS 1982, HOEFS & HADJISTERKOTIS 1998). Des variations encore plus importantes existent pour le masque facial des femelles (**addendum de l'Article 1**). Toute cette variabilité pourrait s'expliquer par le brassage génétique dont a fait l'objet l'espèce (**Article 6**) ainsi que par la diversité des habitats où elle a été introduite (**Chapitre 1**).

Cette variabilité n'est pas uniquement le fait de différence entre populations, elle est aussi bien présente entre individus d'une même population (**Article 1**). Dans la population du Caroux-Espinouse, certaines femelles de première année présentent un masque de taille comparable à des femelles de 4^{ème} année ou plus. Ce critère est en outre beaucoup plus variable d'un individu à l'autre, pour un âge donné, que la taille des cornes utilisée chez les mâles. Ce résultat suggère que les critères basés sur la coloration n'ont probablement qu'un intérêt limité chez cette espèce pour estimer l'âge des animaux sur le terrain (TOMICZEK 1989). Excepté pour les agneaux mâles, la longueur des cornes présente aussi des limites évidentes. Dans la population du Caroux-Espinouse, aucune des deux mesures couramment utilisées chez le mouflon (corne et masque) ne permet ainsi de discriminer avec plus de 90% de réussite l'âge des animaux sur le terrain et ce quelle que soit la classe d'âge (**Article 1**).

Dans ces conditions, l'utilisation de ces critères à l'observation, même s'ils peuvent être complétés par d'autres indices telles que la taille du corps, la stature ou la comparaison avec des animaux facilement identifiables comme les agneaux, conduisent inévitablement à des taux d'erreur importants (**l'Article 2**) : > 20% pour les mâles et > 50% chez les femelles. Le patron d'erreur reporté est d'ailleurs consistant avec la variabilité des critères morphologiques observés (**l'Article 1**) : l'âge des femelles est plus difficile à estimer que celui des mâles, et seuls les agneaux sont correctement distingués des autres classes d'âge.

Puisqu'il est difficile de déterminer le taux d'erreur minimum à partir duquel un cri-

tère d'âge est recevable, nous recommandons de travailler avec un nombre restreint de classes d'âge. Il est vrai que la détermination de celles-ci est bien souvent motivée par la nécessité d'identifier une classe biologiquement informative : différence par exemple entre les femelles primipares (1 an $\frac{1}{2}$) et les autres femelles (BON *et al.* 1993a, CRANSAC *et al.* 1998, RÉALE & BOUSSÈS 1999). Nous avons cependant mis en évidence que c'est parmi ces individus que la variabilité, et donc les taux d'erreurs, sont les plus importants (**Articles 1 et 2**). Or, des erreurs dans la détermination de la structure d'âge d'une population sont susceptibles de conduire à l'application de plan de gestion inadapté (VINCENT *et al.* 1994, LINK & SAUER 1997, BLEICH 1998, RUBIN *et al.* 1998). Il peut donc s'avérer nécessaire d'adopter une approche conservatrice. Nous proposons ainsi de différencier chez le mouflon, les agneaux (à cet âge la distinction des sexes n'est pas toujours possible sur le terrain) des femelles et des mâles adultes. La même démarche est appliquée chez bon nombre de cervidés pour qui l'estimation de l'âge sur le terrain est compliquée par l'utilisation d'un habitat forestier. On reconnaît pour ces animaux, en général, deux classes d'âge : les jeunes de l'année et les adultes (SOLBERG & SÆTHER 1999, BENDER *et al.* 2003a). Évidemment cette approche n'est pas satisfaisante en soi, et il est important de pouvoir développer de meilleures alternatives. Ne pas distinguer, par exemple, les adultes des individus sénescents peut conduire à détecter de la densité dépendance là où il n'y en a pas (voir FESTA-BIANCHET *et al.* 2003). Dans ces conditions la capture et le suivi d'animaux marqués d'âge connu (*e.g.*, capturé au stade juvénile) reste probablement la meilleure approche là où les moyens et les méthodes le permettent.

2.2.2.3 Aller plus loin dans la validation des méthodes

L'âge est un prérequis nécessaire à toute étude en dynamique des populations (BEDDINGTON & TAYLOR 1973, BEDDINGTON 1974, REED 1980, JENSEN 1996, CASWELL 2000). Si son estimation à distance impose de nombreuses contraintes qui nécessitent une validation rigoureuse, les techniques classiques utilisées lorsque l'animal est en main n'ont pas forcément toutes été validées. C'est le cas notamment de la méthode des anneaux de croissance mise au point chez le mouflon des Rocheuses et utilisée chez le mouflon méditerranéen. En outre, il n'existe pas chez le mouflon de méthode permettant une estimation de l'âge des femelles au-delà de 4 ans²⁸. Enfin, parce que même des méthodes éprouvées (HEWISON *et al.* 1999) montrent des limites certaines lorsqu'une validation rigoureuse est appliquée, nous pensons que l'estimation de l'âge est encore un défi technique chez les ongulés. Ce défi est important à relever. En effet, nos résultats (**Articles 1 et 2**) remettent de manière générale en question les études qui se seraient uniquement basées sur le suivi d'animaux anonymes dont l'âge aurait été estimé sur la base des cornes des mâles et du masque facial des femelles.

²⁸Une étude préliminaire sur la population de mouflons du Caroux-Espinouse démontre que la lecture des couches de ciment des dents ne serait pas utilisable pour estimer l'âge des individus (D. DUBRAY, *comm. pers.*).

2.3 Le suivi des effectifs

Suivre une population est pour beaucoup indissociable de la connaissance de son effectif. Que l'on y voie le réflexe de l'éleveur, bien souvent chasseur, qui raisonne en termes de troupeau, ou toute autre explication, il demeure que la première question que l'on pose au biologiste sur la population qu'il étudie est invariablement : “*Combien y a-t-il d'animaux ?*”. Lorsqu'il a souhaité comprendre le fonctionnement démographique de la population étudiée, le biologiste s'est lui-même avant tout intéressé à l'effectif de celle-ci. Cette information est tout aussi nécessaire dans la mise en place des programmes de contrôle des espèces nuisibles, la protection des espèces menacées et évidemment pour déterminer les quotas de prélèvement des populations exploitées (WILLIAMS *et al.* 2002). Les premières approches quantitatives pour l'estimation de l'abondance remontent aux travaux de GRAUNT (1662) et LAPLACE (1786) (*in* SEBER 1982, pg. 104, NICHOLS 1992, BUCKLAND *et al.* 2000) respectivement, pour les populations humaines de Londres et de France. Mais c'est principalement au milieu du 20^{ème} siècle que la recherche sur les méthodes de suivi de l'effectif ont suscité de plus en plus d'intérêt (LINCOLN 1930, LEOPOLD 1933, LE CREN 1965), avec une explosion ces 20 dernières années des développements méthodologiques et des applications pratiques (LANCIA *et al.* 1994, SCHWARZ & SEBER 1999, BUCKLAND *et al.* 2004).

Notre objectif n'est pas ici de faire une revue exhaustive des méthodes employées, de leurs applications et de leurs développements théoriques, mais seulement de proposer une brève comparaison des possibilités existantes. Nous renvoyons le lecteur qui souhaiterait plus d'informations à la littérature prolixe sur le sujet (SEBER 1982, 1986, LANCIA *et al.* 1994, SCHWARZ & SEBER 1999, BUCKLAND *et al.* 2000, POLLOCK *et al.* 2002, WILLIAMS *et al.* 2002).

2.3.1 Brève revue sur les méthodes d'estimation de l'abondance ou de la densité

2.3.1.1 Les méthodes directes

Les méthodes directes sont simplement celles qui permettent d'obtenir instantanément, sur la base du nombre d'animaux observés, une estimation de la densité ou de l'effectif. Le premier moyen qui vient à l'esprit est tout simplement de procéder à un comptage exhaustif des individus de la population. Il est possible pour cela d'avoir recours à plusieurs approches : l'observateur est mobile, des circuits sont échantillonnés simultanément, on procède à des battues à blanc ou encore à l'approche et à l'affût des animaux (BOURLIÈRE 1969, SANTOSA 1990). Ces méthodes présentent cependant l'inconvénient de sous-estimer l'effectif réel (GAILLARD 1988, BOISAUBERT & GAILLARD 1995), de ne pouvoir techniquement s'appliquer que sur des surfaces limitées, pour des espèces faiblement mobiles et pose le problème délicat des doubles comptages (*e.g.*, CUGNASSE 1993a chez le mouflon).

Une alternative est de considérer un nombre restreint de zones échantillons à partir desquelles, sur des bases statistiques, on infère la taille totale de la population (BOURLIÈRE 1969, CAUGHLEY 1977). Il est plus facilement envisageable de répéter dans ce cas là les observations et d’avoir ainsi un indice de dispersion (*e.g.*, intervalle de confiance) de la mesure obtenue. Si cette méthode limite le risque de double comptage et le dérangement de la population, elle suppose d’un point de vue statistique que les individus sont des entités équivalentes et réparties aléatoirement (TOMASSONE *et al.* 1993). Chez les mammifères la notion d’individu est cependant très importante. Chaque individu peut avoir en effet un rôle particulier : dominant/dominé ou reproducteur/non reproducteur par exemple (LEGAY & DEBOUZIE 1985). De plus, la ségrégation sociale, spatiale et sexuelle est une évidence chez bon nombre d’espèces (RUCKSTUHL & NEUHAUS 2002) et ne satisfait donc pas l’hypothèse d’une distribution aléatoire.

Enfin, parmi les méthodes d’estimation directe de l’abondance, et plus particulièrement de la densité, il existe des approches basées sur la distance entre un observateur parcourant une ligne d’échantillonnage, ou positionné sur un point²⁹, et l’animal (SCHWARZ & SEBER 1999, BUCKLAND *et al.* 2000). En modélisant la probabilité de détection des individus ou des groupes comme une fonction de la distance à la ligne ou au point, la distribution des observations peut alors être convertie en une estimation de la densité (BUCKLAND *et al.* 2004). Cette méthode nécessite cependant (i) un minimum de 40 contacts (voir BURNHAM *et al.* 1980, BUCKLAND *et al.* 1993), (ii) d’être capable de modéliser la probabilité de détection comme une fonction de la distance perpendiculaire de l’objet à la ligne d’échantillonnage (fonction communément appelée $g(y)$), (iii) que cette probabilité de détection soit identique pour tous les animaux et (iv) que $g(0) = 1$, *i.e.*, tous les animaux présents sur la ligne d’échantillonnage sont détectés. Chez les espèces grégaires (*e.g.*, le mouflon), se posera en plus le problème de l’influence de la taille des groupes sur la probabilité de détection. Des développements méthodologiques récents permettent dans une certaine mesure de composer avec ces hypothèses restrictives, notamment pour le suivi d’une population d’ongulés (*e.g.*, permettre que $g(0) < 1$, ce qui est souvent le cas), en combinant les méthodes des distances avec d’autres approches basées par exemple sur l’utilisation de plusieurs observateurs (voir SCHWARZ & SEBER 1999, BUCKLAND *et al.* 2004).

2.3.1.2 Les méthodes indirectes

Elles peuvent être basées sur la recapture (ou réobservation) des animaux marqués. Historiquement, les premières méthodes utilisées considéraient la population comme fermée : aucune entrée (naissance, émigration) ni de sortie (mortalité, immigration) d’individus durant la période d’étude. Dans ce contexte, prenons M animaux de la population de taille N qui sont capturés, marqués et relâchés au temps t . Au temps $t + 1$, n individus sont prélevés et parmi eux m sont marqués. L’estimateur de la taille de population, appelé

²⁹ *Line transect sampling* ou *point transect sampling*.

aussi estimateur de Petersen-Lincoln³⁰, se calcule alors comme³¹ $\hat{N} = \frac{nM}{m}$.

Par la suite, de nombreux modèles ont été développés pour rendre compte de situations plus complexes aussi bien lorsque la population est fermée que lorsque la sortie et l'entrée d'individus sont autorisés (population ouverte, SEBER 1965, POLLOCK *et al.* 1990). POLLOCK (1982) a démontré que les deux situations peuvent aussi être avantageusement et conjointement utilisées pour estimer l'effectif d'une même population. Notons qu'un développement récent, basé sur une extension de l'indice classique de Petersen-Lincoln (POLLOCK *et al.* 1990), a été proposé par ARNASON *et al.* (1991) pour permettre l'estimation de l'effectif sur la base de réobservations multiples (voir aussi MINTA & MANGEL 1989). Cet indice, encore sous exploité (voir cependant LOISON *et al.* 2006, **addendum de l'Article 3**), à l'avantage de ne pas nécessiter une connaissance précise du nombre d'animaux encore marqués dans la population, condition nécessaires à l'utilisation des méthodes classiques (POLLOCK *et al.* 1990).

Dans le cas des populations chassées, plusieurs méthodes ont été développées avec l'idée qu'en connaissant l'effort fourni pour prélever des individus dans la population il est possible d'estimer son effectif (SCHWARZ & SEBER 1999, BUCKLAND *et al.* 2000). Il existe principalement deux méthodes. La première, basée sur le changement de rapport³², offre un moyen simple d'estimer l'abondance pour une population où les animaux sont facilement distinguables en classes (sexe et/ou âge) et dont le prélèvement à la chasse est important et suffisamment biaisé contre l'une des classes considérées (BUCKLAND *et al.* 2000). Il suffit alors de connaître (*i*) le nombre d'animaux prélevés à la chasse et (*ii*) la proportion d'animaux dans chaque classe avant et après la période de chasse (*e.g.*, sur l'élan SOLBERG *et al.* 2005).

La seconde méthode dites de l'effort de capture³³ suppose que si les animaux sont prélevés de manière séquentielle dans la population (supposée fermée), on devrait observer un déclin dans le nombre d'animaux prélevés pour une pression de chasse comparable. A partir de cette information il est alors possible d'estimer l'effectif de la population (BUCKLAND *et al.* 2000). Cette approche, principalement utilisée à l'heure actuelle dans l'étude des populations de poissons exploitées, fait cependant l'hypothèse restrictive que tous les animaux de la population ont la même probabilité d'être prélevés (CHEN *et al.* 1998), ce qui n'est probablement pas le cas chez de nombreuses espèces d'ongulés.

³⁰Du nom d'un Danois (Petersen) qui l'utilisa pour la première fois chez les poissons à la fin du 19^{ème} siècle dans un cadre d'échantillonnage bien défini (mais voir LE CREN 1965) et de LINCOLN (1930).

³¹Une description détaillée de cette méthode est donnée dans SEBER (1982, pg. 59).

³²*Change in ratio methods.*

³³*Removal ou catch effort method.*

2.3.2 L'apport des méthodes indiciaires

2.3.2.1 Ou comment faire plus simple pour suivre les effectifs

Que l'approche soit directe ou indirecte, les méthodes d'estimation absolue de l'effectif ou de la densité présentent de nombreuses contraintes lorsqu'il s'agit de les utiliser sur des populations d'ongulés de montagne (TRACEY *et al.* 2005). Les méthodes d'échantillonnage basées sur la distance sont mal adaptées à un environnement accidenté et/ou buissonnant. Il est en effet difficile de maintenir une vitesse constante lors du parcours d'une ligne d'échantillonnage. Les dénombrements exhaustif, par nature peu fiables, deviennent aussi dans ce contexte beaucoup trop complexes à réaliser et coûteux. Si les méthodes CMR restent applicables, c'est l'investissement financier et humain qui constitue alors bien souvent un facteur limitant (WILLIAMS & NICHOLS 1990).

Des méthodes alternatives basées sur la notion d'abondance relative peuvent alors être utilisées. Le principe de ces méthodes est d'obtenir un indice d'abondance (ou de densité) qui correspond à n'importe quelle mesure corrélée avec l'effectif réel de la population. L'indice n'est pas une estimation de l'effectif mais une statistique qui lui est associée. Il s'agit aussi bien du nombre d'élans observés par chasseur et par jour de chasse (ERICSSON & WALLIN 1999, SOLBERG & SÆTHER 1999), que du nombre de micro-mammifères capturés sur une zone donnée, du nombre de fèces d'antilope (*Antilope* sp.) récupérés le long d'une ligne d'échantillonnage...et par extension du nombre de mouflons comptés en un point donné ou observés le long d'un itinéraire aérien (**Article 3**). L'objectif n'est plus de connaître le nombre exact d'individus mais de savoir si ce nombre augmente, diminue ou se stabilise. Par conséquent, ces méthodes ne permettent de statuer sur l'évolution de l'effectif d'une population qu'après plusieurs années de suivi (HARRIS 1986) contrairement aux méthodes précédentes qui donnaient une estimation à un temps t . L'utilisation de tels indices reste cependant techniquement et financièrement beaucoup plus légère, ce qui a fortement contribué à séduire les gestionnaires (TRACEY *et al.* 2005).

2.3.2.2 Plus simple oui, mais à quel prix? De la validité des indices utilisés

Si l'on considère C_i la statistique d'abondance, N_i l'effectif de la population, P_i la probabilité de détection (de capture) de l'animal recensé et i un point spécifique dans l'espace et/ou dans le temps, alors la relation entre l'indice d'abondance et l'effectif de la population peut s'écrire simplement : $C_i = P_i N_i$. Pour que l'indice utilisé rende correctement compte des variations d'effectif de la population, il faut que :

1. la relation entre l'indice et l'effectif de la population soit linéaire ;
2. la probabilité de détection de l'animal soit constante à travers les échelles d'espace et de temps considérées.

Dans la réalité ces deux hypothèses sont probablement rarement vérifiées (POLLOCK *et al.* 2002). En particulier, la probabilité de détection est connue pour varier en fonction de nombreux facteurs tels que le couvert végétal, la taille du groupe, les conditions

climatiques, la vitesse de déplacement de l'observateur et l'espèce dans le cas de suivi multi-spécifiques (CAUGHLEY 1974, CAUGHLEY *et al.* 1976, JACHMANN 2002, TRACEY *et al.* 2005). Chez le mouflon, nous montrons que les valeurs des indices d'abondance utilisés dépendent étroitement de la température ambiante (**l'Article 3**), les animaux diminuant leur activité et restant à couvert lorsque celle-ci augmente (SANTOSA *et al.* 1990, CRANSAC & HEWISON 1997). La date de sortie influence aussi significativement le nombre d'animaux observés. Cet effet persiste même une fois l'effet de la température considérée (**l'Article 3**), suggérant d'autres causes de variations temporelles dans l'utilisation de l'habitat (BON *et al.* 1990, CRANSAC *et al.* 1998). De plus, la localisation spatiale des zones échantillonnées est aussi fondamentale (YOCOZ *et al.* 2001) et se doit notamment de prendre en compte l'utilisation de l'espace par les individus, caractéristique qui est susceptible d'évoluer au cours de la période de suivi. Si de tels facteurs ne sont pas contrôlés dans les analyses alors les variations d'abondance ne seront plus le simple reflet des variations d'effectifs mais confondues avec les variations de P_i .

Différentes procédures peuvent être utilisées/combinées pour s'accommoder des variations de la probabilité de détection. D'une part il existe des procédures d'échantillonnage qui permettent une estimation de cette probabilité (NICHOLS *et al.* 2000, FARNSWORTH *et al.* 2002). Dans ce cadre, il devient en outre possible d'estimer la taille de la population simplement par : $\hat{N}_i = \frac{C_i}{P_i}$.

L'autre manière de procéder est d'utiliser un plan d'échantillonnage qui permette de standardiser la récolte des données (CAUGHLEY 1974, CAUGHLEY *et al.* 1976, JACHMANN 2002, CUGNASSE & GAREL 2003, **Articles 3 et 4**) de telle sorte que l'on puisse considérer la probabilité de détection comme constante au cours du temps et à travers les différentes zones échantillonnées. C'est dans ce contexte où $P_i = P$ pour tous les i utilisés dans la comparaison, que l'on pourra réellement parler d'indice d'abondance. Il est aussi possible de mesurer les différents facteurs susceptibles d'influencer la probabilité de détection, mais pas l'abondance réelle, pour ensuite les intégrer dans les analyses (CAUGHLEY 1974, CAUGHLEY *et al.* 1976, JACHMANN 2002, TRACEY *et al.* 2005, **Article 3**). Bien qu'il demeure difficile de modéliser, voire de mesurer et même de percevoir toutes les co-variables susceptibles d'influencer la détectabilité (POLLOCK *et al.* 2002), cette procédure peut significativement améliorer la validité de l'indice utilisé (CAUGHLEY 1974, CAUGHLEY *et al.* 1976, TRACEY *et al.* 2005, **Article 3**).

Les conséquences de la violation de l'hypothèse $P_i = P$ pour tous les i utilisés dans la comparaison n'ont été que rarement appréhendées. Récemment, TRACEY *et al.* (2005) ont montré en milieu accidenté chez le kangourou (*Macropus giganteus*) et la chèvre sauvage (*Capra hircus*), qu'il existait une forte corrélation entre la mesure brute de l'indice d'abondance et une mesure corrigée pour les problèmes de détectabilité. Chez l'élan, ERICSSON & WALLIN (1999) et SOLBERG & SÆTHER (1999) montrent qu'en utilisant simplement le nombre d'élans vus par chasseur et jour de chasse il est possible de rendre compte des variations d'abondance dans les populations chassées (voir aussi VINCENT *et al.* 1991 chez

le chevreuil *Capreolus capreolus*). Dans la mesure où l'objectif de gestion n'est pas de renseigner des variations subtiles de l'effectif, l'estimation de la probabilité de détection, et le sur-coût qu'elle peut entraîner, ne se justifierait donc pas forcément (TRACEY *et al.* 2005).

Le problème de détectabilité est commun à de nombreuses méthodes de suivi d'abondance, tels que les comptages exhaustifs ou sur secteur-échantillons. Seules les méthodes basées sur la distance entre l'observateur et l'animal et les méthodes CMR intègrent implicitement son estimation. Dans le premier cas les conditions d'application sont, comme nous l'avons déjà abordé, assez restrictives pour le suivi d'une population d'ongulés. Dans le second cas, par contre, les conditions d'applications sont beaucoup plus facilement satisfaites (GAILLARD 1988). C'est pourquoi cette méthode fait office à l'heure actuelle de méthode de référence pour l'estimation de l'effectif d'une population. Dans ce contexte, elle peut alors permettre de calibrer les indices d'abondance utilisés, *i.e.*, vérifier que les variations de l'indice sont corrélées aux variations d'abondance réelles (voir *e.g.*, EBERHARDT & SIMMONS 1987, VINCENT *et al.* 1991, LOISON *et al.* 2006). Disposer des deux méthodes (indice d'abondance et CMR) sur un même site est cependant rare. Les méthodes indiciaires sont en effet le plus souvent utilisées en lieu et place des approches CMR plus "lourdes". De plus lorsqu'il existe une hétérogénéité substantielle dans les probabilités d'observations/recaptures, l'approche CMR n'est plus nécessairement un "étalon d'or" pour l'estimation de l'effectif (N. G. YOCOZ, *comm. pers.*). Une autre solution alors, pour calibrer les indices d'abondance, est d'utiliser des informations indépendantes sur les variations d'effectifs de la population.

C'est ce que nous présentons dans l'**Article 3**. En effet malgré la présence d'un suivi CMR, il ne nous a pas été possible, pour diverses raisons, d'utiliser ces données afin d'obtenir des valeurs de références (mais voir l'**addendum de l'Article 3**). Dans la population du Caroux-Espinouse, nous montrons cependant que les variations d'indices sont corrélées aux nombres d'animaux prélevés à la chasse (lorsque celui ci augmente, l'indice diminue) et à un épisode de kératoconjunctivite survenu à l'automne 1993 (CUGNASSE 1997b) qui a ponctuellement affecté la survie de tous les animaux (CRANSAC *et al.* 1997a).

2.3.2.3 Mise en place de la méthode

L'utilisation des méthodes indiciaires ne doit pas faire oublier au gestionnaire que la mise en place d'un programme de suivis nécessite avant toute chose une spécification des objectifs et des moyens d'y parvenir (POJAR 1981, EBERHARDT 1985, YOCOZ *et al.* 2001, POLLOCK *et al.* 2002). En d'autres termes : pourquoi cherche-t-on à inférer les variations d'abondance de la population et dans quel(s) but(s) ces inférences seront-elles utilisées ? Ou plus exactement encore, comment les données obtenues lors du suivi vont-elle permettre de développer ces inférences ? En effet, trop souvent les données sont récoltées avant même d'avoir défini clairement les objectifs et les méthodes pour y répondre. Le biologiste doit alors "composer" avec les informations disponibles pour tenter d'inférer les

processus d'intérêt. En particulier, l'absence de validation de l'indice comme reflétant les variations réelles de l'abondance est un problème fréquemment rencontré dans l'utilisation des méthodes indiciaires (Yoccoz *et al.* 2001, Williams *et al.* 2002).

La mise en place d'un suivi d'abondance devrait donc toujours s'efforcer d'inclure les points suivants (voir CUGNASSE & GAREL 2003) :

1. un protocole détaillé qui permette de garder la détectabilité constante au cours du temps, à travers les zones échantillonnées (*i.e.*, considérer des habitats équivalent) et favorise l'observation des animaux (voir *e.g.*, CAUGHLEY *et al.* 1976, CUGNASSE & GAREL 2003) ;
2. déterminer sur la base de l'éco-éthologie de l'espèce étudiée les facteurs responsables des variations d'abondance et les mesurer (voir *e.g.*, SANTOSA *et al.* 1990, JACHMANN 2002, TRACEY *et al.* 2005, **Article 3**) ;
3. les deux approches précédentes devraient dans la mesure du possible être complétées par une approche scientifique plus rigoureuse basée sur l'estimation de la probabilité de détection (POLLOCK *et al.* 2002).

Nous avons vu qu'il était possible d'utiliser pour ce dernier point les méthodes basées sur les distances d'observation ou les méthodes de CMR. Cependant, ces approches ne sont pas adaptées lorsque l'échantillonnage se fait en plusieurs points de l'espace (voir **Article 3**), *e.g.*, lorsque l'on s'intéresse aux variations spatiales de détectabilité entre différents points d'observation. Des alternatives plus "légères" existent dont les principes sont hérités des méthodes de CMR. Il s'agit notamment d'avoir recours à deux observateurs lors des comptages (COOK & JACOBSON 1979, JACHMANN 2002). Les développements théoriques récents (NICHOLS *et al.* 2000, FARNSWORTH *et al.* 2002, MOORE *et al.* 2004, Encart I) nous semblent offrir un cadre méthodologique prometteur qui bien que développé à l'origine pour le suivi de l'avifaune doit pouvoir être facilement étendu au suivi indiciaire des populations d'ongulés. A défaut de pouvoir mettre en place cette approche, soulignons aussi la possibilité de manipuler l'effectif de la population (*e.g.*, en faisant varier la pression de chasse) pour valider les indices utilisés (BONENFANT *et al.* 2002, **Article 3**).

L'indice obtenu varie "naturellement" en relation avec l'abondance et "artificiellement" en relation avec les conditions d'échantillonnage (environnement, observateur, détectabilité). Afin de pouvoir séparer ces deux composantes, il est statistiquement nécessaire de disposer de mesures répétées de l'indice, toujours dans des conditions d'échantillonnage similaires. Le gestionnaire est cependant en droit de se demander le nombre minimum de répétitions à partir duquel la répétabilité de l'indice est satisfaisante, *i.e.* la variation de l'indice d'un échantillonnage à l'autre devient suffisamment faible, au regard des objectifs prédéfinis à la mise en place de la méthode. Comme nous le montrons dans **l'Article 3**, l'utilisation des méthodes de ré-échantillonnage peut permettre de répondre en partie à cette question (voir aussi LOISON *et al.* 2006). Quoi qu'il en soit, il est recommandé durant les premières années de mettre en place un grand nombre de répétitions avant de pouvoir déterminer statistiquement le nombre de sorties nécessaires, au regard du coût,

pour le suivi de la population. Il faut cependant rester conscient que ce nombre “optimum” de répétitions variera suivant l’état de l’effectif (phase de croissance, population à l’équilibre,...). Il sera donc à ajuster en conséquence au cours du suivi.

Encart I La méthode des doubles observateurs.

Pour s’accommoder des variations de détectabilité durant les comptages de la faune sauvage, une alternative consiste à utiliser la méthode des doubles observateurs développée par NICHOLS *et al.* (2000). Le principe de cette méthode est très simple. Deux observateurs sont présents à chaque point d’observation. Pour un point donnée, l’un des observateur est désigné “premier observateur” et l’autre “second observateur”. Le premier observateur procède au comptage et indique au fur et à mesure les animaux observés au second observateur. Ce dernier enregistre les observations du premier observateur ainsi que tous les animaux qu’il a observés et que le premier observateur n’a pas vus. Au point suivant, les observateurs inversent leur rôle de telle sorte que sur l’ensemble de la période de comptage chaque observateur ait été la moitié du temps premier observateur.

Considérons x_{ij} , le nombre d’individus recensés par l’observateur i ($i = 1, 2$) sur les différents points lorsque l’observateur j était le premier observateur. Le nombre d’individus observés par le premier observateur est la somme de tous les individus observés en un point donné, alors que le nombre d’individus observés par le second observateur est simplement le nombre d’individus manqués par le premier. Si p_i est la probabilité de détection pour l’observateur i , alors :

$$\hat{p} = 1 - \frac{x_{12}x_{21}}{x_{22}x_{11}} \quad (2.1)$$

peut être utilisé comme estimateur au maximum de vraisemblance de la probabilité de détection (COOK & JACOBSON 1979).

Une fois l’estimation de la probabilité de détection obtenue, l’estimateur naturel de l’effectif (\hat{N}) est simplement (voir NICHOLS *et al.* 2000 pour le calcul de $\hat{v}ar(\hat{p})$ et $\hat{v}ar(\hat{N})$) :

$$\hat{N} = \frac{x_{..}}{\hat{p}} \quad (2.2)$$

$$\text{avec } x_{..} = x_{11} + x_{21} + x_{22} + x_{12} \quad (2.3)$$

Ainsi, chez le mouflon du Caroux-Espinouse, le suivi par hélicoptère s’est avéré une alternative économiquement plus intéressante que le suivi classique au sol, tout en étant capable de rendre compte aussi bien des variations d’effectif (**Article 3**). Cette méthode généralement réservée au suivi des herbivores africain (CAUGHLEY 1974, JACHMANN 2002) ou Nord américain (BENDER *et al.* 2003b) sur de grands espaces dégagés, peut s’avérer utilisable dans le cas d’ongulés de taille moyenne évoluant dans un milieu accidenté et

buissonnant (voir aussi GONZALES-VOYER *et al.* 2001, TRACEY *et al.* 2005). Elle permet en outre de résoudre les problèmes d'accès aux zones d'observation difficile, et par extension de sécurité, et favorise indifféremment, grâce à la fuite provoquée par le dérangement de l'engin, la détectabilité des différentes classes d'âge et de sexe (J.-M. CUGNASSE, *comm. pers.*).

2.4 Le problème des observateurs

Toutes les méthodes d'études quantitatives basées sur l'observation directe des animaux ont nécessairement recours à du personnel pour la mise en oeuvre de l'opération sur le terrain. Il peut tout aussi bien s'agir de compter (**Article 3**), d'identifier (âge et sexe, **Article 2**) de capturer-marquer (**Article 9**) et de mesurer (**Articles 1 et 8**) les individus de la population étudiée. Évidemment, les observateurs ne sont ni des clones ni des machines parfaites, et leur compétence demeure un facteur hautement variable que le biologiste doit mesurer et intégrer pour ne pas biaiser l'analyse des données récoltées (LINK & SAUER 1997, BLEICH 1998). Des nombreux exemples indiquent en effet que la compétence des observateurs, notamment à estimer l'âge des animaux (VINCENT *et al.* 1994) ou à les détecter sur le terrain (DELORME 1989, **Article 4**), peut avoir des profondes conséquences dans l'interprétation de la dynamique des populations étudiées (voir RUBIN *et al.* 1998).

Il s'agit donc pour le biologiste d'être capable de différencier entre les variations "naturelles" du phénomène étudié et le bruit parasite lié à l'acquisition des données. Ce bruit peut être directement lié à l'observateur (motivation, compétence, expérience) ou indirectement aux conditions rencontrées durant l'observation (climat, comportement de l'animal) et susceptibles d'affecter sa perception du matériel échantillonné. Aujourd'hui les organismes responsables de l'étude et de la gestion de la faune sauvage généralisent leur recours aux volontaires (étudiant, bénévole ; BILDSTEIN 1998, BLEICH 1998, WHITAKER 2003) pour faire face à la baisse des budgets (*e.g.*, BLEICH 1998) et à l'augmentation des activités de recherches. L'expérience de l'observateur peut donc constituer l'une des principales sources de biais lors de l'acquisition des données. Pour certains critères, comme estimer l'âge des animaux sur le terrain (BLEICH 1998, SMITH 1988b), les observateurs peuvent être "statistiquement équivalents" (VINCENT *et al.* 1994, FREILICH & LARUE 1998). Par contre, pour d'autres critères (voir LERESCHE & RAUSCH 1974, CAUGHLEY 1977, ERWIN 1982, RUBIN *et al.* 1998, **Article 4**) les observateurs expérimentés peuvent largement surpasser les observateurs inexpérimentés.

Nous montrons cependant que le désavantage de l'inexpérience lorsqu'il s'agit de détecter des mouflons diminue rapidement avec le temps passé à l'observation (dès le deuxième jour de suivi, **l'Article 4**). Dans la mesure où les méthodes utilisées pour le suivi des effectifs nécessitent bien souvent plusieurs observateurs, les gestionnaires pourraient utiliser cette capacité des volontaires à "apprendre" (ERWIN 1982, BLEICH 1998), pour disposer

d'une "ressource" abondante et qualifiée. Il sera alors d'autant plus important de s'assurer de la bonne formation de ces derniers, que ce personnel est temporaire, qu'il est difficile de composer chaque année avec les mêmes personnes et que dans ces conditions le nombre d'observateurs devient vite très important (voir **Article 3**). Ce dernier point limite d'ailleurs les possibilités de corriger les analyses par ce facteur dans la mesure où le gain ainsi retiré peut être dépassé par la perte de précision due à un nombre de modalités trop important (JAMES *et al.* 1996).

L'effet observateur devrait être une composante à part entière dans le choix d'une méthode de suivi. Puisqu'il n'est pas possible de prévoir la disponibilité du personnel sur le long terme, ni de s'assurer que la compétence intrinsèque des différents observateurs n'évolue pas au cours du temps (LINK & SAUER 1997), le meilleur moyen demeure d'utiliser des méthodes employant un minimum de personnes. Les suivis aériens parce qu'ils permettent d'échantillonner rapidement de grandes surfaces avec seulement un ou deux observateurs pourraient s'avérer une nouvelle fois des alternatives adaptées (**Article 3**). En outre, le coût lié à l'utilisation d'un aéronef peut être, comparativement à un suivi terrestre, largement compensé par le faible nombre de personnes impliquées et les facilités techniques de déplacement lorsque le suivi prend place en environnement accidenté (**Article 3**).

2.5 L'approche CMR. Une alternative idéale ?

2.5.1 L'approche des paramètres démographiques par excellence ?

Estimer l'abondance à un instant t n'informe en rien sur les mécanismes qui expliquent cet état. Connaître la probabilité de survie et de reproduction des individus de la population est biologiquement plus pertinent. Les modèles basés sur l'analyse des données de CMR (Encart II), à l'origine développés pour permettre l'estimation de l'effectif de la population (*e.g.*, LINCOLN 1930, JACKSON 1939 et POLLOCK *et al.* 1990 pour une revue), ont donc rapidement été orientés vers l'estimation de ces paramètres démographiques. Cette évolution a été d'autant plus naturelle que les estimateurs liés à la survie sont plus robustes que les estimateurs d'effectifs lorsque les hypothèses statistiques sous-jacentes à l'analyse ne sont pas respectées (LEBRETON *et al.* 1992).

Encart II Principe de base de l'analyse des données CMR

Au temps t , n individus sont capturés, marqués et relâchés. Ils définissent la “cohorte”, c'est à dire les individus capturés pour la première fois. Pour chaque individu de cette “cohorte”, recapturé par la suite, il est possible de construire une Histoire de Capture-Recapture (HCR). C'est une suite binaire (*e.g.*, 10011001) qui précise si un individu a été recapturé (réobservé) (noté 1) ou non (noté 0) lors des différentes sessions de capture. Un individu qui n'est pas recapturé peut être soit mort, soit vivant, mais avoir échappé à la capture. Les histoires de capture sont donc déterminées par la probabilité de recapture à chaque session (notée p) et la probabilité de survie apparente entre deux sessions (notée ϕ). La survie mesurée est ainsi qualifiée d'apparente car son estimation ne fait pas la différence entre mortalité et émigration permanente. Elle se distingue d'une vraie survie qui lui est soit égale (émigration nulle) soit supérieure (émigration strictement positive).

Sous l'hypothèse que tous les individus sont identiques et indépendants, les HCR obtenues correspondent à la réalisation d'une distribution multinomiale (LEBRETON *et al.* 1992). Les outils aujourd'hui disponibles (informatique, logiciels) permettent facilement d'estimer par itérations successives les estimateurs au maximum de vraisemblance des paramètres de cette distribution (*e.g.*, p et ϕ pour les modèles les plus simples), là où il fallait avant passer par la résolution explicite du système. Les possibilités de modélisation sont ainsi largement étendues. Elles permettent notamment de tester les effets de facteurs biologiques ou écologiques sur la base des variations d'ajustement du modèle aux données (différences d'ajustement qui suivent une loi de χ^2). Enfin, dans la mesure où la probabilité de recapture de l'animal intervient au même niveau que la probabilité de survie pour expliquer sa recapture, ces méthodes autorisent un suivi imparfait, où l'animal ne serait pas contacté à chaque session.

A l'heure actuelle une large littérature, et de nombreux essais de synthèse, consacrent les méthodes et les développements théoriques des modèles de CMR. Historiquement, c'est dans les années soixante qu'un premier cadre général d'analyse a été proposé indépendamment par CORMACK (1964), et par JOLLY (1965) et SEBER (1965), pour permettre d'estimer la probabilité de survie à partir de la recapture (réobservation) répétées d'individu en population ouverte. Les développements qui ont suivi ont principalement consisté en une généralisation de ces méthodes à des conditions particulières pour permettre notamment d'estimer :

- la reproduction *in situ* (NICHOLS & POLLOCK 1990), voir plus spécifiquement la proportion de reproducteur en fonction de l'âge (CLOBERT *et al.* 1994) ;
- les paramètres de mouvements à partir d'un seul site : immigration permanente (POLLOCK 1982, NICHOLS & POLLOCK 1990, POLLOCK *et al.* 1993, PRADEL 1996), immigration temporaire (PRADEL *et al.* 1995, 1997), émigration permanente (LEBRETON *et al.* 1992, PRADEL *et al.* 1995), émigration temporaire (CLOBERT *et al.*

- 1994, KENDALL & NICHOLS 1995, KENDALL *et al.* 1995, 1997, SCHWARZ & STOBO 1997). L'estimation de ces paramètres se fait de manière indirecte. Le principe est de réussir à estimer séparément (sans qu'il soit confondu structurellement dans le modèle) : (i) l'émigration temporaire de la probabilité de capture et (ii) le taux de recrutement³⁴ de l'immigration et de la reproduction *in situ* ;
- les paramètres de mouvements entre différents sites (DARROCH 1961, ARNASON 1973, SCHWARZ *et al.* 1988, SCHWARZ & ARNASON 1990, SCHWARZ *et al.* 1993) avec la possibilité grâce à certains modèles (HESTBECK *et al.* 1991, BROWNIE *et al.* 1993) de prendre en compte dans le processus de déplacement l'expérience passée de l'animal dans le choix de son habitat (pour une revue des méthodes voir NICHOLS *et al.* 1993, NICHOLS & KAISER 1999) ;
 - les probabilités de transfert entre états³⁵. L'état qui caractérise l'animal peut conceptuellement prendre différentes formes, *e.g.*, reproducteur *vs.* non reproducteur, mort *vs.* vivant. Il s'agit en fait d'une généralisation des méthodes précédentes puisque l'état peut tout à fait être un site géographique. Ainsi sur la même base probabiliste il sera possible d'estimer aussi bien le taux de recrutement par classe d'âge (NICHOLS *et al.* 1994, LEBRETON *et al.* 2003), le coût de la reproduction (NICHOLS *et al.* 1994) que la dispersion natale (LEBRETON *et al.* 2003).

Ces méthodes n'utilisent pas seulement la recapture et/ou la réobservation d'animaux marqués pour estimer les paramètres démographiques, mais aussi d'autres types d'informations comme le retour de marque lorsqu'un animal est tué à la chasse. Il peut aussi s'agir du radio-suivi d'animaux équipés d'émetteur VHF avec détecteur de mortalité permettant un suivi permanent de leur survie³⁶ (**Article 9**). Des développements récents (SCHWARZ *et al.* 1988, BURNHAM 1993, FRANCIS & COOKE 1993, SCHWARZ *et al.* 1993, LEBRETON *et al.* 1995, CATCHPOLE *et al.* 1998, LEBRETON *et al.* 1999, voir aussi NICHOLS & KAISER 1999 pour revue dans le cas de l'étude des mouvements) offrent la possibilité de combiner ces différents types d'information pour affiner l'estimation des paramètres démographiques (voir KING & BROOKS 2003 pour une utilisation simultanée des données de télémétrie et des données de réobservation pour l'étude des mouvements dans la population du Caroux-Espinouse). Il est même aujourd'hui possible d'intégrer l'incertitude quant à l'information de l'état³⁷ où se trouve l'animal (LEBRETON & PRADEL 2002, PRADEL 2005). Les développements de ces méthodes continuent de se poursuivre sous l'impulsion d'une demande et de besoins croissants de la part des biologistes, d'une spécialisation statistique croissante des développeurs et d'une augmentation des moyens disponibles

³⁴Le recrutement correspond au nombre d'individus intégrant la population entre t et $t + 1$. Il dépend à la fois de la reproduction *in situ* et de l'immigration.

³⁵Le terme de strate est aussi employé. LEBRETON & PRADEL (2002) suggèrent cependant que le terme d'état est mieux adapté au vocabulaire traditionnel associé aux modèles dynamiques discrets, tel que les chaînes de Markov, utilisés dans ces approches.

³⁶La probabilité de capture p devient égal à 1.

³⁷L'état est alors considéré comme un événement afin d'intégrer la notion de probabilité que l'animal soit dans cet état (*sensu* PRADEL 2005).

(informatique notamment) (SCHWARZ & SEBER 1999). Le cadre probabiliste est en outre de mieux en mieux défini (SCHWARZ & SEBER 1999), toujours plus souple, avec l'avènement notamment des modèles multi-état/événements qui permettent de traiter une diversité de situation (LEBRETON & PRADEL 2002, PRADEL 2005). Associé à la mise à disposition de logiciels accessibles (CHOQUET *et al.* 2004), l'approche par capture-recapture se présente donc comme l'approche par excellence pour permettre une estimation précise et non biaisée des paramètres démographiques des populations (WILLIAMS *et al.* 2002).

Il existe bien sûr des méthodes alternatives, notamment pour estimer le mouvement des individus. A partir d'approches expérimentales, par exemple, ou grâce à l'étude des flux géniques (SLATKIN 1987, DOBSON 1994, SLATKIN 1994, 1995), l'animal étant alors naturellement marqué par les gènes qu'il porte (voir IMS & YOCOZ 1997). Les développements récents dans l'analyse des données génétique (*e.g.*, statistiques bayésiennes) permettent d'ailleurs d'étudier la dispersion (pas forcément "efficace", *i.e.*, même lorsqu'elle ne s'accompagne pas de reproduction) tout en s'affranchissant des hypothèses d'équilibre mutation-dérive des premières méthodes (voir *e.g.*, RANNALA & MOUNTAIN 1997, WASER & STROBECK 1998, CORNUET *et al.* 1999, EXCOFFIER *et al.* 2005). Ces nouvelles approches utilisent des tests d'assignations génotypiques, des tests de paternité ou encore le principe de coalescence. Elles permettent de détecter à l'échelle d'une population les migrants et à l'échelle de plusieurs populations la population d'origine du migrant. A l'heure d'aujourd'hui, les alternatives expérimentales et génétiques n'ont cependant pas encore fait l'objet d'un développement méthodologique aussi important que l'approche CMR.

Connaître la structure d'âge et de sexe d'une population peut aussi permettre d'inférer les paramètres démographiques qui en sont à l'origine (CAUGHLEY & SINCLAIR 1994). La connaissance des proportions d'animaux par classe d'âge et de sexe (tables de vie) a ainsi souvent été utilisée pour décrire le patron de survie (DEEVEY 1947). Il s'agit cependant de faire les hypothèses simplistes d'un régime démographique stationnaire, d'un échantillonnage de chaque classe représentatif de la population et d'être capable d'estimer sans erreur l'âge de l'animal (voir la section "De l'importance de l'âge dans le suivi des populations d'ongulés" en début de Chapitre). Sans le respect de ces hypothèses, le biologiste s'expose à de profondes erreurs lorsqu'il infère la dynamique de la population étudiée (*e.g.*, VINCENT *et al.* 1994). Plus directement la fécondité des femelles peut être estimée à partir de l'analyse de leur tractus génital, par exemple lorsque la population est chassée (**Article 6**). De nombreux gestionnaires préfèrent cependant utiliser le rapport du nombre de jeunes sur le nombre de femelles observées, malgré des limites évidentes d'une telle approche (voir BONENFANT *et al.* 2005).

Finalement il nous semble que seul l'investissement logistique et le temps nécessaire à l'estimation des paramètres peut constituer une limitation à l'utilisation des méthodes CMR et être incompatible avec les priorités de gestion (IMS & YOCOZ 1997).

2.5.2 De nombreux autres avantages...

Le suivi d'une population par CMR présente de nombreux autres avantages liés simplement au fait que l'on dispose de l'animal en "main". Il devient alors possible de mesurer son poids (**Article 8**), paramètre étroitement associé chez les ongulés à différents THV comme la reproduction et la survie (GAILLARD *et al.* 2000b). D'autres mesures biométriques peuvent s'avérer pertinentes, comme la mensuration des trophées (**Article 8**) ou encore la longueur d'un os long (PELABON 1994, TOÏGO *et al.* 2006, ZANNÈSE *et al.* 2006) qui ajusté au poids de l'animal, peut servir d'indice de condition (BERGER 1992). Une prise de sang permettra quant à elle d'avoir diverses informations sur le statut sérologique de la population. Le prélèvement de tissus peut être utilisé lors d'analyse génétique et apporter des indications sur les flux d'individus (DOBSON 1994, SLATKIN 1994), la structuration spatiale de la population (CHESSER *et al.* 1982, PETIT *et al.* 1997, WASER & STROBECK 1998, GAVIN *et al.* 1999) et les parentés entre animaux (COLTMAN *et al.* 2002, 2003). Toutes ces informations pourront enfin être intégrées dans les analyses comme covariables individuelles pour expliquer les variations des patrons de survie et de reproduction des animaux suivis (LEBRETON *et al.* 1992).

Cette approche permet aussi de travailler avec des animaux d'âge connu : soit parce qu'il est possible, animal en main, d'estimer précisément son âge, soit, plus simplement, en marquant les nouveau-nés. Le biologiste dispose alors dans sa population d'animaux de référence. C'est grâce à ce genre d'individus que nous avons pu tester la validité des critères morphologiques utilisés dans la reconnaissance de l'âge à distance chez le mouflon (**Articles 1 et 2**). Plus généralement, la possibilité de travailler avec des animaux identifiables autorise la mise en place d'approches comportementales beaucoup plus fiables que celles menées sur des individus anonymes.

2.5.3 ...mais quelques problèmes

Un prérequis essentiel pour utiliser les méthodes CMR est évidemment d'être capable de capturer et de marquer des animaux. Pas évident lorsqu'on travaille sur l'éléphant (*Loxodonta-Elephas* sp.), beaucoup plus facile a priori chez le mouflon, bien que... En effet, la capture semble être une science à part entière dont nous connaissons très peu de choses sur les lois qui la régissent. Si pour le mouflon des Rocheuses de Ram Mountain (Alberta, Canada) la capture des individus semble être un processus bien "rôdé" qui permet de marquer l'ensemble des individus de la population au-delà de 2 ans (PORTIER 1997), il n'en est pas de même chez l'espèce méditerranéenne. Dans la population du Caroux-Espinouse, certains animaux auraient notamment développé un comportement d'évitement des systèmes de capture (CUGNASSE 1982b). Ce genre de problème demeure un frein à la mise en place d'un suivi scientifique rigoureux. Les bases statistiques sur lesquelles s'appuient les méthodes CMR nécessitent en effet la capture d'un nombre suffisant d'animaux chaque année. Le développement de techniques diversifiées (**Article 5**,

DUBRAY 1993) ne devrait donc pas être abandonné sous prétexte que le système en place fonctionne. De plus, suivant les objectifs (nombre de captures ou captures sélectives) les méthodes qui rendront compte du meilleur rendement/coût ne seront pas forcément les mêmes (DUBRAY 1993). D'autre part, COURCHAMP *et al.* (2000) démontrent chez le chat domestique (*Felis catus*) que malgré la capture de 60% de la population, il est possible de mal interpréter son fonctionnement (ici épidémiologique). Dans cet exemple, les mâles dominants porteurs du virus FIV (Feline Immunodeficiency Virus) échappaient à la capture. Chez les ongulés, le même problème pourrait se rencontrer (*e.g.*, mâles dominants chez les espèces polygynes qui échappent à la capture) et souligne donc l'intérêt de multiplier les méthodes utilisées aussi bien pour augmenter l'effectif que la représentativité de l'échantillon capturé.

Parallèlement à la mise en place de méthodes de capture, il est important d'avoir une vraie réflexion sur le système de marquage utilisé. En effet, dans certaines populations d'ongulés, il existe de réels problèmes de pertes de colliers ou de marques par les animaux (LOISON *et al.* 2006, **addendum de l'Article 5**). En dehors de la frustration rencontrée au vu des difficultés de capture, ce type de perte pose de sérieux problèmes d'analyse. C'est d'ailleurs en partie pour cette raison que nous n'avons pas pu calibrer nos suivis d'abondance avec des estimations par CMR de l'effectif (voir **Article 3**).

Dernier point important : l'effet de la capture sur les animaux manipulés. Ces conséquences n'ont fait l'objet que de très peu d'études (*e.g.*, RAMSAY & STIRLING 1986 chez l'ours polaire *Ursus maritimus*, GAUTHIER-CLERC *et al.* 2004 chez le manchot royal *Aptenodytes patagonicus*, GUTHERY & LUSK 2004 chez le colin de Virginie *Colinus virginianus*). Chez les ongulés, c'est principalement les effets des produits anesthésiants utilisés pour l'immobilisation des animaux qui ont été étudiés (BALLARD & TOBEY 1981 chez l'élan, COTÉ *et al.* 1998 chez la chèvre des Rocheuses et PELLETIER *et al.* 2004 chez le mouflon des Rocheuses). Ces études suggèrent pourtant un effet négatif sur différents THV comme la reproduction. Dans ces conditions, les patrons biologiques inférés à partir du suivi d'animaux marqués pourraient conduire à une vision biaisée de la réalité.



Capture d'un agneau. (Photo : Nicolas Georges)

Chapitre 3

Cinq applications pratiques sur la population de mouflons du Caroux-Espinouse

Contents

3.1 Reliability of aging mouflon (Article 1)	51
3.1.1 Introduction	51
3.1.2 Material and Methods	52
3.1.3 Results	55
3.1.4 Discussion	56
3.1.5 Addendum	59
3.2 Errors in age determination of mouflon (Article 2)	62
3.2.1 Introduction	62
3.2.2 Study area	63
3.2.3 Methods	63
3.2.4 Collection of known-age animals	63
3.2.5 Results	66
3.2.6 Discussion	68
3.2.7 Management implications	69
3.2.8 Addendum	71
3.3 Monitoring the abundance of mouflon (Article 3)	72
3.3.1 Introduction	72
3.3.2 Material and Methods	74
3.3.3 Results	78
3.3.4 Discussion	82
3.3.5 Addendum	85
3.4 Effect of observer experience (Article 4)	92

3.4.1 Introduction	92
3.4.2 Study area	93
3.4.3 Material and Methods	93
3.4.4 Results	94
3.4.5 Discussion	95
3.5 Un mode de capture alternatif : la buse de Harris (Article 5)	97
3.5.1 Introduction	97
3.5.2 Matériels et Méthodes	97
3.5.3 Résultats	98
3.5.4 Discussion	98
3.5.5 Addendum	100

3.1 Reliability of mouflon aging using morphological characteristics from observations in the field (Article 1)

Abstract. In mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. populations, different morphological characteristics are often used to discriminate among age classes from observations in the field, such as horn size and horn development for males and size of white facial mask for females. In the Caroux-Espinouse mouflon population, we used linear discriminant analysis to test the ability of these two commonly used morphological characteristics to discriminate among age classes in the field. Models were developed using measurements taken from 643 mouflons harvested between 1977 and 1985. Classification ability of the horn length for males was poor (77.5%, SD = 15.0, $N = 404$) but better than facial mask length for females (40.1%, SD = 27.8, $N = 212$). Male lambs were the only age class successfully classified ($\geq 90\%$). As reported elsewhere, we found that facial mask length was not a reliable predictor of male age (classification ability : 40.3%, SD = 21.7, $N = 431$). In the Caroux-Espinouse population, horn length and facial mask length were poor indicators of age. Our results suggest an important need to evaluate the reliability of criteria used in mouflon populations to discriminate among age classes from observations in the field. We recommend working with a restricted number of age classes and studying a combination of behavioural and physical characteristics.

Garel Mathieu, Cugnasse Jean-Marc & Maillard Daniel. 2005. Reliability of mouflon aging using morphological characteristics from observations in the field. *Wildlife Biology*, 11, 229-235.

3.1.1 Introduction

Age assessment is an important prerequisite for most population studies because age is known to influence most life history traits such as reproductive success and survival of vertebrates (STEARNS 1992). In ungulate populations, which are strongly age-structured (GAILLARD *et al.* 2000b, COULSON *et al.* 2001), knowledge of age distribution is important to evaluate management programmes (BENDER *et al.* 1994, JENSEN 1996, VAN DEELEN *et al.* 2000, SÆTHER *et al.* 2001). Therefore errors in age estimation can lead to erroneous conclusions when assessing the demographic status of a population and deriving harvest strategies.

Most reliable methods of age determination were developed to estimate the age of animals that had been captured (MORRIS 1972). However, studied ecological and ethological processes or derived harvest programmes often require the ability to distinguish age classes from observations in the field (*e.g.*, GRAY & SIMPSON 1980).

In the mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., age classes were principally discriminated using length and horn development for males or size of white facial mask for

females (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, RIECK 1975, TOMICZEK 1989, LUDWIG & PEUKERT 1992). Although numerous field studies have used these criteria to estimate age when analysing age-related behavioural and ecological characteristics of mouflons (*e.g.*, PFEFFER 1967, TOMICZEK 1989, BON *et al.* 1993a, LE PENDU *et al.* 1995, CIUCCI *et al.* 1998, RÉALE & BOUSSÈS 1999), their validity remains largely untested. Only BOUSSÈS & RÉALE (1994) have proved that facial mask length did not accurately assess female age in the Kerguelen mouflon population. However, considering the diversity of genetic origin of mouflon populations (for a review see CUGNASSE 1994), it is difficult to extrapolate their results to indigenous mouflon populations (*e.g.*, Corsican). Moreover, although several authors (*e.g.*, PFEFFER 1967, TOMICZEK 1989) have suggested that facial mask length is not a reliable predictor of male age because it displays great inter-individual variability, no one has tested the validity of this suggestion.

We therefore tested the reliability of horn length (males) and facial mask length (males and females) when used to discriminate age classes in the field in the Caroux-Espinouse mouflon population. We developed a linear discriminant model using measurements from 643 mouflons (431 males and 212 females) harvested during 1977-1985. Using simulations, we assessed the proportion of well-classified animals within each age class obtained from horn and facial mask lengths. We then discuss the reliability of these criteria and make recommendations for future studies of unmarked free-ranging mouflons.

3.1.2 Material and Methods

3.1.2.1 Study area

The mouflon population inhabiting the Caroux-Espinouse massif (43° 40'N, 3° 0'E) has been monitored by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage since 1974. The Caroux-Espinouse massif is situated on the southern border of the Massif Central in southern France. Climatic conditions are variable, consisting of a mixture of oceanic, Mediterranean and mountain influences (THIEBAUT 1971). The vegetation cover is a mosaic of beech *Fagus sylvatica*, chestnut *Castanea sativa* and evergreen oak *Quercus ilex* forests moving from north to south, heather *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea* and broom *Cytisus purgans*, *Cystus scorparius* moorlands, and rocky slopes.

The population has grown from 19 individuals introduced during 1956-1960 to the national wildlife reserve (CUGNASSE & HOUSSIN 1993), situated in the central part of the Massif. Mouflons originated from both native Corsican *Ovis gmelini musimon* and continental mouflon (French national reserve of Chambord and Czechoslovakia). Therefore, our study population is of uncertain and possibly mixed origin, so we use the denomination of *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. following the recommendations of CUGNASSE (1994). Hunting (by stalking and beating) occurred from September to February.

3.1.2.2 Measuring morphological characteristics of harvested animals

Horn length and facial mask length were taken from a sample of 643 mouflons harvested during 1977-1985. Ewes collected were divided into five age classes based on the number of permanent lower incisors present (RIECK 1975). Tooth eruption and replacement were the only reliable criteria used to estimate the age of females. When performed during the hunting season (October- February) it allowed a reliable estimation of age until $3\frac{1}{2}$ years (RIECK 1975). During this period, five stages of tooth eruption may be described : no permanent incisor for lambs, two permanent incisors for yearlings, four permanent incisors for $2\frac{1}{2}$ year olds, six permanent incisors for $2\frac{1}{2}$ - $3\frac{1}{2}$ year olds, and eight permanent incisors for $\geq 3\frac{1}{2}$ year olds (RIECK 1975). Age determination of males was performed using the horn annulus technique (GEIST 1966) which is based on counts of horn growth annuli. Horn growth annuli correspond to drastic reduction of linear horn growth which results from seasonal difference in the nutritional plane due to variations in forage quality (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, RIECK 1975, GRAY & SIMPSON 1985) or from hormone-induced factors related to the reproductive cycle (HOEFS 1982, LINCOLN 1998).

Horn size and horn development were principally used for male aging from observations in the field. Age classes were characterised by the position of the horn tip related to the base of the neck and the eyes (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, RIECK 1975, CHAUVIÈRE 1978, TOMICZEK 1989). We measured horn length on 404 harvested males from base to tips of horns following the external side with a flexible steel tape. We kept the measure of the longest or least damaged horn rather than the mean length of horns, because some horns were broken (3%).

The size of the white facial mask is the most often reported criterion for age determination of ewes from observations in the field (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, TOMICZEK 1989, BOUSSÈS & RÉALE 1994). The facial mask length corresponds to a whitening of the skin of the face, which progresses with age from the nostril towards the face (TOMICZEK 1989). The facial mask length was measured on 212 harvested females along the median axis of the face from the upper side of the nostril. Facial mask length was also measured for males ($N = 431$) to test if, as suggested elsewhere (*e.g.*, PFEFFER 1967, TOMICZEK 1989), this criterion is not a reliable predictor of male age. Horn length was not a reliable criterion for age determination of females which are mostly hornless (79.1%; M. GAREL, *unpubl. data*).

3.1.2.3 Relation between exact age and morphological characteristics

We used data collected between 1 October and 1 March when linear horn growth is reduced (PFEFFER 1967, HOEFS 1982, LINCOLN 1998), and facial mask size is the most obvious (PFEFFER 1967).

We used a linear model to study the relationship between exact age of males and horn size. We then built a linear discriminant model (KRZANOWSKI & MARRIOT 1994) to

evaluate the ability of horn length and facial mask length to discriminate between age classes of animals. In Caroux-Espinouse, the following age classes were recognised from observations in the field for both sexes : lambs, yearlings (1 year old), 2-3 year olds, 4-6 year olds, and +6 year olds (based on PFEFFER 1967, CHAUVIÈRE 1978). For females, it was not possible to estimate the exact age of the animal beyond three years of age, so we worked directly with the five tooth classes described above (for a similar approach see BOUSSÈS & RÉALE 1994).

The linear discriminant procedure (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2005, R-MASS's lda procedure) computes linear functions for classifying observations into the five age classes (males) or the five tooth classes (females) on the basis of horn length or facial mask length (VENABLES & RIPLEY 2002). The linear discriminant model was built using 60% of the data set. The ability of morphological characteristics (horn length and facial mask length) to accurately discriminate between mouflon age classes was assessed by calculating the proportion of well-classified individuals using the remaining data (40%). We performed bootstrap simulations to estimate an average success rate (with standard deviation) based on 1,000 linear discriminant functions built from 1,000 random samples using 60% of the data set. We reported the mean number (with standard deviation) of animals used to estimate within age-class success rate. A correct overall and within age class success rate of $\geq 90\%$ was considered adequate for model performance (for a similar approach see BENDER *et al.* 1994). The likelihood of successful classification using discriminant models can be influenced by the a priori probabilities of an observation belonging to any of the discriminant classes (*i.e.*, the prior probabilities of membership in each class). To address this problem, we assumed equal probability of mouflon belonging to any age class (probability = 0.2 for all five age classes and stages of tooth eruption).

TAB. 3.1 – Success rate of age class determination based on the horn length discriminant function developed for 404 males harvested in Caroux-Espinouse from 1977 to 1985. The average success (\pm SD) within age class and the average number (\pm SD) of animals used to estimate those rates were calculated based on 1,000 linear discriminant functions built from 1,000 random samples using 60% of the data set. The remaining data (40%) were used to estimate the success classification rate within age class and the related sample size. A priori probabilities of an observation belonging to any of the discriminant classes was 0.2.

Age class ^a	Success rate	Sample size
Lambs	100.0 (0.2)	9.2 (2.3)
1 year	84.5 (8.3)	18.0 (3.2)
2-3 years	68.5 (6.9)	35.7 (4.2)
4-6 years	60.1 (5.2)	65.4 (5.1)
+6 years	74.4 (7.1)	33.7 (4.1)
Total	77.5 (15.0)	32.4 (19.5)

^aage determination was performed using the horn annulus technique (GEIST 1966).

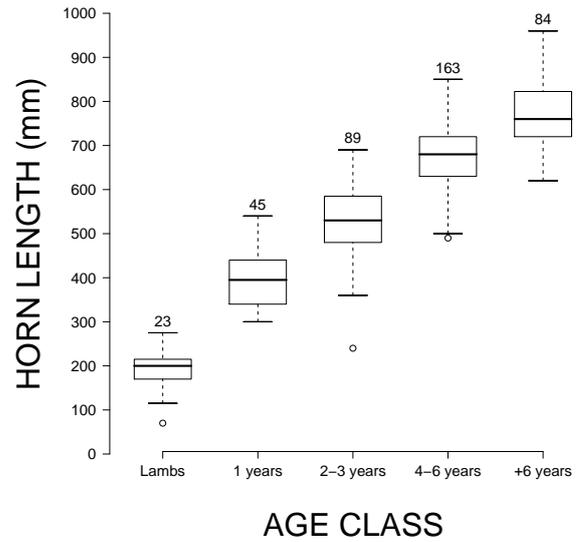
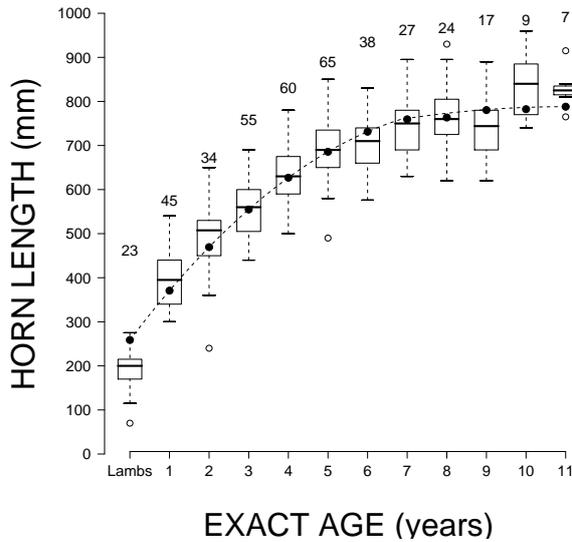


FIG. 3.1 – Relationship between horn length (in cm) and age (in years) of males in the Caroux-Espinouse mouflon population. Length of the longest horn was measured on 404 males harvested during 1977-1985. The boxes indicate, from bottom to top, the first, the median and the third quartile; the vertical lines indicate the most extreme data points which are no more than 1.5 times the interquartile range from the box; the open circles correspond to data out of this range (EMERSON & STRENIO 1983). Figures above the plots give the sample sizes of each age class. The fitted quadratic model (dashed line) is shown (for curve's parameters, see the text).

FIG. 3.2 – Relationship between horn length (in cm) and age classes of males determined from field observations in the Caroux-Espinouse mouflon population. Length of the longest horn was measured on 404 males harvested during 1977-1985. The boxes indicate, from bottom to top, the first, the median, and the third quartile; the vertical lines indicate the most extreme data points which are no more than 1.5 times the interquartile range from the box; the open circles correspond to data out of this range (EMERSON & STRENIO 1983). Figures above the plots give the sample size of each age class.

All analyses and resampling procedures were performed using R 1.8.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2005).

3.1.3 Results

3.1.3.1 Reliability of horn length when used to estimate age of males

Horn length increased rapidly until the animals were six or seven years of age (Fig. 3.1), and then increased very slowly (intercept = 258.75 (SE = 9.58), slope_{age} = 118.65 (4.24), slope_{age²} = -6.65 (0.41)). Differences among age classes accounted for 80.4% of the variability of horn length (Fig. 3.2). However, animals older than six years may have a horn length similar to that of an animal 2-3 years of age. Inter-individual variability was lower for lambs than for the other age classes. The performance of the linear discriminant function was poor (Tab. 3.1). Overall, success rate was 77.5% (15.0). Success rates ranged from 100% (0.2) for lambs to 60.1% (5.2) for 4-6 year olds. According to our criteria ($\geq 90\%$) lambs were the only age class well classified (see Tab. 3.1).

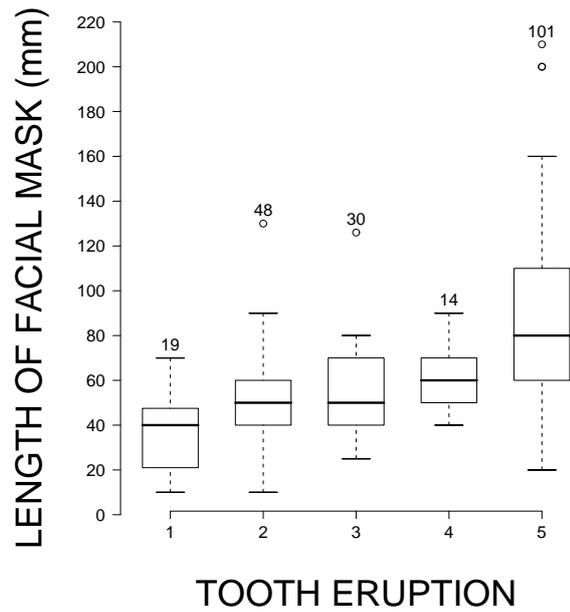
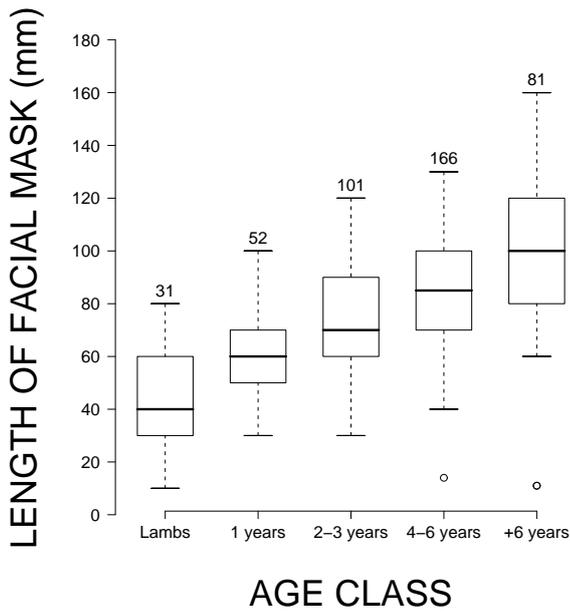


FIG. 3.3 – Relationship between facial mask length (in cm) and age classes of males determined from field observations in the Caroux- Espinouse mouflon population. Facial mask length was measured on 431 males harvested during 1977-1985. The boxes indicate, from bottom to top, the first, the median, and the third quartile; the vertical lines indicate the most extreme data points which are no more than 1.5 times the interquartile range from the box; the open circles correspond to data out of this range (EMERSON & STRENIO 1983). Figures above the plots give the sample size of each age class.

FIG. 3.4 – Relationship between facial mask length (in cm) of females and tooth eruption class (1 = no permanent incisor, 2 = two permanent incisors, 3 = four permanent incisors, 4 = six permanent incisors and 5 = eight permanent incisors; see RIECK 1975) in the Caroux-Espinouse mouflon population. Facial mask length was measured on 212 females harvested during 1977-1985. The boxes indicate, from bottom to top, the first, the median, and the third quartile; the vertical lines indicate the most extreme data points which are no more than 1.5 times the interquartile range from the box; the open circles correspond to data out of this range (EMERSON & STRENIO 1983). Figures above the plots give the sample size of each age class.

3.1.3.2 Reliability of facial mask length when used to estimate age of males and females

Differences among age classes accounted for only 33% of variability in facial mask length of males (Fig. 3.3) and females (Fig. 3.4). For example, lamb facial mask length (age class 1) was often similar to that of ewes $\geq 3\frac{1}{2}$ years of age (age class 5; see Fig. 3.4). The performance of the linear discriminant functions was similar for males and females (Tabs. 3.2 and 3.3) but was lower than that obtained for horn length discriminant function (see Tab. 3.1). Overall, success rate was only 40.3% (21.7) and 40.1% (27.8) for males and females, respectively. According to our criteria none of the age classes was successfully identified (see Tab. 3.2 and 3.3).

3.1.4 Discussion

Our results are consistent with a former study (BOUSSÈS & RÉALE 1994) on the Kerguelen mouflon population which found that facial mask length cannot be used to discriminate

TAB. 3.2 – Success rate of age class determination based on the facial mask length discriminant function developed for 431 males harvested in Caroux-Espinouse from 1977 to 1985. The average success (\pm SD) within age class and the average number (\pm SD) of animals used to estimate those rates were calculated based on 1,000 linear discriminant functions built from 1,000 random samples using 60% of the data set. The remaining data (40%) were used to estimate the success classification rate within age class and the related sample size. A priori probabilities of an observation belonging to any of the discriminant classes was 0.2.

Age class ^a	Success rate	Sample size
Lambs	66.0 (13.5)	12.4 (2.6)
1 year	23.6 (10.1)	21.0 (3.3)
2-3 years	19.5 (8.6)	40.5 (4.3)
4-6 years	31.6 (8.9)	66.7 (5.0)
+6 years	60.9 (8.9)	32.3 (3.9)
Total	40.3 (21.7)	34.6 (19.2)

^aage determination was performed using the horn annulus technique (GEIST 1966).

TAB. 3.3 – Success rate of age class determination based on the facial mask length discriminant function developed for 212 females harvested in Caroux-Espinouse from 1977 to 1985. The average success (\pm SD) within age class and the average number (\pm SD) of animals used to estimate the rates were calculated based on 1,000 linear discriminant functions built from 1,000 random samples using 60% of the data set. The remaining data (40%) were used to estimate the success classification rate within age class and the related sample size. A priori probabilities of an observation belonging to any of the discriminant classes was 0.2.

Age class ^a	Success rate	Sample size
1	67.0 (17.0)	7.5 (2.1)
2	22.5 (14.3)	19.2 (3.1)
3	8.7 (11.8)	12.1 (2.5)
4	39.3 (25.1)	5.5 (1.8)
5	63.5 (6.8)	40.7 (3.7)
Total	40.1 (27.8)	17.0 (12.9)

^aage classes were based on tooth eruption and replacement according to (RIECK 1975). The following age classes were used : (1) no permanent incisor, (2) two permanent incisors, (3) four permanent incisors, (4) six permanent incisors, and (5) eight permanent incisors.

among female age classes, because substantial individual heterogeneity occurs. Moreover, as suggested elsewhere (*e.g.*, PFEFFER 1967, TOMICZEK 1989), we found that facial mask length is not a reliable predictor of male age because it displays great variability between animals. Inter-individual variation in horn length may also be problematic when assessing age class, considering that field workers estimate age classes with the position of the horn tip related to the base of the neck and the eyes. Thus, we think that inter-individual variability in horn and facial mask lengths may account for the poor performance of these criteria to determine age class in both sexes.

Inter-individual variation may result from the especially large intra-specific genetic variability of this population (PETIT *et al.* 1997) which has ancestors crossbred with other wild or domestic sheep (for a review see CUGNASSE 1994). Indeed crossbreeding may increase phenotypic variability (CUGNASSE *et al.* 1998). The confounding effect of differences in annual resource availability or of changing range condition (GRAY & SIMPSON 1985) may also account for the variability observed in facial mask and horn length for a given age. Horn development may be more affected by forage quality and environmental conditions (BUNNELL 1978) than genetics (HOOK 1998). Therefore, temporal (*e.g.*, closure of habitat, density variations) and spatial variations (*e.g.*, latitude, altitude) in habitat conditions may involve great inter-individual and inter-population variability in horn length, limiting considerably the use of this age criterion. For example, in a Urial *Ovis orientalis arkal* population intensive live stock grazing seems to have reduced available food, and thus horn growth rate, involving possible mistakes in age class estimation from observation in the field (FRISINA 2002).

Environmental and genetic variations within and between mouflon populations (CUGNASSE 1994, WELLER 2001), call for caution when assigning male age classes using horn length. Such variations involve great differences in horn growth patterns between European populations (HOEFS 1982). Rams from Mediterranean populations experience more horn growth during their first year of life than rams from northern populations (HOEFS 1982, HOEFS & HADJISTERKOTIS 1998). In our study area, rams had already reached 70% of total horn length at the age of three (75% in the Corsican mouflon (PFEFFER 1967) and in the Cyprus mouflon *Ovis gmelini ophion* (HOEFS & HADJISTERKOTIS 1998)). Horn growth is thus very slow beyond three years of age. Moreover, by eight years of age the wear of the horn tip of mouflon rams often exceeds new growth at the horn base (HOEFS 1982). The quadratic relationship (see Fig. 3.1) between age and horn length suggests that the usefulness of horn length in estimating mouflon age from observations in the field may be limited in practice and contribute to explain the relatively poor performance of horn growth to distinguish among animals ≥ 2 years old reported here.

Observed effect related to age estimation may contribute to the inter-individual variability. A reliable estimation of age for a given male assumes that one growth annulus is produced each winter (GEIST 1966, HOEFS & ROBERT 1984, GRAY & SIMPSON 1985). Mediterranean conditions may, however, reduce the detectability of horn growth annuli and therefore increase among-observer differences in age estimates (HOEFS & ROBERT 1984, GRAY & SIMPSON 1985). For females, it was not possible to estimate the exact age of an animal, and therefore animals of different ages were pooled for the fourth ($2\frac{1}{2}$ and $3\frac{1}{2}$ year olds) and the fifth classes ($\geq 3\frac{1}{2}$ year olds) determined by tooth eruption. This methodological bias related to age estimation of females also contributes to the inter-individual variability recorded.

Facial mask length and horn size have often been reported to be reliable aging criteria for age assessment in mouflons of both sexes (see TOMICZEK 1989). However, our results did not support this assertion. In particular, facial mask length was a poor predictor of age in females of the Caroux-Espinouse population. Therefore, there is an important need to reconsider criteria used to assess age classes from observations in the field when studying mouflon populations, especially for females. We recommend using a restricted number of age classes : < 1 year old (noted lambs) and other (noted ewes and rams according to sex). To distinguish lambs from other mouflons, we recommend principally to use a combination of behavioural characteristics, such as motherlamb relationship (sucking during the first months), and physical characteristics, such as age-related variation in body size and morphological configuration (*e.g.*, rib-cage depth and head shape ; see CHAUVIÈRE 1978, TOMICZEK 1989). We recommend that growth pattern descriptions rather than colouration patterns (facial mask) be used to assess proposed age classes.

Considering the importance of age assessment when studying ungulate population dynamics (GAILLARD *et al.* 2000b), and thereby the setting of management programmes (JENSEN 1996, SÆTHER *et al.* 2001), we recommend, whenever possible, that free-ranging

ungulates be marked during their first year of life when age determination is accurate (e.g., GAILLARD *et al.* 1997a on roe deer *Capreolus capreolus*).

3.1.5 Addendum

3.1.5.1 Animal en main : quelle fiabilité ?

Les résultats obtenus au cours de cette étude, mais aussi dans les **Articles 6 et 8**, n'ont de sens que si l'estimation de l'âge des animaux en mains est fiable. Ceci suppose deux choses : (i) le nombre d'anneaux de croissance des cornes (chez les mâles) et le patron de remplacement des incisives définitives (chez les femelles) rendent correctement compte de l'âge et (ii) la lisibilité de ces critères est telle que l'effet observateur est minime. Si chez la plupart des ovins le nombre d'anneaux de croissance est effectivement reconnu pour être un critère fiable (GEIST 1966, HEMMING 1969, HOEFS 1982), il se pourrait que l'absence dans cette population de forte restriction alimentaire en hiver conduise à des arrêts de croissance moins marqués. Il n'est d'ailleurs pas impossible que les restrictions alimentaires durant la sécheresse estivale soient toutes aussi importantes pour la croissance des cornes (**Article 9**), voire plus contraignantes, puisque les animaux ont la possibilité l'hiver d'occuper les bas de versant alors qu'en été c'est l'ensemble du massif qui est touché par la sécheresse (THIEBAUT 1971, **Article 9**). Tout cela suppose cependant que les arrêts de croissance sont liés à la réduction des ressources alimentaires (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, RIECK 1975, GRAY & SIMPSON 1985), ce qui n'est pas l'avis de certains auteurs qui suggèrent au contraire le rôle de cycles hormonaux liés à l'activité de reproduction (HOEFS 1982, LINCOLN 1998).

Bien qu'aucun protocole spécifique n'ait été mis en place pour tester la validité de l'estimation de l'âge "animal en main", il est possible sur la base des animaux marqués, capturés agneaux, et recapturés par la suite, de se faire une idée du niveau d'erreur. Notons avant tout que l'estimation de l'âge sur les animaux recapturés ne faisait pas l'objet de consigne spécifique et qu'il est donc probable que les observateurs y ont consacré moins d'attention. Sur 38 mâles marqués agneaux et recapturés³⁸ les années suivantes, 17 fois (45%) il y a une erreur dans l'estimation de l'âge (maximum 2 ans). Il n'a pas été possible d'obtenir les mêmes informations chez les femelles. Quoiqu'il en soit, le taux d'erreur est loin d'être négligeable, probablement en grande partie dû aux nombreux observateurs qui interviennent pour les captures ($n > 20$ sur la période considérée), à leur niveau de formation et à la nécessité d'estimer rapidement l'âge pour pouvoir relâcher l'animal. Dans ces conditions, et sans un protocole rigoureux, il est difficile de faire la part des choses et d'avoir un avis tranché sur la fiabilité de cette méthode. Cependant ceci conforte notre approche : capturer principalement des agneaux (**Article 5**) et baser nos suivis sur ces animaux (**Articles 2, 8 et 9**), ce qui permet en outre de suivre l'animal tout au long de

³⁸Nous n'avons pas considéré dans le calcul les animaux recapturés la même année dans la mesure où il n'y a jamais d'erreur d'estimation de l'âge chez les agneaux.

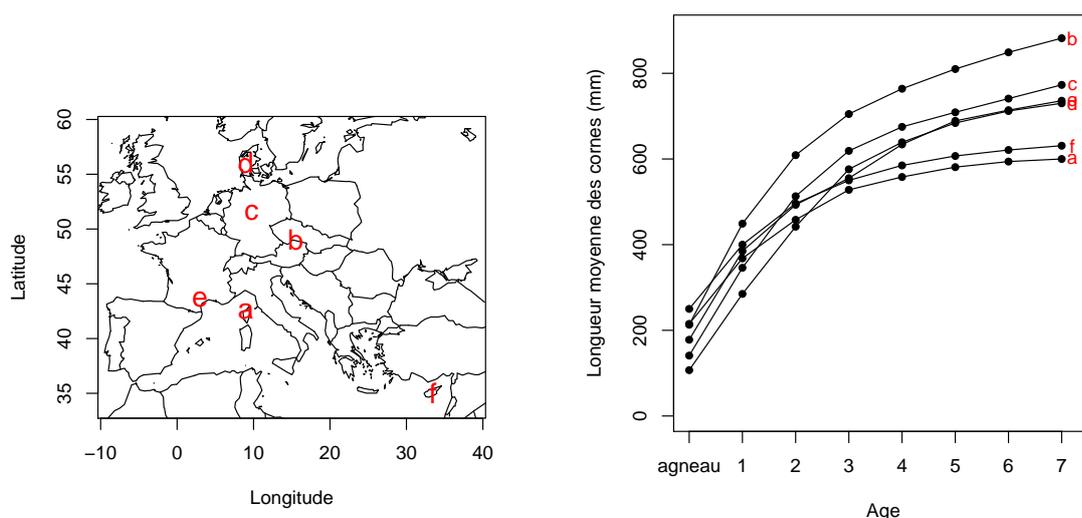


FIG. 3.5 – Comparaison des longueurs moyennes des cornes en fonction de l'âge pour 6 populations de mouflons. Pour des raisons de clarté nous n'avons pas reporté les intervalles de confiance, qui n'étaient par ailleurs disponibles que pour la population e (Caroux-Espinouse). (Sources : PFEFFER 1967, HOEFS 1982, HOEFS & HADJISTERKOTIS 1998 et GAREL et al. données non publiées)

sa vie.

Bien que certains animaux marqués soient tués à la chasse, 1 seul d'entre eux avait été marqué agneau. Tiré alors qu'il était âgé de 7 ans, son âge a été correctement estimé. Nous ne disposons pas d'autres informations, mais il est probable que le taux d'erreur est plus faible qu'à la capture. Il est tout au moins constant au cours du temps dans la mesure où les côtateurs ont été globalement les mêmes contrairement aux personnes intervenant à la capture. En outre, l'estimation n'est pas contrainte par la nécessité de relâcher l'animal et l'attention portée sur les cornes est beaucoup plus importante dans la mesure où celles-ci déterminent le prix du trophée.

Nous sommes donc assez confiants dans les estimations de l'âge réalisées sur les animaux prélevés à la chasse et utilisées dans les **Articles 1, 6 et 8**. Les résultats obtenus sur les animaux capturés indiquent cependant qu'il faut être prudent. A l'avenir il serait important d'inclure dans les plans de chasse le tir d'agneau, afin de pouvoir disposer d'informations biométriques mesurées sur des animaux d'âge connu, *e.g.*, (**addendum de l'Article 8**, DALERY 2005).

3.1.5.2 Variabilité inter-populationnelles des critères morphologiques utilisés pour l'estimation de l'âge

La comparaison le long d'un gradient latitudinal du patron de croissance des cornes de six populations (Fig. 3.5) met en évidence une forte variabilité entre elles (voir aussi HOEFS 1982, BOUSSÈS & RÉALE 1996 pour d'autres comparaisons).

En ce qui concerne le masque facial, bien que peu d'études soient à notre disposition

TAB. 3.4 – Comparaison de la longueur du masque facial chez les femelles de mouflon de trois populations françaises. Les mesures ont été réalisées sur les animaux tirés à la chasse soit pour les plus jeunes au moins 6 mois après les naissances.

		Femelle		
		Longueur moyenne (cm) [IC ^a _{95%}], n		
Nombre d'incisives définitives	d'inci-	Caroux-Espinouse ^b	Gap	Kerguelen ^c
		0		1.1 [0.6;1.5], 66
2		4.3 [3.6; 5.0], 56	1.1 [0.2; 2.1], 16	1.8 [0.7; 2.9], 5
4		4.7 [3.8; 5.6], 34	2.0 [0.0; 5.2], 7	5.4 [-], 1
6		5.8 [5.0; 6.6], 14	1.7 [0.2; 3.1], 15	6.8 [5.4; 8.2], 9
8		8.5 [7.7; 9.2], 105	3.1 [2.4; 3.7], 96	12.1 [- ^d], 44
		Mâle		
Classes d'âge		Caroux-Espinouse	Gap	-
Agneau		1.8 [1.2; 2.4], 81	0.9 [0.1; 1.7], 22	-
1 an		5.0 [4.3; 5.7], 61	2.6 [1.5; 3.8], 21	-
2-3 ans		7.1 [6.6; 7.5], 104	3.5 [2.5; 4.6], 37	-
4-6 ans		8.0 [7.6; 8.5], 175	4.6 [3.7; 5.5], 50	-
+6 ans		9.8 [9.2; 10.4], 84	5.5 [4.1; 6.8], 19	-

^aIntervalle de Confiance.

^bOutre le fait qu'il s'agisse de valeurs moyennes (au lieu de valeurs médianes, afin d'être comparable au travail mené sur la population des Kerguelen), ces valeurs diffèrent en partie de celles reportées sur la Fig. 3.4 à cause d'une erreur dans l'interprétation des données brutes. Cela ne change cependant rien aux conclusions : le taux de classification pour ce critère reste très mauvais (44% au lieu de 41% pour les femelles et 46% au lieu de 40% chez les mâles).

^cSource : BOUSSÈS & RÉALE 1994.

^dIl n'a pas été possible d'extraire l'IC_{95%} à partir de la figure fournie dans l'article de BOUSSÈS & RÉALE 1994.

(Tab. 3.4), les données disponibles mettent aussi clairement en évidence qu'au-delà de la forte variabilité au sein d'une même population, ce critère varie de manière importante d'une population à l'autre. De plus, ce critère n'est réellement visible dans la plupart des populations que lorsque les animaux sont en pelage d'automne/hiver (PFEFFER 1967), voir toute l'année pour certaines populations (CHAUVIÈRE 1978).

Tout ceci vient appuyer nos conclusions : les critères morphologiques utilisés dans la détermination de l'âge ne peuvent être, comme cela a été longtemps le cas (TOMICZEK 1989), utilisés sans une mise au point et une validation sur la population considérée avec des animaux d'âge connu. Comme nous le verrons par la suite (**Article 6**), cette variabilité peut être associée à l'origine génétique complexe de l'espèce et à la grande diversité des habitats dans lesquels elle a été introduite.

3.2 Errors in age determination of mouflon in the field (Article 2)

Abstract. In mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) populations, most age-related ecological studies have used morphological characteristics to determine age categories in the field although the validity of this approach remains largely untested. We estimated error rates in age determination from observations of known-age mouflon in southern France. Based on repeated observations of 163 animals, we estimated the sex-, age- and time-variations in error rates. We showed that the age-related pattern of error was the same for both sexes and was not time dependent. Male (7.4% [6.7; 11.1]_{CI95%}) and female (6.7% [3.2; 12.9]_{CI95%}) lambs had a low and similar probability ($P = 0.61$) of error, whereas older mouflon, and more females (53.2% [43.2; 62.5]_{CI95%}) than males (27.1% [19.2; 34.5]_{CI95%}, $P = 0.001$), had a high probability to be misclassified. Over and above the skill of the observers, the morphological criteria used to discriminate age categories probably account for these high and sex-specific error rates. To correct these errors, we recommend that : (1) criteria used in the field be tested on a sample of known-age animals from the studied population ; or (2) field aging be restricted to well-defined age categories such as lambs, ewes, and rams.

Garel Mathieu, Cugnasse Jean-Marc, Hewison A. J. Mark & Maillard Daniel. 2006. Errors in age determination of mouflon in the field. *Wildlife Society Bulletin*, 34, 300-306.

3.2.1 Introduction

Variation in life history traits such as survival or reproduction of most vertebrates is closely related to age (STEARNS 1992). Age structure is therefore key to understanding population dynamics (GAILLARD *et al.* 2000b, COULSON *et al.* 2001) and executing management programs (BENDER *et al.* 1994, JENSEN 1996, VAN DEELEN *et al.* 2000, SÆTHER *et al.* 2001). When studying ecological or ethological patterns of unmarked free-ranging animals, wildlife researchers have to classify animals into age categories (*e.g.*, GRAY & SIMPSON 1980, BLEICH 1998). In ungulate populations, several criteria based upon physical or behavioral characteristics have been developed (*e.g.*, head and horn size of Barbary sheep, *Ammotragus lervia* GRAY & SIMPSON 1980, and mountain goats, *Oreamnos americanus* SMITH 1988a). However, the first step for using such criteria is to validate them with a sample of known-age animals (BENDER *et al.* 1994). The subsequent step involves developing field application methods and testing observers' abilities (SMITH 1988b, GAREL *et al.* 2005b).

In mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.), criteria used to discriminate between age categories in the field have been developed in hunted populations of Central Europe (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, TOMICZEK 1989, LUDWIG & PEUKERT 1992) and extended to other populations (*e.g.*, PFEFFER 1967, CHAUVIÈRE 1978). In these studies, age categories

were principally discriminated using length and development of horns for males and the size of the white facial mask for females. Many field studies have subsequently used these criteria to discriminate among age categories when analysing age-related behavioural and ecological characteristics (e.g., LE PENDU *et al.* 1995, CIUCCI *et al.* 1998, CRANSAC *et al.* 1998, RÉALE *et al.* 1999a). The reliability of such techniques remains however largely untested. Moreover, recent studies (BOUSSÈS & RÉALE 1994, GAREL *et al.* 2005d) have reported that the high variability among animals in horn and facial mask length limit their utility for determining the age of animals. We tested and quantified errors of field-based age category determination of 163 known-aged mouflon in the Caroux-Espinouse population, France. We first assessed the general pattern of error in relation to the age categories used in the field for both males and females. We then modelled age- and sex-dependent variation in error rates. Horn length of males has been reported to be a better age criterion than the facial mask length used for females (GAREL *et al.* 2005d). The error rate should thus be higher in females compared to males. Further, because age criteria are growth functions, we also accounted for time-dependent variation in error probability. We finally propose recommendations to assess age of unmarked free ranging mouflon.

3.2.2 Study area

Our study site was located on the southern border of the Massif Central, in southern France. Mouflon inhabit the Caroux-Espinouse massif (43 ° 38'N, 2 ° 58'N *c.a.* 17,000 ha). Elevation ranges from 300 to 1,124 meters. Climate is a mixture of mediterranean, oceanic, and mountain influences (THIEBAUT 1971, GAREL *et al.* 2004), providing an irregular mosaic of forest (beech *Fagus sylvatica*, chestnut *Castanea sativa*, evergreen oak *Quercus ilex*), broom moorlands (*Cytisus purgans*, *C. scorparius*), heather moorlands (*Erica cinerea*, *Calluna vulgaris*), meadows (*Festuca panicula*, *Agrostis capillaries*) and steep rocky slopes.

The mouflon of this population were introduced and originated from both native Corsican mouflon (*Ovis gmelini musimon*, var. *corsicana*) and continental mouflon (French and Czechoslovakia) which had ancestors crossbred with other wild or domestic sheep (CUGNASSE 1994, PETIT *et al.* 1997, GAREL *et al.* 2005a). Therefore, our population had uncertain and possibly mixed origin, considered to be *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. by CUGNASSE (1994).

3.2.3 Methods

3.2.4 Collection of known-age animals

These mouflon have been monitored by the National Game and Wildlife Service (ONCFS, French ministry of environment) since 1974. Males and females were trapped during spring and individually marked with coloured collars (CUGNASSE *et al.* 2001b).

Collared animals were visually monitored year-round. For our study, we considered only animals that had been marked as lambs which enables us to compare an exact true age with observations in the field (78 females and 85 males).

3.2.4.1 Estimation of age in the field

Estimated age categories of collared animals were systematically recorded from 1994 to 1995 and from 2000 to 2004. Observations were made with 8×42 mm binoculars and $20\text{-}40\text{-}60 \times 77$ mm spotting scopes. We assigned observed mouflon to age-sex classes in line with schema relating morphological criteria to the age of the animal (see *e.g.*, TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, CHAUVIÈRE 1978).

We principally estimated the age of males from horn size and horn development. We characterized age categories by position of the horn tip relative to the base of the neck and eyes (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, CHAUVIÈRE 1978, TOMICZEK 1989). Most often, we used the size of the white facial mask as the criterion for age category estimation of ewes (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, TOMICZEK 1989, BOUSSÈS & RÉALE 1994). The facial mask corresponds to a whitening of the skin of the face, which progresses with age from the nostril towards the face (TOMICZEK 1989). Discrimination of age categories was also complemented by studying combinations of physical characteristics, such as age-related variation in body size and morphological configuration (*e.g.*, head shape; CHAUVIÈRE 1978, TOMICZEK 1989), and behavioral characteristics, such as mother-lamb relationships (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, TOMICZEK 1989).

Age categories used in field studies (*e.g.*, LE PENDU *et al.* 1995, CIUCCI *et al.* 1998, CRANSAC *et al.* 1998, RÉALE *et al.* 1999a) generally distinguish between lambs, yearlings (1 year) and older animals. Age category estimation is less precise for old mouflon compared to young because annual variations of age criteria (*e.g.*, horn length; HOEFS 1982) are less distinct in older animals. Therefore wider age categories are generally used to classify older mouflon. Based on the combination of schema (see TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, CHAUVIÈRE 1978) describing horn tip position and facial mask length with age, the following classes were used for both sexes in Caroux-Espinouse : lambs, yearlings (1 year), 2-3 years, 4-6 years, and 7+ years. Although it was not always possible in the field to distinguish male and female lambs (*e.g.*, during the two first month when males have small horns), we separated during the analysis these two sex-categories based on sex identification of animal when it was trapped and marked. Change of age category was considered to occur on 1 April (BON *et al.* 1993a).

3.2.4.2 Statistical analysis

Data in the total data set (309 observations for females and 266 for males) were partly non-independent due to the repeated observation of some animals. Indeed, most mouflon (107 out of 163 animals) were observed more than once (mean number of observations = 4.9). We thus built a sub-sample of the data set including only independent observations

by randomly drawing one observation for each animal observed more than once. We then bootstrapped this procedure 1,000 times to obtain, for each age and sex classes, the distribution of error rates (see Tab. 3.5) as well as the distribution of the number of animals which were correctly or incorrectly assigned to their age category (see Fig. 3.6). We used the quantiles 2.5%, 50% and 97.5% as unbiased descriptive statistics of such distributions (EFRON & TIBSHIRANI 1993). To compare error rates between sexes, we computed from the 1,000 samples the vector of differences between male and female parameters. We then compared this distribution with zero to assess the significance of the difference (see Tab. 3.5).

We also computed the probability of error (0 or 1) by age and sex class for each sub-sample. We then used a logistic regression model with a binomial link function to investigate sex-, age- and time-dependent variation in error rate in each sub-sample. We used the 5 age categories used in the field (see “Estimation of age in the field”) as the full-age model. To test alternative age structures for the error, we used all different potential combinations resulting from the reduction of the full age model (for instance, lambs/1 year/2-6 years/7+ years). Because males and females were not aged with the same age criteria, we included an age \times sex interaction term. Furthermore, age estimation is based on growth parameters. We thus included the effect of date of observation in the model, either as a linear effect (month or day of observation) or as a factor, by considering the seasons of growth in age criteria. We used 4 seasons : (1) 15 June-31 August and 1 November-31 March when growth is expected to be limited by climatic constraints (drought and winter periods; AUVRAY 1983, GAREL *et al.* 2004); and (2) 1 April-14 June and 1 September-31 October during vegetation growth (AUVRAY 1983). In some extent, these periods also account for changes in females’ coat (from winter to summer coat, PFEFFER 1967) which might influence assessment of facial mask length. We also took into account a possible interaction between sex and time in the model. Indeed, the annual growth of the white facial mask is probably less related to the availability of food than horn growth and is, thus, more unpredictable (PFEFFER 1967, BOUSSÈS & RÉALE 1994, GAREL *et al.* 2005d). We excluded other and higher order interactions because of the low sample size for some age categories (see Fig. 3.6).

We were not able to look for an observer effect because of the high number of observers (31), the variation in the number of observations per observer (from 1 to 25) and the absence of an observer identifier in some cases. Moreover, we had no reliable way to classify observers in relation to their ability. JAMES *et al.* (1996) showed that the bias associated with differences among observers may be offset by the gains in precision obtained by ignoring observer effects.

Model selection was based on the Akaike Information Criterion (AIC) with second order adjustment (AICc) to correct for small-sample bias (BURNHAM & ANDERSON 1998). The most parsimonious model (*i.e.*, lowest AICc) was selected for each of 1,000 sub-samples as the best model. The strength of evidence in favour of a given model is thus

estimated by the number of times that model occurred as the best model among the 1,000 sub-samples. All analyses and bootstrapping were performed using R 1.9.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2005).

TAB. 3.5 – Error rate (CI 95%) in age category determination of mouflon in the field, southern France, 1994-2004.

Age categories ^a	Males ($n = 85$)	Females ($n = 78$)	Bootstrap comparison
Lambs	7.4% [6.7; 11.1]	6.7% [3.2; 12.9]	$P = 0.61$
1 year	29.2% [17.4; 41.7]	56.3% [35.7; 75.0]	$P = 0.04$
2-3 years	31.6% [18.8; 46.7]	50.0% [33.3; 71.4]	$P = 0.09$
4-6 years	20.0% [6.7; 33.3]	30.0% [10.0; 53.9]	$P = 0.39$
7+ years	0.0% [0.0; 33.3]	77.8% [60.0; 90.9]	- ^b

^aFor sample size within each age and sex categories see Fig. 3.6.

^bBecause of the low sample size for males ($n = 3$, see Fig. 3.6) we did not compare male and female estimates for this age category.

3.2.5 Results

On average, the error rate in age determination estimated from the 1,000 sub-samples of the data set was significantly lower in males (21.2% [15.3; 25.9]_{CI95%}) than in females (35.1% [28.6; 41.6]_{CI95%}, $P = 0.001$). Relative to male and female lambs which had the same and low probability to be misclassified (Tab. 3.5), average error rates were greater for > 1-year-old animals (Male : 27.1% [19.2; 34.5]_{CI95%}, Female : 53.2% [43.2; 62.5]_{CI95%}) and still lower in males than in females ($P = 0.001$). Females tend thus to be misclassified more often than males for all age categories > lambs (Tab. 3.5). Both for males and females, observers overestimated the age of mouflon in the intermediate age categories (1 year and 2-3years), whereas for the 4-6-years category there was no pattern to systematically underestimate or overestimate age (Fig. 3.6).

Five models were strongly supported by the data given that they occurred in 646 samples ($n = 1,000$) as the best models (Fig. 3.7). Among them, none included time-dependent effects, suggesting that the age-related pattern of error was constant over year for both sexes. The model 12 appeared to be the best model from the set of candidate models (Fig. 3.7 : it was 1.8 times as likely ($n = 261$) as the second best model 21 ($n = 146$)). Both these two models suggested that the pattern of error across age categories is the same for both sexes. Under the model 12, the probability of error should be the same for 1 year old and for 2-3 years old animals (Female 1-3 years old : 54.0% [39.1; 66.7]_{CI95%}; Males 1-3 years old : 30.7% [21.2; 39.0]_{CI95%}, difference between sexes : $P = 0.003$). Over and above such similarities of error rate among the young age categories, we concluded, as suggested by the second best model, that error rate was higher for adults

3.2. Errors in age determination of mouflon (Article 2)

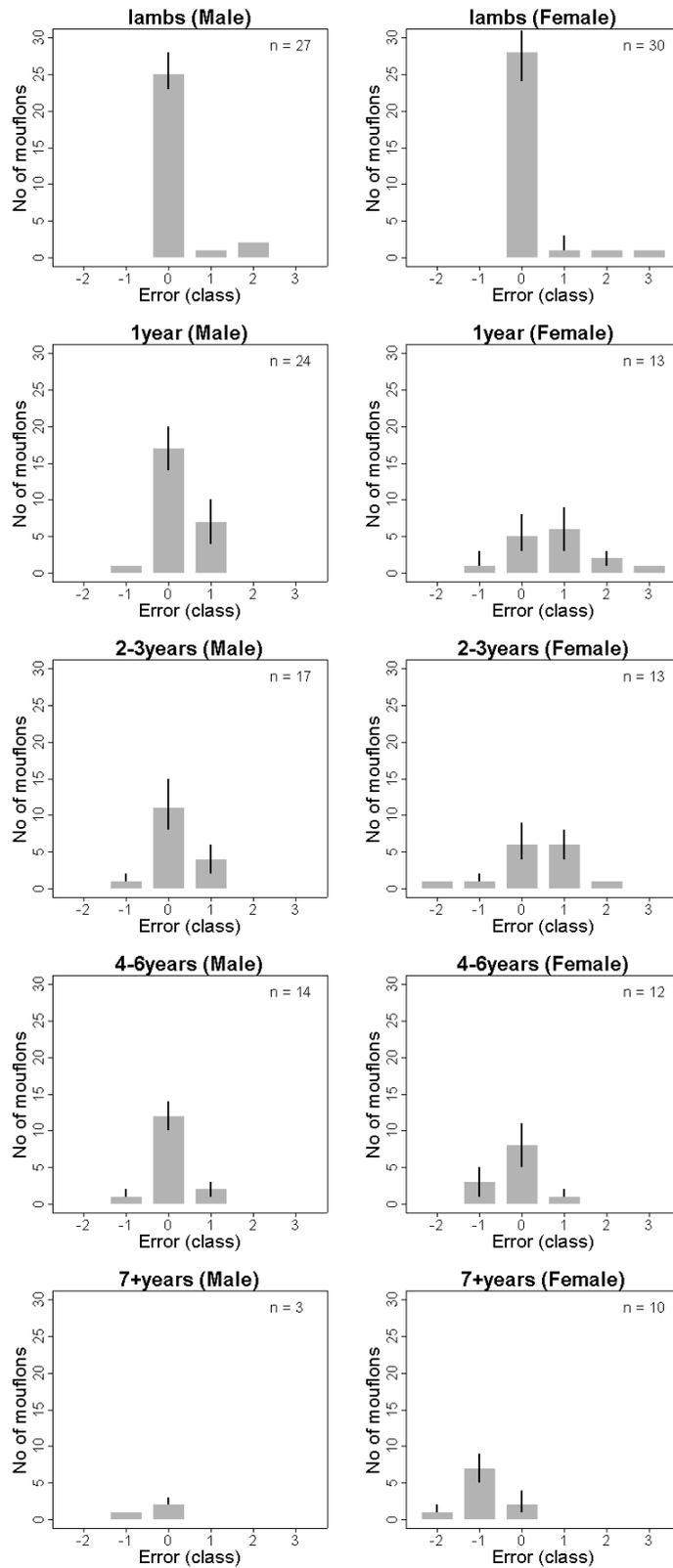


FIG. 3.6 – Mean number (CI 95%) of mouflon correctly or incorrectly classified in relation to the age categories used in the field, southern France, 1994-2004. Error class corresponds to the range of error calculated as the number of classes of difference between the known age category and the estimated age category.

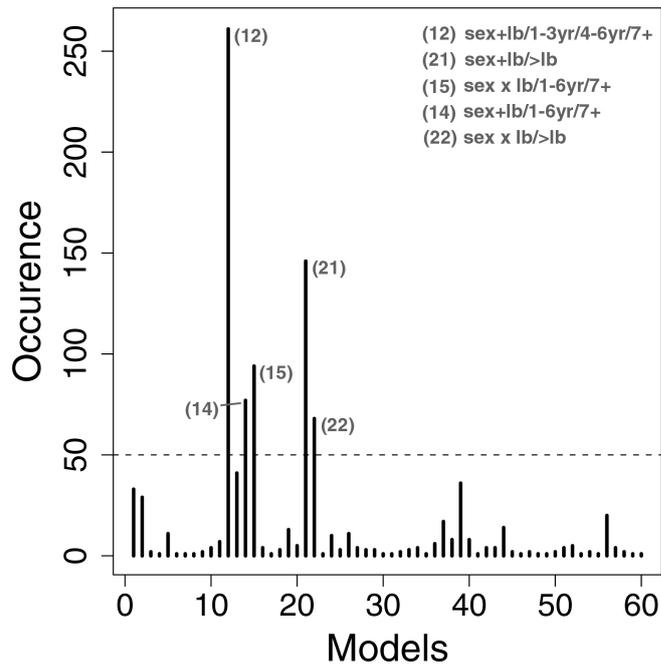


FIG. 3.7 – Occurrence of the 60 best models selected from 1,000 sub-samples of the data set obtained after randomly drawing one observation for each animal observed repeatedly, southern France, 1994-2004. Only the symbolic notation of the most frequent models ($n > 50$) is provided according to their model number. “+” indicates additive effects and “×” interactions between factors.

than lambs (see estimations above), that such a pattern was consistent among sexes, and was not time dependent (Figs. 3.6 and 3.7, Tab. 3.5).

3.2.6 Discussion

Previous studies have reported a high inter-individual variability in horn length (GAREL *et al.* 2005d) and facial mask length (BOUSSÈS & RÉALE 1994, GAREL *et al.* 2005d) which limit the utility of such criteria to age mouflon. In agreement, we found a high error rate during field observations, both for males and females, even when age category is determined in the field with the help of other morphological characteristics such as age-related variation in body mass or head shape (see “Methods”), as well as the comparison with other easily-aged animals (lamb for instance). Further, inter-individual variability in age criteria has been reported to be higher in facial mask length than horn length (GAREL *et al.* 2005d), and was thus consistent with the higher error rate for females reported here (Tab. 3.5).

Occurrence of observer effects could also explain the age determination error reported in our study. Observer effects correspond to individual variability among observers due to motivation, experience, animal perception, and conditions during the time of observation.

For example, differences in the way that horn length or facial mask length are viewed subjectively may contribute to the incorrect age category classification. Climatic conditions (*e.g.*, wind, fog), distance between observer and animal, and animal behavior may also contribute to variation in perception of morphological characteristics used in age category determination in the field. However observer effects were probably minor in our study because : (1) most groups were observed in open areas and for several minutes before age was determined; (2) most observers were experienced; (3) the effect of observer experience during observations decreased rapidly with training (after two days; GAREL *et al.* 2005b) and (4) previous studies have shown that both inexperienced and fully-experienced observers may misclassify animals (BLEICH 1998 in mountain sheep, *Ovis canadensis*, and SMITH 1988b in mountain goats). We cannot exclude, however, that observer effects partly explain the difference in error rates among sexes given that such effects are greater for coloration patterns than for horn size (TOMICZEK 1989).

Despite the difference in age criteria used and the differences in their growth propriety, the age-related pattern of error was not time dependent and was similar between sexes, with higher error rate for animals older than lambs (Fig. 3.6, Tab. 3.5). For lambs, behavioral characteristics such as mother-lamb interaction provide additional information which may help in age determination. Moreover, at this stage the inter-individual variability in horn length is low improving reliability of age estimation of males (GAREL *et al.* 2005d). For older animals, in addition to the high error rate, we showed that observers tend to systematically over-estimate the age of animals of 1 and 2-3years old (Fig. 3.6). Although for females it is difficult to suggest an explanation, such a pattern for males may result from the fact that the horn growth scheme used to discriminate age categories was established in northern European populations (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, TOMICZEK 1989, LUDWIG & PEUKERT 1992). Rams from southern populations (*e.g.*, present study) invest more in horn growth during their first year of life compared to rams from northern populations (PFEFFER 1967, HOEFS 1982, HOEFS & HADJISTERKOTIS 1998, GAREL *et al.* 2005d), and this could explain the over-estimation of age for males in our population.

3.2.7 Management implications

In continental Europe, mouflon originating from native Corsican and Sardinian populations (ULOTH 1972, BON *et al.* 1991) were introduced in several habitat types (*e.g.*, Alpine, Coastal, Forest, Park, see PFEFFER 1967, WELLER 2001), sometimes much different from their original biotope. During such introductions inter-mating occurred between domestic and wild sheep (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, ULOTH 1972, CUGNASSE 1994). As a result, both environmental and genetic variation within and between mouflon populations are high, resulting in wide variation in life history traits (*e.g.*, GAREL *et al.* 2005a), and should lead managers to be cautious when assigning age categories using horn length or facial mask length (see *e.g.*, FRISINA 2002). In such a context our result can only describe a general pattern of the error rate of age estimation in mouflon populations.

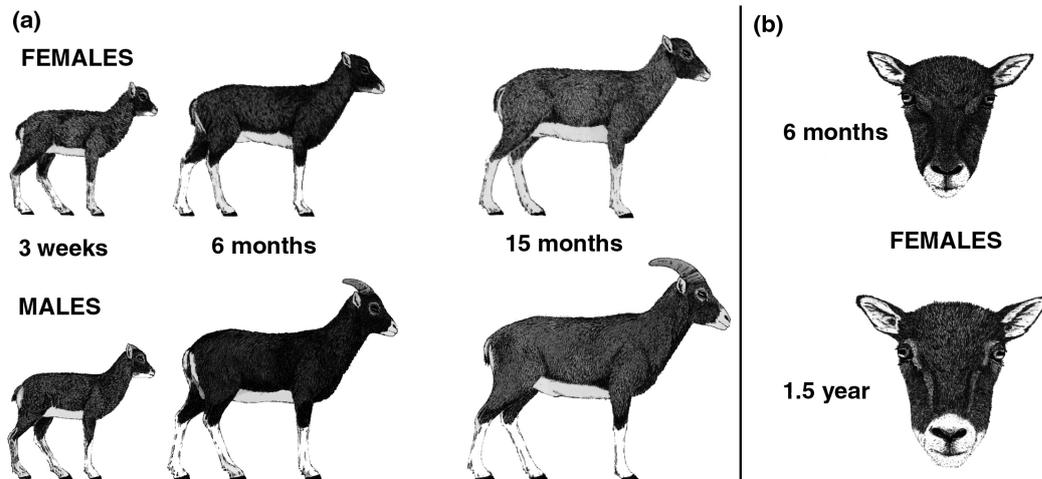


FIG. 3.8 – Schematic representation of (a) age related variation in body size, horn length, rib-cage size and (b) muzzles shape in mouflon (adapted from CORTI *et al.* 1994).

However, the real problem remains that misclassified animals may contribute to wrong estimates of population composition (BLEICH 1998) or trend (RUBIN *et al.* 1998) and can bias analysis of population dynamics (LINK & SAUER 1997) and management programs (JENSEN 1996, SÆTHER *et al.* 2001). The most reliable alternative is to mark free-ranging animals of known age (*e.g.*, GAILLARD *et al.* 1997a, BONENFANT *et al.* 2002). However, in most cases, mark-recapture or mark-resighting methods are both costly and time consuming (LINK & SAUER 1997).

When working with unmarked animals, we thus suggest the following : (1) use only criteria validated on a sample of known-age animals from the studied population to account for inter-population variability in environmental condition, genetic origin and growth pattern (see *e.g.*, previous paragraph); or, (2) use a restricted number of age categories : lambs (< 1 year), ewes and rams (≥ 1 year). Indeed our results showed that little error was made in age determination of lambs and few animals of ≥ 1 year old were misclassified as lambs (Fig. 3.6). To distinguish lambs from other mouflon, we thus recommend the use of behavioral criteria during the three first months of life such as suckling behavior, and, subsequently, the age related variation in horn length for males (< 30 centimetres, GAREL *et al.* 2005d), in body size and morphological configuration (Fig. 3.8a,b). For instance, lambs have a shallower rib-cage (Fig. 3.8a) than adults and narrow and triangular muzzles (Fig. 3.8b, see also CHAUVIÈRE 1978, TOMICZEK 1989). In this context, we believe that age category determination in the field of unmarked mouflon should be used only for assessing simple ecological characteristics of the population (*e.g.*, an index of reproduction), as commonly used in North American deer populations for ground and aerial surveys (WILLIAMS *et al.* 2002, BENDER *et al.* 2003a).

3.2.8 Addendum

3.2.8.1 Des évidences sur les difficultés à observer la faune sauvage

Bien que le mouflon soit une espèce dimorphique (voir Fig. 4.1, **Chapitre 4**), et que la distinction des sexes paraît donc une évidence, la présence de femelles cornues peut entraîner des confusions avec les jeunes mâles notamment chez les agneaux pour qui la distinction des sexes est possible uniquement lorsque les cornes des mâles deviennent clairement visibles (3-4 mois après la naissance). Un examen précis permet cependant après 8-10 mois, lorsque les cornes des mâles atteignent environ 10-15 cm, de les distinguer de celles des femelles : chez les mâles, les cornes sont symétriques, leur base est large et leur diamètre diminue en allant vers la pointe contrairement aux femelles (PFEFFER 1967 et voir Fig. 1.1, **Chapitre 1**).

Parallèlement, bien que la présence de cornes chez les femelles ait jusqu'à maintenant été ignorée par la plupart des spécialistes (*e.g.*, PFEFFER 1967), ce caractère pourrait comme chez le mouton de Soay influencer la valeur sélective des individus (MOORCROFT *et al.* 1996, CLUTTON-BROCK *et al.* 1997c). Nous avons donc cherché à déterminer dans quelle mesure il était possible de distinguer à distance les femelles au phénotype cornu. Sans rentrer dans les détails de calculs, nous obtenons sur la base de 266 observations multiples de 33 individus différents un taux d'erreur de 45.4% [36.4 ; 54.5]_{CI95%} (voir la partie "Matériels et Méthodes" ci-dessus). Nous n'avons considéré que les animaux réobservés à l'âge adulte, lorsque la croissance des cornes est supposée suffisamment avancée. Une analyse plus fine montre que les erreurs sont surtout le fait d'individus dont les cornes étaient notées "petites" lors de la capture conduisant à des taux d'erreur très importants : par exemple, deux femelles cornues ont ainsi été observées chacune 22 fois, et n'ont été notées cornues qu'une seule fois. Quel peut être l'intérêt alors d'être capable de différencier ces animaux à l'observation ? Bien qu'il ne soit pas forcément évident de l'avantage que peut conférer des "vestiges" de cornes, il existe chez le mouton de Soay la preuve que ce type de phénotype a meilleur un succès de reproduction (CLUTTON-BROCK *et al.* 1997c) et une meilleure survie que le phénotype "non cornues" (MOORCROFT *et al.* 1996).

L'idée que nous avons voulu développer dans cet Article est de considérer avec prudence les données obtenues sur la base d'observations, et si possible d'appuyer ces observations sur des animaux de référence (*e.g.*, individu marqué). Cette démarche permet de valider les critères utilisés pour la reconnaissance et plus généralement d'apporter un regard critique sur les données obtenues. Les caractéristiques à identifier doivent dans tous les cas rester simples et être suffisamment robustes pour permettre leur utilisation par le plus grand nombre. Les recherches sur la faune sauvage font en effet bien souvent appel à de nombreux volontaires (BILDSTEIN 1998, BLEICH 1998, WHITAKER 2003). Or, comme nous allons le voir, la qualification des observateurs peut entraîner des différences importantes même lorsqu'il s'agit simplement de dénombrer le nombre d'individus ou de groupes (**l'Article 4**).

3.3 Monitoring the abundance of mouflon in south France (Article 3)

Abstract. Monitoring change in the population size of mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) in rugged areas is an important yet difficult task for wildlife ecologists. To assess population change of mouflon inhabiting the Caroux-Espinouse massif, France, we compared a pedestrian and helicopter survey, using counts of animals as indices of abundance. Environmental factors such as date of survey and temperature affected the detection of mouflons from the ground and the air. Both indices were sensitive to observed changes in population size. A decrease in the pedestrian index was recorded in 1994, the year following an epizootic of keratoconjunctivitis, which markedly reduced the survival rate of mouflon. Variations in pedestrian index accounted for variations in harvests when excluding epizootic events. Both surveys detected a decrease in population size, which accounted for the recent increase of harvest. Helicopter and pedestrian surveys are reliable tools to monitor annually mouflons in mountainous areas. Simulations indicated that helicopter surveys should be preferred by managers because they provide the best trade-off between cost and precision.

Garel Mathieu, Cugnasse Jean-Marc, Loison Anne, Gaillard Jean-Michel, Vuiton Catherine & Maillard Daniel. 2005. Monitoring the abundance of mouflon in south France. *European Journal of Wildlife Research* 51, 69-76.

3.3.1 Introduction

Assessing population abundance or density is essential for studying population dynamics and for efficient wildlife management (WILSON *et al.* 1996, SCHWARZ & SEBER 1999, WILLIAMS *et al.* 2002). However, monitoring changes in the size of wild populations remains difficult for wildlife ecologists (LINK & SAUER 1997, POLLOCK *et al.* 2002). Despite a long history of refinements in design and development of census methods (CAUGHLEY 1977, SEBER 1982, EBERHARDT & SIMMONS 1987, LANCIA *et al.* 1994, BUCKLAND *et al.* 2000, POLLOCK *et al.* 2002), few attempts have provided satisfactory results except for capture-mark-recapture methods (SCHWARZ & SEBER 1999) and distance sampling (BUCKLAND *et al.* 2004). However, for most species, mark-recapture or mark-resight techniques are costly and time-consuming (LINK & SAUER 1997). Moreover, distance sampling is not well suited to 3D areas such as mountains. Approaches using count statistics have thus been developed as alternatives to census methods.

Count statistics are well adapted when cost and effort to estimate total population size are prohibitive and only the relative differences in abundance are required (EBERHARDT & SIMMONS 1987, POLLOCK *et al.* 2002, WILLIAMS *et al.* 2002). Count statistics include numerous methods, such as number of birds seen and heard at a point-count location, number of ungulates seen while walking a transect, or number of small mammals caught

on a trapping grid (NICHOLS *et al.* 2000). The relationship between a count statistic and the population abundance can be written as $C_I = N_I P_I$, where C_I denotes the count, N_I the true abundance, and P_I the detection probability, all associated with time and location I (LANCIA *et al.* 1994). If a standardized method is used to obtain the count statistic, and the detection probabilities are similar across time and locations sampled (*i.e.*, that $P_I = P$ for all I in the comparison), then the count statistics provide reliable index of abundance (NICHOLS *et al.* 2000, WILLIAMS *et al.* 2002).

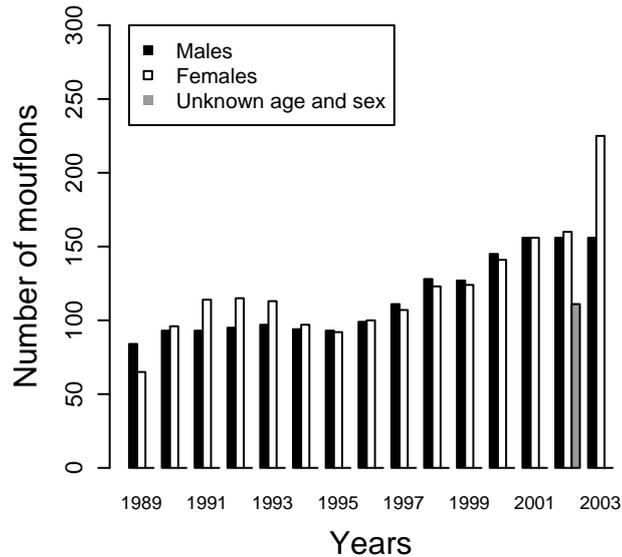


FIG. 3.9 – Total number of male and female mouflons removed annually through hunting from 1988 to 2003. Because hunting occurred from September to February, year reported corresponds to the end of hunting season (*i.e.*, 1989 corresponds to 1988/1989 hunting season).

The wild population of mouflon (*Ovis gmelini musimon* \times *Ovis* sp.) of the Caroux-Espinouse massif (south of France) has been monitored since 1989 (SANTOSA 1990) through a pedestrian survey derived from bird surveys based on point estimates (BLONDEL *et al.* 1970). Additionally, helicopter surveys have been conducted yearly since 1994. We aim to test the relevance of such census techniques to track trends in population sizes. During our study, population size varied according to an epizootic of keratoconjunctivitis in autumn 1993 (CUGNASSE 1997b), which reduced the survival probability of all age and sex classes (CRANSAC *et al.* 1997a). Moreover, hunting occurs annually and quotas have recently increased in response to increase in damage caused by mouflon (Fig. 3.9). To assess the accuracy of the methods, we tested whether the pedestrian survey was sensitive to the decrease of population size after the keratoconjunctivitis die-off. We also expected that both surveys would detect the same trend in population size and track variation in yearly harvest. Further, we used simulations to optimize the monitoring protocol used to calculate indices and we compared the cost of each type of survey to identify the method providing the best trade-off between cost and precision.

3.3.2 Material and Methods

3.3.2.1 Study area

The study area was situated on the south-eastern border of the Massif Central, in southern France (Fig. 3.10). Elevations ranged from 300 m to 1,124 m. Mouflons occupy Caroux-Espinouse massif (43 ° 40'N, 3 ° 0'E), which covers approximately 17,000 ha. This population grew from 19 individuals introduced between 1956 and 1960 in the wildlife reserve of Caroux-Espinouse (1,708 ha), situated in the central part of the massif (CUGNASSE & HOUSSIN 1993). No other introduction occurred in nearby mountain massifs. Hunting (Fig. 3.9), by stalking and beating, was based on quotas and occurred from September to February. Quotas are completely harvested each year. A mean number of 107 (± 34) males and 110 (± 45) females were removed annually between 1973 and 2003. The population is monitored by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage since 1974 (CUGNASSE & HOUSSIN 1993).

Climatic conditions consisted of dry summers (GAREL *et al.* 2004) and dominant south-southeast winds, wet autumns and fairly cold winters associated with dominant north-northwest winds (THIEBAUT 1971). The vegetation includes an irregular mosaic of beech (*Fagus sylvatica*), chestnut (*Castanea sativa*) and evergreen oak (*Quercus ilex*) forest in a north-south gradient. The high plateaus have been replanted with coniferous woodland (*Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *Picea abies*). The vegetation in open areas is dominated by moorlands of heather (*Calluna vulgaris*, *Erica cinerea*) and broom moorlands (*Cytisus purgans*, *C. scorparius*) frequently mixed with grasses (*e.g.*, *Festuca paniculata*, *F. ovina*, *Agrostis capillaris*) and whortleberry (*Vaccinium myrtillus*). Between 1955 and 1992, the decrease in pastoral activity and fire suppression has allowed encroachment of mouflon range by dense broomland and forests (V. BOUSQUEL, Syndicat Interchambre Montagne Elevage, *unpublished data*). During this period, the area of open moorland decreased by 49% (from 4,830 ha to 2,378 ha).

3.3.2.2 Survey procedures

3.3.2.2.1 Pedestrian survey

We estimated population trends between 1989 and 2003 from punctual abundance index (PAI) estimated from a pedestrian survey (SANTOSA 1990). The PAI was calculated from days of intensive large-scale systematic census during the spring, following lambing period when large groups occur in open areas (BON *et al.* 1990). Twelve transects were defined across the entire massif in open areas and were surveyed during the period of maximal activity of mouflon (SANTOSA 1990, BON *et al.* 1991). Six were simultaneously surveyed within 2 h after sunrise, while the other six were simultaneously surveyed during the 2 h before sunset (*e.g.*, Fig. 3.10). About three to four observation points were distributed along each transect. Each transect was surveyed by one observer, in the same way to prevent observation problems related to sunlight. From the 40 observation points

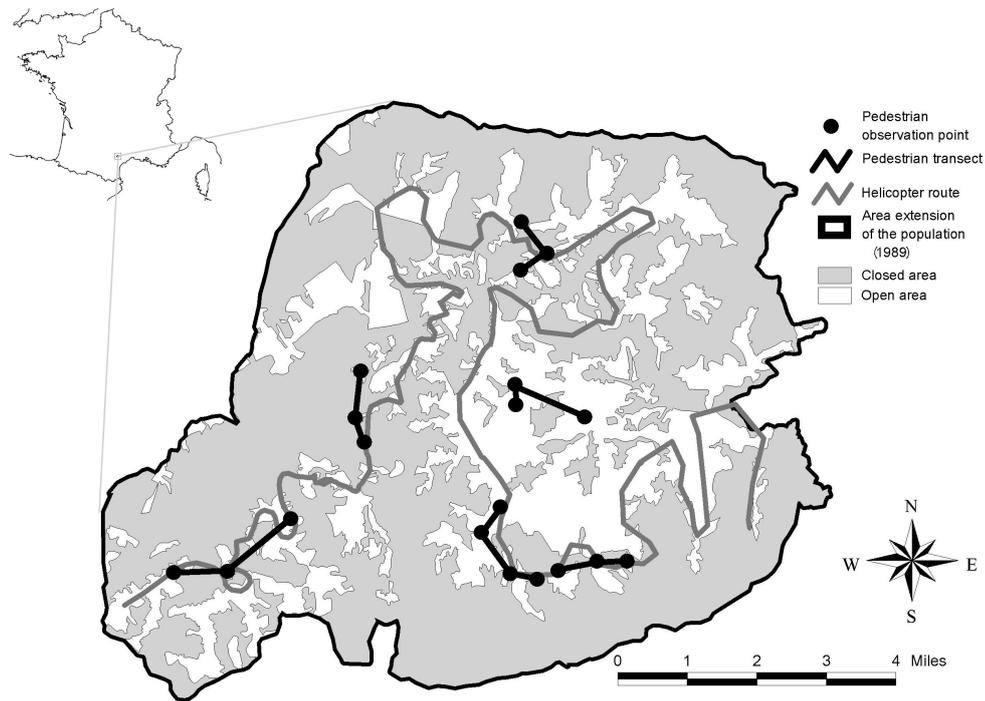


FIG. 3.10 – Location of the study area in southern France. Transects (and observation points) sampled during pedestrian surveys (for the sake of clarity only the sunset transects were reported) and route sampled during helicopter surveys were reported.

($n = 21$ for sunrise transects and $n = 19$ for sunset transect and), each observer searched and located mouflon for 15 min with binoculars (10×42 mm). Each sample area was independent from each other. The procedure was repeated over consecutive days between three and nine times (median = 6) depending on weather conditions encountered each spring. In 1992 and 1999 no data were collected due to adverse weather conditions that obscured observation (wind, rain and fog). Since 1998, the surveys have been based on sunset transects alone to reduce the effort spent in the field. For each day, PAI was calculated per transect as the sum of the number of individuals observed on all points.

3.3.2.2.2 Helicopter survey

We conducted helicopter surveys of the open areas of the entire massif between 1994 and 2003 (Fig. 3.10), ensuring visual independence between observations. Each mouflon was recorded during the flight (between 23 min and 60 min, median = 32 min) to estimate an aerial abundance index (AAI). The 5.0 km route was surveyed 2 h before sunset when mouflons were most active. The speed (30-50 km/h) and altitude (20-30 m) were maintained constant in all flights, allowing us to assume high and equal detectability of age and sex classes (LERESCHE & RAUSCH 1974) and to prevent double counts (mouflons join vegetal cover during the passage of the helicopter and remain below). To limit disturbance, no stops were performed. Helicopter doors were removed to improve observation. The

helicopter survey took place each spring immediately after pedestrian surveys and was repeated over consecutive days between three and nine times (median = 5.5). The same observer performed all aerial counts. For each census day, the AAI was calculated as the sum of the number of individuals observed.

3.3.2.3 Statistical analysis

3.3.2.3.1 Model adjustment

Analyses of changes in population size can be biased when factors related to the acquisition of data are not adequately controlled (LINK & SAUER 1997). We therefore fitted models with the following factors of variation in the detection of mouflons : date of survey (PAI and AAI), temperature (PAI and AAI), transects (PAI) and duration of the flight (AAI). Temperature (daily mean) and the date of surveys ranged from 6.3 ° C to 20.3 ° C and from 13 May to 14 June, respectively, for the pedestrian surveys, and from 11.0 ° C to 23.0 ° C and from 5 June to 12 July, respectively, for the helicopter surveys. The date of survey and the temperature are expected to influence counts because these variables influence the use of open areas by mouflons and the intensity of spatial and sexual segregation (BON *et al.* 1990, SANTOSA *et al.* 1990, CRANSAC & HEWISON 1997, CRANSAC *et al.* 1998). We also accounted for differences in PAI and in temperature according to transects due to differences in space use of mouflons and physical characteristics of the sample areas (*e.g.*, orientation, slope, vegetal cover). We discarded censuses ($n = 14$) done during conditions that obstructed observation (*e.g.*, wind, rain and fog, SANTOSA *et al.* 1990).

3.3.2.3.2 Analysis procedure

We first tested for an epizootic effect on PAI for which data were available both before and after the epizootic event. We then performed analyses by excluding the epizootic year to test whether PAI accounted for variation in yearly harvest and whether both surveys detected the same trend in population size. To compare both surveys, we performed the analysis on a common period (1995-2003) during which the harvest increased (Fig. 3.9). We believe that hunting quotas settled throughout the study period most likely have a significant effect on the population dynamics. Indeed, a simple Leslie matrix model (CASWELL 2000), with optimistic demographic values, no stochasticity and including harvests, predicted a maximum population size of 2,450 mouflons in 1989 when the 30 pedestrian survey started (M. GAREL, *unpublished data*).

Pedestrian survey analysis was based on 751 PAI sampled on 12 transects between 1989 and 2003. During the 1989-1998 survey period, there was no difference in PAI between sunrise transects and sunset transects for the same day of sampling ($F_{1,454} = 0.04$, $P = 0.83$). Therefore, the two data sets were pooled. Data were logtransformed (after adding one individual to each count because some counts were equal to zero) to ensure

a homogeneous variance across treatments (Fligner-Killeen test (CONOVER *et al.* 1981) for the homogeneity of variance throughout years : $Fk_{11} = 20.93$, $P = 0.06$; and across transects : $Fk_{11} = 12.44$, $P = 0.33$). We then examined the annual variations of PAI by using linear models. The observer effect was ignored because the number of observers in PAI was large ($n = 60$). The bias associated with differences among observers is indeed likely to be offset by gains in precision obtained when ignoring observer effect (JAMES *et al.* 1996).

Comparison between pedestrian and helicopter surveys was based on 415 PAI and 43 AAI sampled between 1995 and 2003 (excluding 1999 because poor weather conditions occurred for PAI). We applied the same procedures as used for the analysis of the pedestrian surveys and compared the model selected in both cases.

3.3.2.3.3 Model selection

Model selection was based on Akaike Information Criterion (AIC) with second order adjustment (AICc) to correct for small-sample bias (BURNHAM & ANDERSON 1998). This criterion is based on the principle of parsimony and is well adapted when performing multiple comparisons between non-nested models. The most parsimonious model (*i.e.*, lowest AICc) was selected as the best model. We followed (BURNHAM & ANDERSON 1998) to conclude that the models were different when the difference in AICc was > 2 . When the difference was ≤ 2 , we kept the simplest model. We also computed Akaike weights (AICc weight) to compare the relative performance of the models rather than only their absolute AICc value. Weights can be interpreted as the probability that a model is the best model given the data and the set of candidate models (BURNHAM & ANDERSON 2001). Thus, the strength of evidence in favour of one model over the other is obtained by dividing their Akaike weights.

3.3.2.4 Simulation procedure to optimize the protocol surveys

We explored how the PAI and AAI estimates depended on the number of repetitions. We chose years with a large number of repetitions (1994, 1996, 1997 for pedestrian surveys and 1997, 1998, 1999 for helicopter surveys). We performed Monte-Carlo simulations, to estimate values of PAI and AAI that would have been obtained for different numbers of repetitions of the surveys. For each year with a total of R repetitions of the surveys, we randomly chose r values ($1 < r \leq R$) among the R possible values of total number of mouflons seen per survey. For each value of r , we performed 1,000 samplings of r values among the R possible values. For each sampling, we then estimated the mean number of mouflons seen over r repetitions of the survey. For each r value, we therefore obtained 1,000 values of PAI and AAI. Based on these values, we estimated the coefficient of variation (CV) of the PAI and AAI. The CV of PAI and AAI was used as a measure of the repeatability of the result and was expected to decrease with increasing r .

The cost of each survey was calculated as a function including a constant cost (staff training and organization) and a cost generated by each additional repetition (cost of realization of the survey). For pedestrian survey, we used only sunset transects in the simulation procedure and cost estimate to account for reduction in the time spent in the field since 1998. All analyses and resampling procedures were performed using R 1.8.0 (IHAKA & GENTLEMAN 1996).

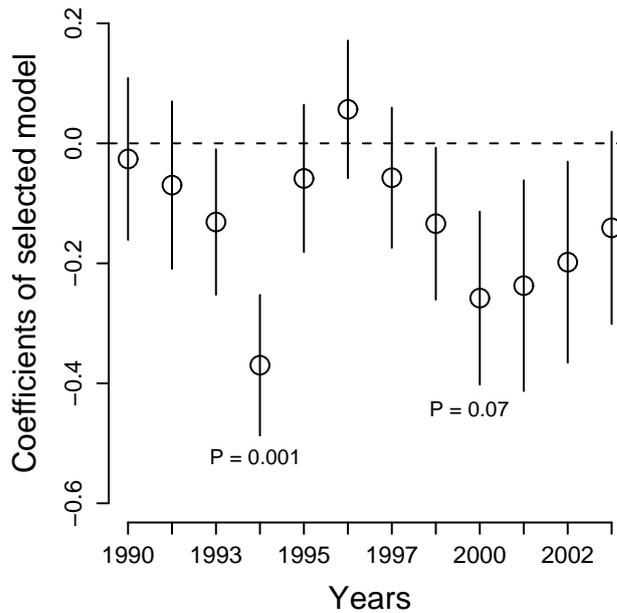


FIG. 3.11 – Temporal variation in the punctual abundance index (PAI) predicted from the selected model (see Tab.3.6, model including epizootic effect) in the mouflon population of the Caroux-Espinouse massif, France. Coefficients of the year effect were reported to show the year to year variations in PAI (1989 corresponds to reference year, i.e., null value). In 1992 and 1999 no data were collected due to adverse climatic conditions (wind, rain and fog).

3.3.3 Results

3.3.3.1 Pedestrian surveys (1989-2003 period)

The model with the lowest AICc included an effect of the interaction between temperature and transects, and additive effects of date and year (Tab. 3.6). This model was 13 times more supported than the second best model without year effect (AIC weights ratio : $0.928/0.072 = 12.889$). The PAI decreased with the date of observation (slope = -0.018 ± 0.004 (SE), $P < 0.001$). Between 13 May and 14 June, PAI decreased from 24.68 ± 1.77 (SE) to 13.61 ± 1.13 . The PAI decreased with temperature (slope = -0.050 ± 0.011 , $P < 0.001$) but not in the same way for all transects sampled (Tab. 3.6). As expected,

the decrease of PAI following the epizootic (autumn 1993) was the most important ever recorded : PAI was significantly less in 1994 than in any other year (Fig. 3.11).

The variation in harvest best accounted for the variation from year to year in PAI (slope = -0.00093 ± 0.00044 , $P = 0.03$) after excluding 1994 (Tab. 3.6). This model was over three times more supported than the second best model without a harvest effect (AIC weights ratio : $0.781/0.214 = 3.650$). When the harvest increased from 149 to 427 animals, the PAI predicted from the selected model decreased from an average of 24.2 ± 3.4 to 18.5 ± 2.5 per transect for a survey that would occur at the median date of survey (27 May) and median temperature (12.5°C).

3.3.3.2 Comparison between pedestrian and helicopter surveys (1995-2003 period)

For pedestrian surveys, the model with the lowest AICc included an effect of the interaction between temperature and transects, and additive effects of date and harvest (Tab. 3.7). This model was three times more supported than the second best model without a harvest effect (AIC weights ratio : $0.746/0.249 = 3.000$). The PAI tended to decrease when the harvest increased (slope = -0.00095 ± 0.00053 , $P = 0.07$). When the harvest increased from 185 to 427 animals, the PAI predicted from the selected model decreased from an average of 24.0 ± 3.6 to 19.4 ± 2.9 per transect for a survey that would occur at the median date (24 May) and median temperature (13.3°C).

For helicopter surveys, the model with the lowest AICc included additive effects of date, temperature, duration and harvest (Tab. 3.7). This model was over 13 times more supported than the second best model without a harvest effect (AIC weights ratio : $0.909/0.068 = 13.368$). The AAI decreased with the date of survey (slope = -0.03 ± 0.009 , $P = 0.001$), temperature (slope = -0.16 ± 0.03 , $P < 0.001$) and tended to increase with the duration of survey (slope = 0.032 ± 0.01 , $P = 0.08$). As for the pedestrian surveys, the AAI decreased when the harvest increased (slope = -0.0032 ± 0.0011 , $P = 0.008$). When the harvest increased from 185 to 427 animals, the AAI predicted from the selected model decreased from an average of 116.2 ± 1.1 to 54.5 ± 1.2 for a survey that would occur at the median date (16 June), median temperature (16.0°C) and median duration (31 min).

3.3.3.3 Simulation procedure to optimize the surveys

The curves linking the CV to the number of repetitions r were similar for all years (Fig. 3.12). The CV tended to be less variable for AAI than PAI. The simulations for PAI and AAI indicated that increasing the number of surveys decreased the variation in the mean number of animals seen from one random sample to another. Assuming that the same number of repetitions is needed to obtain the same precision for AAI and PAI estimates (Fig. 3.12), AAI was more cost effective than PAI (difference of 34.1% between PAI and AAI costs, Tab. 3.8). Pedestrian surveys were more complex than helicopter surveys and involved at least six observers. Therefore, difference in cost between the two

TAB. 3.6 – Set of models fitted to investigate the variation of the punctual abundance index (PAI) recorded in a mouflon population in the Caroux-Espinouse massif, France, 1989-2003.

Models ^a	AICc	ΔAICc	AICc weight
Control factors			
Null	1,800.8	318.1	0.000
Date	1,785.3	302.6	0.000
Date + temperature	1,772.9	290.2	0.000
Date + temperature + transects	1,507.7	25.0	0.000
Date + temperature + transects + temperature × transects	1,487.8	5.1	0.072
Epizootic effect			
Date + temperature + transects + temperature × transects + years + years × transects	1,599.0	116.3	0.000
Date + temperature + transects + temperature × transects + years	1,482.7	0.0	0.928
Harvest effect (excluding epizootic year)			
Date + temperature + transects + temperature × transects + years + years × transects	1,301.6	102.9	0.000
Date + temperature + transects + temperature × transects + years	1,211.4	12.7	0.001
Date + temperature + transects + temperature × transects + harvests + harvests × transects	1,209.9	11.2	0.003
Date + temperature + transects + temperature × transects	1,201.3	2.6	0.214
Date + temperature + transects + temperature × transects + harvests	1,198.7	0.0	0.781

^aIn model notation, “+” corresponds to additive effects and “×” to interaction between two factors. The selected model (lowest AICc) occurs in bold type

TAB. 3.7 – Set of models fitted to compare the variation of the PAI and of the aerial abundance index (AAI) recorded in a mouflon population in the Caroux-Espinouse massif, France, 1995-2003 (excluding epizootic year).

Survey	Models ^a	AICc	Δ AICc	AICc weight
Pedestrian	Control factors			
	Null	950.4	168.1	0.000
	Date	947.9	165.6	0.000
	Date + temperature	943.0	160.7	0.000
	Date + temperature + transects	792.5	10.2	0.005
	Date + temperature + transects + temperature \times transects	784.5	2.2	0.249
Helicopter	Harvest effects			
	Date + temperature + transects + temperature \times transects + harvests + harvests \times transects	798.4	16.1	0.000
	Date + temperature + transects + temperature \times transects + harvests	782.3	0.0	0.746
	Control factors			
	Null	93.5	32.8	0.000
	Date	84.1	23.4	0.000
Date + temperature	68.1	7.4	0.023	
Date + temperature + duration	65.9	5.2	0.068	
	Date + temperature + duration + harvests	60.7	0.0	0.909

^aSee Tab. 3.6 for model notation

methods came from the additional cost of organization, training and implementation of pedestrian surveys (Tab. 3.8).

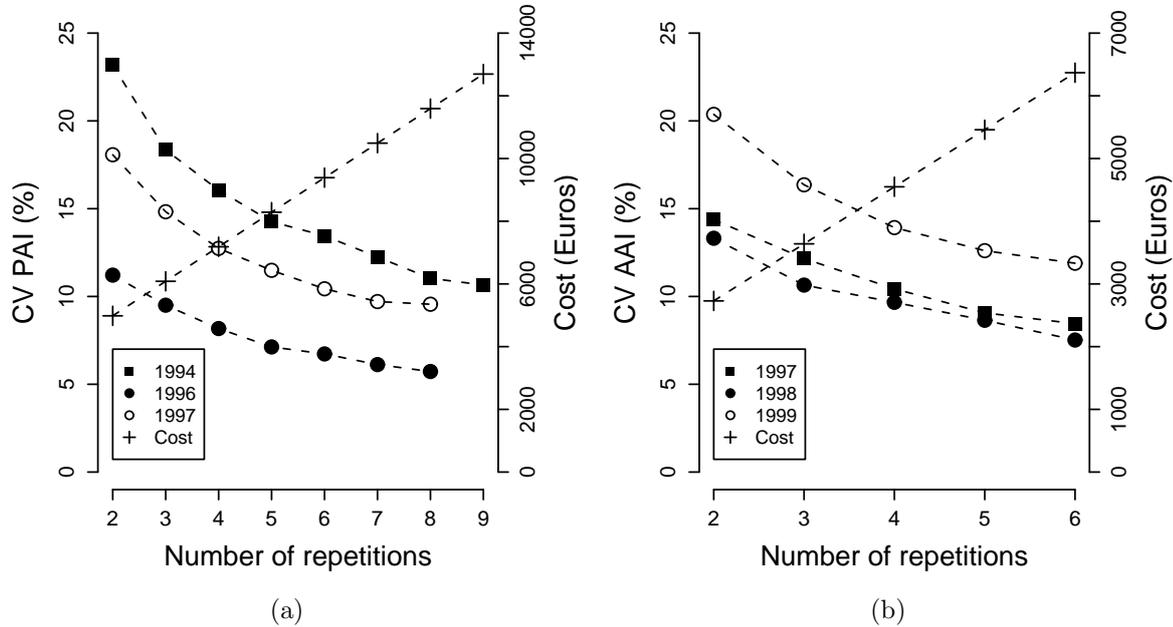


FIG. 3.12 – Relationship between the number of repetitions of the survey for 3 years (1994, 1996 and 1997 for PAI, and 1997, 1998, and 1999 for AAI), the cost of repetition and the CV of the PAI (a) or the CV of the AAI (b). The CV was estimated from 1,000 values of a random sample of r values of the index (PAI or AAI) among the possible observed values of the index for a given year (see text for details). For the cost of the survey, see Tab. 3.8.

3.3.4 Discussion

3.3.4.1 Validation of the surveys and changes in mouflon abundance

To use pedestrian and helicopter surveys as reliable indices of population abundance, we assumed that such indices are directly proportional to the population size. Therefore, it is necessary to assume that the probability of detection was constant across locations and years which rarely occur in practice (LANCIA *et al.* 1994, NICHOLS *et al.* 2000, POLLOCK *et al.* 2002, WILLIAMS *et al.* 2002). The increasing closure and degree of fragmentation of habitat likely modified the distribution of resources by reducing food availability for mouflons, which in turn could have changed social and spatial organization of the animals. Alternatively, the detection probability of mouflons might have been reduced with increasing habitat closure. There are basically multiple approaches to deal with failure of the detectability assumptions (NICHOLS *et al.* 2000, FARNSWORTH *et al.* 2002, POLLOCK *et al.* 2002). We chose to adjust our models with date of sampling, temperature and transects to make detectability constant across locations and years. For example, animals reduce their

TAB. 3.8 – Global costs of pedestrian and helicopter surveys. Prices were established in 2003. For pedestrian surveys, the cost estimate was based only on the survey of sunset transects.

Cost type	Survey	
	Pedestrian	Helicopter
Training		
Number of man-days	1	$\frac{1}{2}$
Number of observers	6	1
Man cost	$238\text{€} \times 6 \times 1$	$238\text{€} \times 1 \times \frac{1}{2}$
Helicopter cost (for one fly of 1 h)	-	570€
Number of kilometers (car) needed to reach first observation point ^a /airport	45	160
Kilometer cost	$1,38\text{€} \times 45 \times 6$	$1,38\text{€} \times 160 \times 1$
<i>Total</i>	1 800,6€	909,8€
Realization		
Number of man-half-days	5	5
Number of observers	6	1
Man cost	$119\text{€} \times 6 \times 5$	$119\text{€} \times 1 \times 5$
Helicopter cost (for five flies of 1 h)	-	2,850€
Number of kilometers (car) needed to reach first observation point ^a /airport	45	160
Kilometer cost	$1,38\text{€} \times 45 \times 6 \times 5$	$1,38\text{€} \times 160 \times 1 \times 5$
<i>Total</i>	5 433€	4 549€
Organization ^b		
Number of gathering (one half-day)	1	0
Number of observer include in organization	6	-
Man cost	$119\text{€} \times 6 \times 1$	-
Average number of kilometers needed for organization	32	-
Kilometer cost	$1,38\text{€} \times 32 \times 6$	-
Time of duty ^c by day	1 h	0
Duty time cost by hour (e.g., phone, man-time)	$15\text{€} \times 1 \times 5$	-
<i>Total</i>	1 054€	0
<i>Total cost</i>	8 287,6€	5 458,8€

^aBased on average distance between study station and first observation point of transect

^bOrganization cost of helicopter survey was null because only one person is involved (see text for details)

^cPedestrian survey requires duty of one person to organize possible annulations of survey because of adverse climatic conditions

activity and stay in dense cover when temperature increases (SANTOSA *et al.* 1990) causing the detection probability to decrease (as supported by the negative relationship we reported between temperature and the two indices). In addition, other factors may have been involved, such as human disturbance, or repartition of resources (SANTOSA *et al.* 1990, RUBIN *et al.* 1998), and not all covariates can be measured, modelled or even perceived. In this context, some authors have suggested to develop a monitoring design, which includes an estimation of detection probability (*e.g.*, NICHOLS *et al.* 2000, FARNSWORTH *et al.* 2002, POLLOCK *et al.* 2002). This was however not feasible in our study.

The precision of indices is also often difficult to check due to a lack of reference estimates on “true” population sizes, for example those obtained by capture-mark-recapture methods (*e.g.*, VINCENT *et al.* 1991). Nevertheless, one can use independent information about variations in population size to check whether the indices used track known variations. Both abundance indices were sensitive to observed changes in population size resulting from an epizootic (CUGNASSE 1997b) and from changes in harvest. Hunting affect population abundance directly by animal removal and possibly indirectly by influencing reproduction and survival (FESTA-BIANCHET 2003). Indeed, most (> 90%) harvested mouflons were trophy males and females > 3 years of age (M. GAREL *et al.*, *unpublished data*); increasing hunting pressure reduced the probability of adult survival and could thus have affected population growth (GAILLARD *et al.* 2000b). Moreover, even if there is a lack of information on the impact of trophy hunting on population dynamics (HARRIS *et al.* 2002, FESTA-BIANCHET 2003), some evidence suggests that it affects ungulate reproduction (*e.g.*, SOLBERG *et al.* 2002, SÆTHER *et al.* 2003) and thus growth rate of the population (FESTA-BIANCHET 2003).

3.3.4.2 Management implications

To date, comparative tests of helicopter and ground surveys are rare for ungulates and mainly concern gender and age composition data (TSUKAMOTO 1977, BENDER *et al.* 2003b). We suggest that helicopter surveys provide a better alternative to census mouflon populations than pedestrian surveys because :

1. The AAI detected similar trends in population abundance as PAI and strongly accounted for yearly changes in harvest.
2. Only one observer is involved in AAI, so the observer bias is limited compared to the PAI.
3. The AAI provided the best trade-off between cost and precision. It required fewer man-days of sampling, and therefore, were much more cost-effective (Tab. 3.8) for assessing mouflon abundance over a large area with an equal number of repetitions for AAI and PAI (Fig. 3.12). Moreover, training is limited to the first year for AAI, whereas for PAI, it is difficult to work annually with the same observers (60 different observers were used during 1989-2003 *vs.* 2 for helicopter surveys during 1994-2003).

Therefore, the difference in cost between surveys in favour of AAI tends to increase after the first year.

4. The AAI allows one to reduce technical/security problems related to the access to observation points (arrival before the sunrise and back after the sunset) in large, mountainous areas.

Finally, previous comparative studies of data obtained from helicopter and ground surveys reported that helicopter counts were both more representative than ground counts and corroborated by demographic studies (BENDER *et al.* 2003b on elk *Cervus elaphus* and mule deer *Odocoileus hemionus*)

3.3.5 Addendum

3.3.5.1 Le problème récurrent de la détectabilité constante

Nous souhaitons insister ici sur le problème récurrent des suivis d'abondance (WILLIAMS *et al.* 2002) : s'assurer que la détectabilité des animaux est constante dans le temps et dans l'espace afin que les variations d'indices puissent être interprétées comme des variations d'abondance. Nous avons en partie corrigé nos analyses en ajustant les modèles avec les variables susceptibles d'affecter cette détectabilité (*e.g.*, température). S'il n'a pas été possible de contrôler pour les effets observateurs, nous ne pensons pas que cela puisse avoir un effet majeur. En effet, tous avaient une expérience du massif et de l'animal. Dans ce contexte, les différences de compétences sont rapidement effacées comme nous le verrons par la suite (**Article 4**). La fermeture du milieu (voir **Article 8**) est probablement le facteur pouvant le plus affecter la validité des résultats. Le milieu se ferme, et une diminution de la détectabilité des individus au cours du temps est tout à fait envisageable pouvant contribuer alors à expliquer les diminutions d'abondance observées ces dernières années. Nous avons tenté d'évaluer ce problème de deux façons.

TAB. 3.9 – Évolution de la fermeture du milieu sur la surface échantillonnée (2800 ha) durant le suivi terrestre par Indices Ponctuels d'Abondance (IPA), période 1989-2003.

Source	Année	Milieu ouvert
Image spot	1989	51%
Image spot	1994	47%
Base de Données Orthophotographiques (IGN)	2003	45%

D'une part, nous avons utilisé les localisations spatiales des groupes de mouflons observés durant le suivi par Indices Ponctuels d'Abondance (suivi IPA) pour délimiter sur la période de suivi (1989-2003) la surface totale échantillonnée. Sur la base d'une analyse cartographique (Tab. 3.9), nous mettons en évidence que si le milieu se ferme sur cette zone, la fermeture reste limitée (-6% d'habitat ouvert en 14 ans).

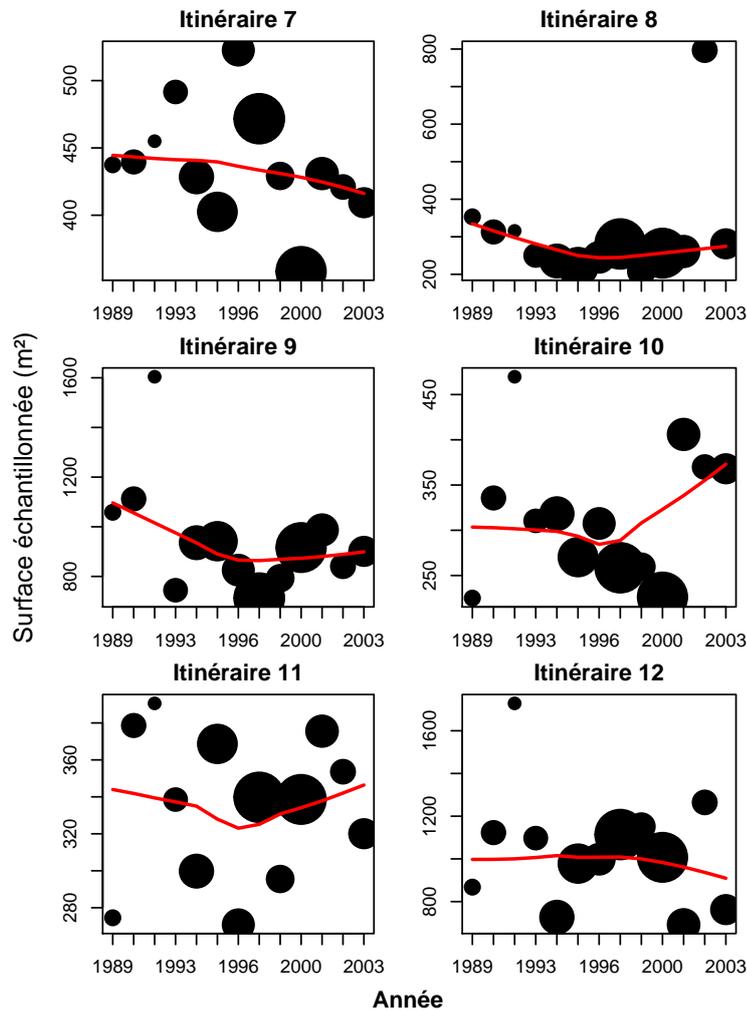


FIG. 3.13 – Évolution de la surface échantillonnée (m^2 , polygone Kernel à 95%) par itinéraire durant le suivi pédestre “IPA”, 1989-2003. Les courbes de tendance sont obtenues selon une régression locale robuste (CLEVELAND 1979); la taille des cercles est proportionnelle aux nombres d’observations utilisées pour l’estimation de la surface.

D’autre part, les surfaces échantillonnées, estimées à partir de la localisation des animaux observés, ne montrent aucune tendance particulière (diminution notamment) durant la période de suivi, que l’on fasse (effet itinéraire : $F_{5,66} = 79.04$, $P < 0.001$, effet année : $F_{1,66} = 1.38$, $P = 0.25$, interaction : $F_{5,66} = 0.89$, $P = 0.50$; Fig. 3.13) ou non (effet année seul : $F_{1,11} = 0.46$, $P = 0.51$) la distinction entre itinéraires. Il semble ainsi que depuis 1989, la fermeture du milieu n’a pas été suffisamment importante pour modifier les conditions générales d’observations.

Encart III La méthode d'Arnason-Schwarz-Gerrard. Un outil simple pour estimer l'effectif des populations.

La méthode d'Arnason-Schwarz-Gerrard (ARNASON *et al.* 1991) est une extension de l'indice de Petersen-Lincoln (voir SEBER 1982, pg. 59) dans le cas d'échantillonnages répétés (voir aussi MINTA & MANGEL 1989) et lorsque le nombre d'animaux marqués dans la population est inconnu. L'estimation de l'effectif repose sur trois paramètres relativement faciles à obtenir : le nombre total d'animaux observés (n), le nombre total d'animaux marqués observés (m) et le nombre de marqués différents observés (m'), ce qui permet une grande flexibilité dans la mise en place et l'utilisation de cette méthode. Les animaux peuvent notamment avoir été capturés, marqués et relâchés à un moment précis juste avant le suivi ou alors plusieurs années auparavant. Les estimateurs \hat{N} de l'effectif de la population et \hat{M} du nombre total d'animaux marqués dans la population sont obtenus par optimisation à partir de la fonction de vraisemblance (pour la constante K voir LEWONTIN & PROUT 1956) :

$$L(N, M) = \binom{n}{m} \left(\frac{M}{N}\right)^m \times \left(1 - \frac{M}{N}\right)^{n-m} \times K \times \left(\frac{M!}{M^m (M - m')!}\right) \quad (3.1)$$

ARNASON *et al.* (1991) fournissent pour chaque paramètre un intervalle de confiance et un logiciel libre (EAGLE) pour réaliser les calculs.

L'estimation des paramètres \hat{N} et \hat{M} suppose que (i) la population est démographiquement fermée (natalité=mortalité=émigration=immigration=0) durant la période d'étude considérée, (ii) le nombre d'animaux marqués est lui aussi fixe, *i.e.* les animaux ne perdent pas leurs marques, (iii) tous les individus ont la même probabilité d'être vus, qu'ils soient marqués ou non, (iv) les probabilités d'observation des animaux est indépendante d'un échantillonnage à l'autre, et (v) toutes les marques sont reconnaissables.

La mise en place d'un protocole adapté permet de satisfaire raisonnablement aux hypothèses *i*, *ii* et *v* (*e.g.*, observations sur des habitats ouverts et à intervalles de temps suffisants pour permettre la redistribution des animaux). Si la troisième hypothèse est valide alors la distribution des fréquences d'observations des animaux marqués devrait suivre une distribution de Poisson tronqué à zéro (*i.e.*, une distribution de Poisson pour laquelle le nombre d'animaux marqués, jamais observés, est inconnu). ARNASON *et al.* (1991) ont développé (voir leur Annexe 2) un test, où la moyenne de la distribution de Poisson (μ), et donc les fréquences attendues, est obtenue à partir du nombre moyen de fois où chaque animal marqué a été observé ($m/m' = \mu/(1 - e^{-\mu})$). Il est alors relativement simple de tester l'ajustement entre les valeurs attendues et les valeurs observées grâce aux statistiques classiques tel que le χ^2 (VENABLES & RIPLEY 2002). Le test aura $a-2$ degrés de liberté où a est le nombre de classe d'observation après regroupement. En outre, il deviendra significatif si l'hypothèse *iv* (observations répétées des mêmes animaux) n'est pas respectée.

3.3.5.2 Suivi d'abondance : faut-il en rester là ?

Il est évident qu'il aurait été préférable de valider les indices obtenus avec une méthode de référence. Certes, un certain nombre d'individus sont capturés et marqués chaque année ce qui, en théorie, aurait pu nous permettre d'estimer l'effectif de la population (POLLOCK *et al.* 1990) et ainsi calibrer les deux méthodes de suivis d'abondance utilisées.

Il existait cependant plusieurs problèmes. Tout d'abord, l'analyse des données de CMR suppose que les animaux ne perdent pas leurs marques, ce qui est loin d'être le cas dans notre population. Entre 1976 et 2001, 78 colliers (31 mâles et 47 femelles), pour lesquels il y avait des indices indiquant que l'animal était encore en vie (*e.g.*, collier retrouvé accroché dans la végétation, aucune trace de cadavre), ont été récupérés sur le terrain, soit, respectivement, 9% et 12% de l'effectif total des mâles et des femelles marqués (voir **Chapitre 1**). Il est cependant probable qu'avec les développements récents des méthodes de CMR (*e.g.*, LEBRETON *et al.* 1999) il sera possible de corriger les analyses en intégrant ce type d'information.

En fait, le principal problème est que le suivi par CMR ne concerne que la RNCFS, soit une petite partie de l'aire d'extension de la population (10% de l'aire d'extension en 2000, voir Fig. 3.15). Or, un seul des 6 itinéraires IPA se situe à l'intérieur de cette réserve, en partie limitrophe sud. Une validation de ce suivi nécessiterait donc de sectoriser l'estimation d'effectif par CMR sur la zone échantillonnée, qui correspond au territoire de la réserve où la pression de capture est la plus faible. Tout cela limitait donc d'autant l'espoir de pouvoir obtenir une réponse claire par cette procédure.

S'il n'a pas été possible d'utiliser les données CMR pour étudier les variations d'abondance de la population, ces données peuvent par contre ponctuellement permettre d'obtenir une estimation de l'effectif. Cette information est particulièrement intéressante pour comprendre les conséquences démographiques de la fermeture du milieu (**Article 8**). Elle peut aussi nous aider à proposer des plans cohérents de gestion des habitats. Nous avons ainsi utilisé la méthode d'Arnason-Schwarz-Gerrard (ARNASON *et al.* 1991). Cette alternative est techniquement moins coûteuse que les analyses classiques des données CMR (POLLOCK *et al.* 1990), et est facile à mettre en place sur le terrain (Encart III). En outre, elle ne nécessite pas de connaître le nombre d'animaux marqués dans la population ce qui est impossible lorsque les animaux perdent leur marque.

Les estimations des effectifs automnaux, obtenues par cette méthode pour la sous-population de mouflons occupant la zone centrale (et historique) de la réserve, ne montrent pas de différence significative (octobre-décembre) pour les années où les données étaient disponibles (Fig. 3.14). L'objectif ici n'est pas d'interpréter ces résultats (trop peu d'années), mais simplement de montrer qu'il est possible d'obtenir des estimations avec une variabilité des estimations raisonnables. Les données n'avaient pas été récupérées avec cet objectif, et un plan d'échantillonnage plus adapté permettra probablement d'obtenir des estimations moins variables. Pour satisfaire au mieux aux hypothèses d'analyse (Encart III), nous avons restreint celle-ci à l'automne, durant la période du rut, où il n'y a pas de ségrégation entre les sexes (CRANSAC *et al.* 1998). En outre, à cette période, la plupart des individus retournent se reproduire dans la réserve (DUBOIS *et al.* 1992, MAUBLANC *et al.* 1994, DUBOIS *et al.* 1996, MARTINS *et al.* 2002), notamment dans sa zone centrale (KING & BROOKS 2003), ce qui permet d'augmenter les contacts visuels, de voir des animaux marqués qui ne peuvent pas être vus durant d'autres périodes de l'année et

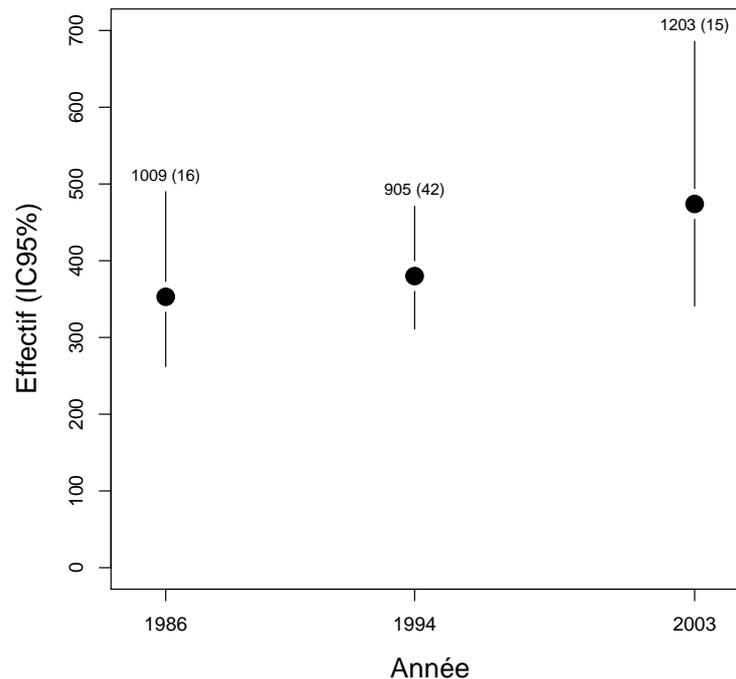


FIG. 3.14 – Estimation de l'effectif automnale (\pm IC à 95%) de la sous-unité de population centrale de la réserve (332 ha, voir MARTINS *et al.* 2002) selon la méthode d'Arnason-Schwarz-Gerrard (ARNASON *et al.* 1991). Le nombre d'animaux observés ainsi que le nombre total d'animaux marqués observés sont reportés au-dessus des estimations. Tests d'ajustement à une loi de χ^2 : $P > 0.10$ pour les trois estimations.

d'obtenir une estimation, que l'on peut considérer “maximale”, de l'effectif. Par ailleurs, à cette période de l'année, la mortalité est supposée minimale (CRANSAC *et al.* 1997a, GAREL *et al.* données non publiées). L'observation des individus est aussi favorisée par des pics d'activités locomotrices, probablement dus à l'augmentation des disponibilités alimentaires (DUBOIS *et al.* 1992), et au comportement lié à l'activité sexuelle (BON *et al.* 1992). Enfin, la déhiscence des feuillus offre une bonne visibilité depuis l'ensemble des points d'observations. Seule la dernière hypothèse (et dans une certaine mesure aussi la deuxième) nécessaire à l'application de cette méthode (Encart III) n'est pas respectée : certains animaux ont perdu une partie de leurs marques ou ont une marque abîmée et ne peuvent donc être reconnus. Nous avons choisi d'ignorer ces individus (voir pour la même approche LOISON *et al.* 2006), mais d'autres alternatives pourraient être développées, basées notamment sur la prise en compte d'un état incertain (PRADEL 2005), ou tout simplement en faisant une description détaillée de ces animaux pour tenter de les identifier sur d'autres critères (*e.g.*, pelage, atypisme).

Les estimations d'effectif obtenues par la méthode d'Arnason-Schwarz-Gerrard indiquent, au coeur de la réserve (vallée du Vialais, voir Fig.1.2, **Chapitre 1**), une densité

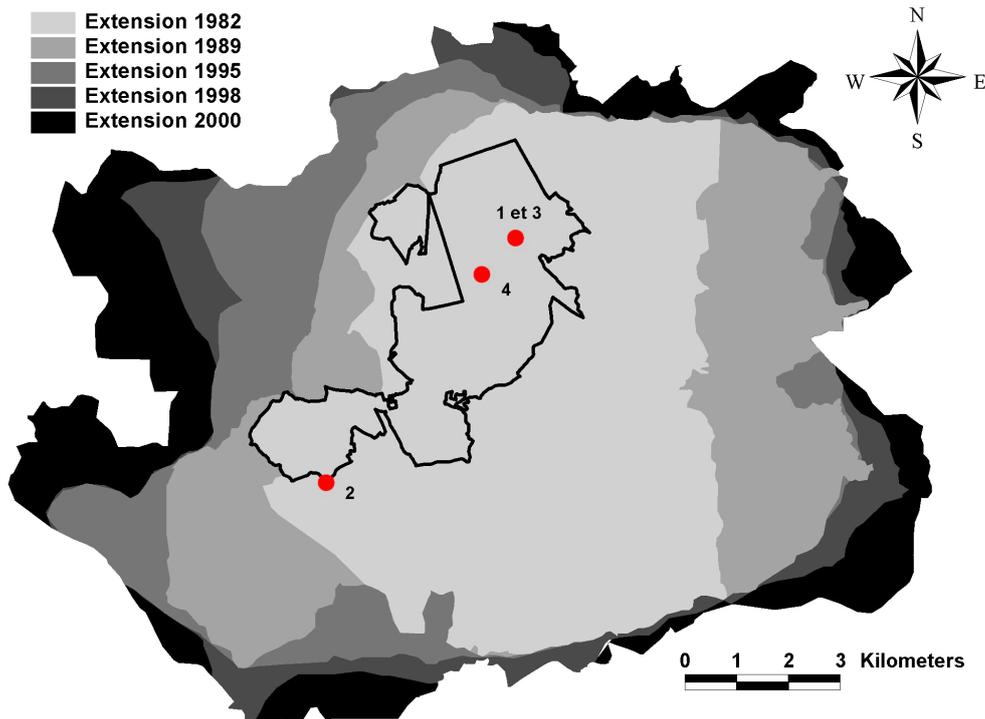


FIG. 3.15 – Évolution de l'aire d'extension de la population de mouflons depuis 1982. Les limites de la RNCFS sont reportées au centre de la figure. Les trois points correspondent aux localisations des lâchers de mouflons introduits. Pour connaître la composition des lâchers (1 : le 12.03.1956, 2 : le 15.02.1959, 3 : le 02.03.1960 et 4 : le 23.10.1960) voir Tab. 7.1 de l'Article 6.

d'environ 100-150 mouflons aux 100 hectares³⁹ (Fig. 3.14). Nous ne disposons pas d'informations sur la capacité limite du milieu, mais au vu de la fermeture des habitats (voir **Article 8**), la densité relative de mouflons est probablement trop forte (voir PFEFFER 1967, BOUSSÈS & RÉALE 1996) et pourrait expliquer l'augmentation croissante de l'aire d'extension de la population enregistrée depuis 1982 (Fig. 3.15). En plus de l'augmentation des plans de chasse, ceci pourrait en partie expliquer la récente diminution des indices d'abondance : localement les effectifs diminuent, ou tout au moins n'augmentent plus, suite aux déplacements des individus qui recherchent de nouvelles zones d'habitats favorables. Un consensus local existe d'ailleurs sur une probable augmentation du nombre d'individus observés à la périphérie de l'aire d'extension. Il est nécessaire de pouvoir suivre cette évolution dans la mesure où les mouflons rentrent localement en conflit avec les activités humaines (*e.g.*, production viticole) créant un climat de tension sociale (LAUDINAS 2004). Pour l'instant les zones suivies concernent uniquement le haut du massif au coeur

³⁹En 1976, une tentative de comptage exhaustif a relevé 523 mouflons dans la vallée du Vialais (MASSOL 1991), sur une surface probablement comparable.

de la population (soit 30% de l'aire d'extension de 2000). La présence d'habitats beaucoup plus accidentés en périphérie (versant sud du massif, voir Fig. 1.2, **Chapitre 1**), et plus ou moins impénétrables (forêts denses de chênes verts), limite l'utilisation des méthodes classiques⁴⁰ (*e.g.*, Indice Kilométrique VINCENT *et al.* 1991). Le développement et/ou l'utilisation de nouvelles méthodes devra donc être envisagé. La mise en place du suivi d'un indice de pression forestière, tel que l'indice de consommation (MORELLET *et al.* 2001) combiné à un suivi pédestre sur les zones ouvertes⁴¹, pourrait constituer des alternatives adaptées aux caractéristiques de ces milieux.

⁴⁰Deux tentatives d'Indice Kilométrique ont été réalisées en 2001 et 2002 pour un total de 18 km de circuit parcouru chaque années 4 fois. Au vu du nombre de mouflons contactés, 5 mouflons au total en 2001 et 10 mouflons en 2002, la méthode a été abandonnée.

⁴¹En 2001 et 2002 le suivi IPA a été étendu aux zones périphériques permettant un rendement de 12 mouflons par suivi et par itinéraire.

3.4 Effect of observer experience on the monitoring of a mouflon population (Article 4)

Abstract. Analysis of changes in population size can be severely biased when factors related to the acquisition of data, such as differences between observer experience and changes through time in the ability of individual observers to detect animals, are not controlled for. We analysed the effect of observer qualification on the number of groups and individuals observed during two census days of a mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. population. The difference between professional wildlife biologists and volunteers was strong during the census day one (87 groups and 410 mouflons *vs.* 55 and 249 by experienced observers and volunteers, respectively) but decreased significantly on the second day for the number of animals detected (390 *vs.* 292 mouflons by experienced observers and volunteers, respectively). Our result indicates that additional training will enhance reliability of data obtained from volunteers. Given the effect of observer qualification on performance during the census, we recommend to use observers of similar and adequate qualification in population counts.

Garel Mathieu, Cugnasse Jean-Marc, Gaillard Jean-Michel, Loison Anne, Santosa Yanto & Maublanc Marie-Line. Effect of observer experience on the monitoring of a mouflon population. *Acta Theriologica* 50, 109-114.

3.4.1 Introduction

Monitoring change in population size is essential for studying population dynamics and effective wildlife management (LANCIA *et al.* 1994, BUCKLAND *et al.* 2000, WILLIAMS *et al.* 2002). However, population census still remains a difficult task for wildlife biologists and managers (WILSON *et al.* 1996, SCHWARZ & SEBER 1999, POLLOCK *et al.* 2002), despite a long history of refinements in the design and development of census methods (see BUCKLAND *et al.* 2000, POLLOCK *et al.* 2002 for reviews). As alternatives to census approaches, indices of abundance such as standardized counts have been developed (EBERHARDT & SIMMONS 1987, LINK & SAUER 1997, WILLIAMS *et al.* 2002).

Ideally population indices need to track variation in population size and remain proportional to it (LANCIA *et al.* 1994, POLLOCK *et al.* 2002, WILLIAMS *et al.* 2002). Analysis of trend counts can be severely biased if data contain sources of variation other than changes in the size of the population. Potential sources of variation include weather, habitat, time of day, or differences between observers in their ability to detect animals. These effects are seldom taken into account (BOURLIÈRE 1969, FAFARMAN & WHITE 1979, SANTOSA *et al.* 1990, JAMES *et al.* 1996, FREILICH & LARUE 1998). For example, differences between observers in their ability to detect animals are generally overlooked although several studies have shown that experience and motivation may affect census results (*e.g.*, CAUGHLEY & CAUGHLEY 1974, LERESCHE & RAUSCH 1974, DELORME 1989, RUBIN *et al.* 1998).

Changes in abundance of the wild population of mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. (CUGNASSE 1994) of the Caroux-Espinouse (South of France) were monitored since 1989 using an index of abundance based on animal counts. We compared the effect of observer experience on the number of groups and individuals observed. We tested the ability of volunteers to detect mouflon during two consecutive census days and their performance to that of a group of professional wildlife biologists with prior experience observing mouflons.

3.4.2 Study area

Our study site is situated on the south-eastern border of the Massif Central, in southern France. The population of mouflons inhabits the Caroux-Espinouse massif (43° 40'N, 3° 0'N) covering 17 000 ha. Elevation ranges from 300 to 1124 meters. Climatic conditions are variable, consisting of a mixture of oceanic, mediterranean and mountain influences, with generally hot dry summers (GAREL *et al.* 2004), wet autumns and fairly cold winters (THIEBAUT 1971). Vegetation cover occurs in a mosaic pattern, with open habitats (heather and broom-land) and woods (*Pinus* sp., *Picea* sp., *Fagus sylvatica*, *Castanea sativa*, *Quercus ilex*) in a N/S irregular gradient.

The population was monitored by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage since 1974. Except in two protected areas (1821 ha) located in the central part of the massif, hunting (by stalking and beating) occurred from September to February. Further information about the study area was given by AUVRAY (1983) and BAUDIÈRE (1970).

3.4.3 Material and Methods

3.4.3.1 Observer categories

We recognized 2 observer categories, according to their experience with mouflon census : volunteers (group A) and professional wildlife biologists (group B). The first category consisted of students interested in wildlife management but without any experience of counting mouflons. The second category was composed of individuals very experienced in mouflon counts, and was considered the control category. We assumed that the level of motivation among participants was similar.

3.4.3.2 Data collection

On May 23 and 24 1989, 6 observers belonging to group A and 6 to group B were assigned to the following sampling design. Twelve transects were chosen across the entire massif in open habitat, and were surveyed each day during the period of maximal activity of mouflon (SANTOSA 1990, BON *et al.* 1991) : 6 were surveyed within 2 hours after sunrise, while the other 6 were surveyed during the 2 hours before sunset. Between 3 and

4 observation points were distributed along each transect. Each transect were surveyed by 2 observers (one of each group). From the 40 observation points (sampling units) observers simultaneously surveyed the panorama for 15-30 minutes with binoculars (10 × 42 mm) and noted the number of groups and the number of mouflons observed. Any visual and oral communication was prohibited. Failure to this requirement led to discard the transect sampled from the analysis. Observers of different experience were paired randomly for each survey. In addition, the following rules contributed to insure the independence between observers : (1) observers only faced the area to scan, (2) the observation time was short compared to the potential number of observations to perform so that no time was left for any exchange between observers, (3) observers did not know the results before the end of two day-sampling. We are thus confident that volunteers were not influenced by the behaviour of experienced observers.

3.4.3.3 Data analysis

The experimental sampling generated a non-independent sample set and count variables are usually distributed either as a Poisson or negative binomial distribution (RAMAKRISHNAN & MEETER 1993, WHITE & BENNETTS 1996). So, we used non-parametric Wilcoxon paired-tests to analyze absolute differences between observer categories on the 40 sampling points (HOLLANDER & WOLFE 1973). Further, we used Wilcoxon signed-rank paired tests to test the possibility of learning by group A between the first day and the second day. Using the Wilcoxon signed-rank paired test procedure, we tested the null hypothesis that the distribution of $|X - Y|$ is symmetric around zero. X corresponds to the absolute differences recorded on sampling points between A and B on the first day and Y the absolute differences recorded on the second day. The alternative hypothesis is that the difference $|X - Y|$ is greater than 0 (one-tailed test), ie there is a learning process of group A between the 2 days of observations. To summarize the distributions of X and Y , we computed their median (ME) and median absolute deviation (MAD). MAD corresponds to the median ($|Y_i - \tilde{Y}|$) where \tilde{Y} is the median of the data and $|Y_i|$ is the absolute value of Y (VENABLES & RIPLEY 2002). All analyses were performed on both the number of groups and the number of individuals recorded using software R 1.8.0 (IHAKA & GENTLEMAN 1996).

3.4.4 Results

We found a significant difference between observer categories on the first day for individuals observed (410 *vs.* 249 mouflons observed by experienced observers and volunteers, respectively, Wilcoxon paired test : $Z = -3.54$, $P < 0.001$) as well as for groups observed (87 *vs.* 55 groups, $Z = -3.61$, $P < 0.001$). The differences were less marked on the second day but still occurred (390 *vs.* 292 for individuals, $Z = -2.84$, $P = 0.005$; 80 *vs.* 59 for groups, $Z = -2.63$, $P = 0.009$). In most cases group B recorded more animals or groups

than group A (Fig. 3.16).

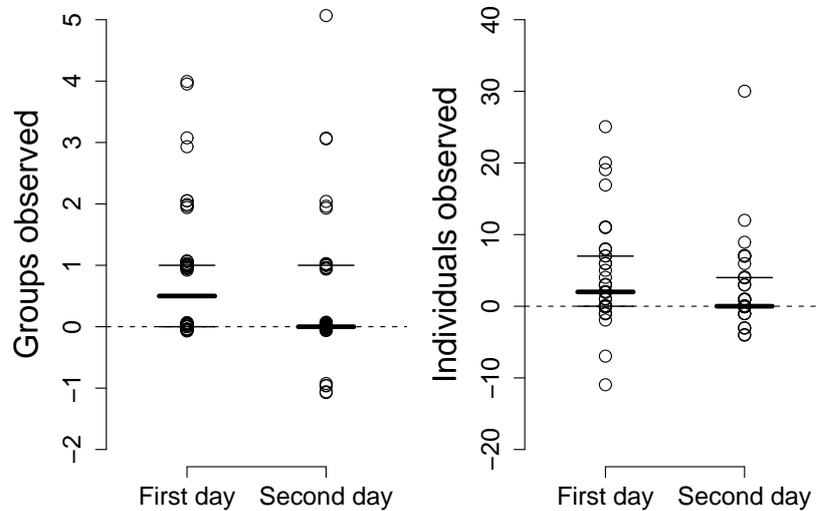


FIG. 3.16 – Comparisons of the range of differences in counts (number of groups and number of mouflons, respectively) between volunteers (group A) and professional wildlife biologists (group B). The vectors of differences were computed each day as the counts of group B recorded on 40 sampling points minus counts of group A. The lines corresponds to - from left - 1st quartile, median (bold line), 3rd quartile; circles correspond to data. The second day, both for groups and individual data, median value is equal to 1st quartile, ie 0.

The range of the differences between observer categories in the number of individuals recorded (Fig. 3.16) was greater on the first day (ME = 2.00, MAD = 3.71) than on the second day of observations (ME = 0, MAD = 1.48). The differences between the 2 days of observations were less marked for the number of groups observed (ME = 0.50, MAD = 0.74 for the first day and ME = 0, MAD = 0.74 for the second day, Fig. 3.16). Thus, differences between the 2 days (learning process) were statistically significant only for the number of individuals (Wilcoxon signed-rank paired test : $Z = -1.66$, $P = 0.05$ for individuals; $Z = -1.06$, $P = 0.15$ for groups).

3.4.5 Discussion

As expected, the experienced observers were more proficient than inexperienced observers regardless of variables or day of observation. These results indicated that observer experience is an important component of variation in detection of ungulates, as previously reported in roe deer *Capreolus capreolus* (DELORME 1989) and moose *Alces alces* (LERESCHE & RAUSCH 1974). We believe that groups with few animals were more difficult to detect for inexperienced observers than for experienced ones. This may explain why the increase of performance of group A was greater for the number of animals observed

than for groups and suggests that census should take place in spring after the birth period when large groups occur in open areas (AUVRAY 1983, BON *et al.* 1990, DUBOIS *et al.* 1992). The ability of volunteers to improve their observation skill was illustrated by the lessened differences between groups A and B on the second day. Observers in group A had never seen mouflons before and were not used to look for this species within a broad and rugged panorama, yet they were able to increase their number of observations markedly with only a single day of experience.

Our work highlights problems associated with using inexperienced people to collect data and demonstrates the effect of observer qualification on performance during the census of a mouflon population. In analyses of population trends, incorporating additive observer effects may decrease precision (JAMES *et al.* 1996). So, we recommend the use of observers of similar and adequate qualification in population counts.

The practice of wildlife management depends upon long-term databases, but collecting such data can be difficult, expensive and labour intensive (BILDSTEIN 1998, WILLIAMS *et al.* 2002). For example, census methods often require to employ numerous observers (SCHWARZ & SEBER 1999). Therefore, many monitoring programs are undertaken with the assistance of volunteers interested in wildlife studies (BILDSTEIN 1998, BLEICH 1998, FREILICH & LARUE 1998, RUBIN *et al.* 1998, WHITAKER 2003). Our results indicated that training can be valuable for inexperienced observers and thus enhance reliability of data recorded. With current declines in budgets allocated to wildlife programs, the involvement of volunteers in data collection is often required and likely to increase in the future (BLEICH 1998, WHITAKER 2003). Managers could take advantage of this apparent “willingness and ability to learn” when providing orientations for volunteers, but need to evaluate the abilities of volunteers before assuming data are accurate. Indeed, while the volunteers did get better on day 2, they were still poorer observers than the experienced ones. Thus, when training volunteers, > 1 training sessions is likely needed to be confident of their data. More generally, prior to conducting surveys managers should always ensure that participants not familiar with the population being studied have received adequate training to detect the study species in representative habitats.

3.5 Capture de jeunes ongulés à l'aide d'un rapace : un test de faisabilité chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) (Article 5)

Cugnasse Jean-Marc & Garel Mathieu . Capture de jeunes ongulés à l'aide d'un rapace : un test de faisabilité chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.). *Mammalia*, sous presse.

3.5.1 Introduction

La capture des ongulés sauvages a suscité le développement d'une diversité de techniques adaptées aux espèces et à leur environnement (DUBRAY 1993). Certaines espèces, comme le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.), restent cependant difficiles à capturer. En effet, les captures sont trop souvent aléatoires et les animaux semblent s'adapter aux méthodes employées (CUGNASSE *et al.* 2001b). Ces conditions compliquent la planification de protocoles scientifiques (*e.g.*, capture-marquage-recapture), utile pour la mise en place d'une gestion adéquate (WILLIAMS *et al.* 2002). Il devient donc nécessaire de tester de nouvelles méthodes.

La chasse au vol a été récemment expérimentée avec succès pour la capture d'outardes houbaras *Chlamydotis undulata* (SEDDON *et al.* 1999) et de nombreux exemples de fauconnerie rapportent la capture par des faucons sacres (*Falco cherrug*) ou laniers (*Falco biarmicus*) d'animaux n'entrant pas dans leur spectre trophique, comme l'antilope saïga (*Saiga tatarica tatarica*) ou bien encore l'onagre (*Equus hemionus*) (BOYER & PLANIOL 1948). Nous avons donc choisi de tester la chasse au vol pour capturer, sans les blesser, les jeunes agneaux de mouflon.

3.5.2 Matériels et Méthodes

L'expérimentation s'est déroulée en bordure du massif du Caroux-Espinouse (Hérault) sur le plateau du Caroux (43 ° 40'N, 3 ° 0'E, alt. 1050 mètres, 374 ha). Nous avons choisi la Buse de Harris *Parabuteo unicinctus harrisi*, une espèce de la faune américaine de plus en plus utilisée pour la capture d'espèces déprédatrices (M. VASSEROT-MERLE, *comm. pers.*). Originaire des savanes et du désert de l'extrême sud des USA et du Mexique, cette buse est le seul rapace diurne à avoir développé un mode de chasse coopératif par paire, trio ou groupe (≤ 6) (FERGUSON-LEES & CHRISTIE 2001). Ce comportement devait permettre de motiver la capture de l'agneau malgré la grande différence de taille entre ces deux espèces (buse de Harris : 550-1220 g ; agneaux de mouflon : 7200-9600 g).

Nous avons utilisé trois individus coutumiers de la capture de corvidés, de laridés et de lagomorphes. Les buses ont été dressées en 2002 grâce à un chevreau domestique (*Capra hircus*). Une seule buse a attaqué à plusieurs reprises le chevreau. En 2003, un groupe composé de quatre chèvres naines (2 adultes et 2 jeunes) et d'une chèvre de taille normale leur a été présenté et deux (dont celle qui avait déjà attaqué en 2002) des trois buses ont attaqué.

Contrairement à la technique habituelle, les fauconniers n'ont pas neutralisé le bec et les griffes des buses afin de leur donner de meilleures chances lors de la première capture. Nous avons pratiqué l'approche et l'affût dans divers habitats : landes à éricacées, cultures, tourbières et jeunes boisements de pins sylvestres. Nous avons pu approcher les groupes de mouflons à la faveur d'écrans naturels (végétation, rocher, topographie) à 50-100 m, parfois moins. Nous avons pratiqué l'affût en bordure d'une culture et d'une zone brûlée, dissimulés derrière un écran végétal. Du personnel prêt à intervenir rapidement en cas de capture nous accompagnait à distance. La recherche de groupes composés de femelles suitées a été privilégiée, alors que les mâles adultes ont été ignorés du fait de leur plus grande taille. En 2002, nous avons choisi d'opérer mi-juin (11-12 juin) ; en 2003 la date fut avancée mi-avril (15-17 avril), soit 15-20 jours après les premières mises bas. Nous avons tenté les captures en matinée et/ou en soirée, selon les jours.

3.5.3 Résultats

En 2002, les conditions météorologiques étaient favorables. Seule la buse ayant attaqué durant le dressage a montré un intérêt pour le mouflon. Les deux autres ont été parfois libérées mais dans l'objectif de les stimuler du fait du comportement de chasse coopérative. Cette buse a survolé 3 groupes de mouflons, parfois de très près, jusqu'à montrer un vif intérêt pour 3 agneaux en fuite au sein d'un groupe mixte de 35 mouflons. Un chevreuil mâle (*Capreolus capreolus*) solitaire a été attaqué spontanément et pris à la tête, puis l'oiseau a lâché prise. Un autre chevreuil mâle solitaire a été poursuivi mais il n'a pu être rejoint. Seuls les animaux solitaires et en mouvement ont déclenché une réelle attaque.

En 2003, les conditions météorologiques ont été généralement favorables, avec toutefois un vent fort pour des vols en milieu ouvert le 15 avril. Comme en 2002, seules les deux buses ayant attaqué durant le dressage ont montré un intérêt pour les groupes de mouflons (et les chevreuils) qui s'est traduit par de nombreuses prises aboutissant dès le premier jour à la capture d'un agneau mâle (Tab. 3.10).

3.5.4 Discussion

Ces deux expérimentations prouvent qu'il est possible d'utiliser la chasse au vol pour la capture d'agneaux de mouflon. Même si un seul individu a été capturé, la capture est intervenue après seulement 6 tentatives ce qui en fait un résultat satisfaisant par comparaison avec les autres techniques utilisées (*e.g.*, CUGNASSE *et al.* 2001b).

3.5. Un mode de capture alternatif : la buse de Harris (Article 5)

TAB. 3.10 – Bilan des attaques de buses de Harris réalisées en 2003 sur le plateau du Caroux (Hérault, France) pour permettre la capture d'agneaux de mouflon.

Jour	Heure	Composition du groupe attaqué	Milieu fréquenté	Prise	Capture
15/04/2003	7h30	2 femelles de chevreuil	Jeune boisement de pin sylvestre	1 femelle	Non
	9h00	Groupe de 5 mouflons femelles	Escarpement rocheux recouvert d'éricacées et de genêts	1 femelle de 1 an	Non
	10h00	1 femelle de mouflon et son agneau mâle	Lande à éricacées/fougère et bosquet de pin sylvestre	1 femelle >1 an et 1 agneau mâle	Agneau mâle
16/04/2003	8h15	1 chevreuil mâle	Lande à éricacées	1 mâle	Non
		Groupe mixte de 10 mouflons	Lande à éricacées	1 mâle de 1 an	Non
17/04/2003	7h00	Groupe de 5 mouflons femelles	Lande à éricacées	1 femelle >1 an	Non
	7h10	Groupe mixte de >10 mouflons	Lande à éricacées	Non	Non
	8h35	2 femelles de chevreuil	Boisement lâche de pin sylvestre	1 femelle	Non
	9h00	2 mouflons mâles de 1 an	Lande à éricacées	Non	Non

La Buse de Harris semble donc avoir un appareil prédateur et la motivation nécessaire à la capture de jeunes mouflons. Sa maniabilité et son calme naturel en font un partenaire privilégié dans la perspective d'un développement de la technique. En revanche, le dressage doit impérativement préparer l'oiseau à effectuer une capture au sein de groupes, le mouflon étant fortement grégaire (BON *et al.* 1990), et à porter son intérêt exclusivement sur les agneaux. Aucun adulte, mouflon ou chevreuil, n'a pu être tenu. Il est d'ailleurs préférable de débiter les captures tôt dans la saison quand la prise de poids des agneaux est encore limitée et qu'ils sont suffisamment naïfs pour faciliter et motiver la capture. La neutralisation des serres peut être envisagée par précaution, même si aucune blessure dommageable n'a été relevée. Enfin, le relief faible du site et la présence de nombreux écrans végétaux, favorisant l'approche ou l'affût, se sont révélés propices à la réalisation de ce type de méthode.

Cette technique semble donc pouvoir être développée avec profit pour la recherche lorsque la présence d'un fauconnier motivé à proximité d'un site d'étude permet une pression de capture régulière. Contrairement aux cages-pièges, généralement utilisées pour capturer les mouflons (JORGENSEN *et al.* 1991), la chasse au vol présente l'avantage de permettre la capture sélective d'agneaux. Elle pourrait également être utilisée pour la

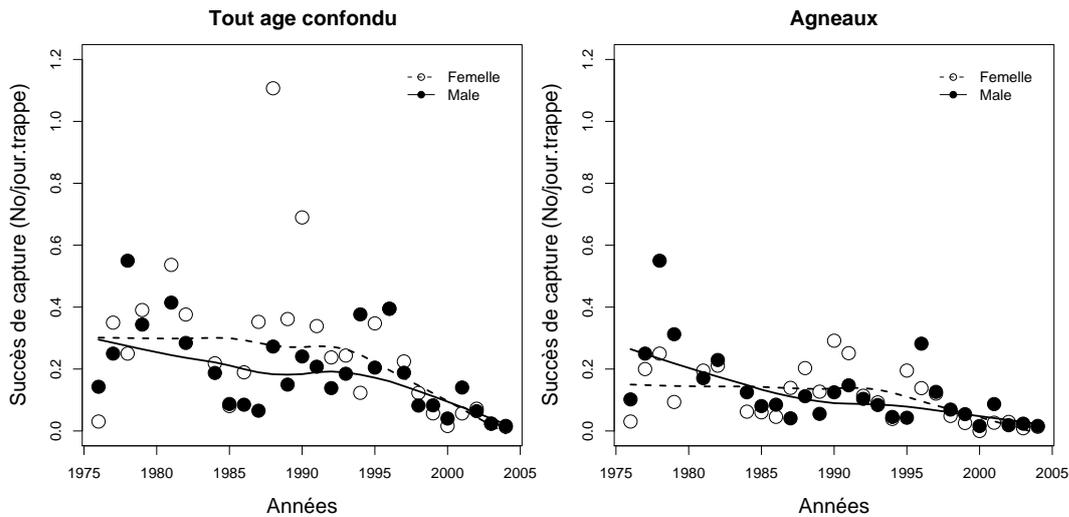


FIG. 3.17 – Évolution depuis 1976 de l’efficacité de capture à l’intérieur de la RNCFS pour le mois de juin. Les courbes de tendance sont obtenues selon une régression locale robuste (CLEVELAND 1979).

capture de faons fuyant lors des “ratissages” effectués pour les marquer (*e.g.*, GAILLARD *et al.* 1997a).

3.5.5 Addendum

3.5.5.1 Des mouflons (trop) intelligents ?

Le mouflon n’est pas un mouton, et sa capture n’est pas chose aisée. Au-delà de la méfiance naturelle de l’animal (CUGNASSE *et al.* 2001b), il existe plusieurs observations rapportant le comportement d’individus déjà capturés repoussant leurs congénères qui s’intéressent de trop près aux cages pièges (CUGNASSE 1982b). Que ce soit la conséquence de ce comportement particulier ou l’effet de tout autre facteur, l’efficacité de capture a fortement diminué (Fig. 3.17, $0.001 < P < 0.05$) depuis 1976 lorsque l’on considère le mois de juin, durant lequel la majorité des captures ont eu lieu. Si pour les mâles la décroissance semble régulière, pour les femelles c’est principalement depuis 1994 que l’efficacité a connu une réelle diminution (effet de l’épidémie de kératoconjonctivite de l’automne 1993 ?).

La pression de capture aujourd’hui nécessaire pour assurer la capture annuelle, à l’intérieur de la réserve, de 30 agneaux (15 mâles et 15 femelles) est devenue considérable : capture 7 jours sur 7 du 1^{er} mai à la mi-juillet à l’aide de 14 cages pièges dont deux sont des enclos de captures collectives. D’autres alternatives existent (Tab. 3.11), qui peuvent s’avérer plus efficaces que les cages pièges, mais demandent pour certaines un investissement humain beaucoup plus important et des conditions particulières pour la réalisation (*e.g.*, zones relativement plates pour l’utilisation de filets linéaires). La multiplication des

approches, leur combinaison et le développement de zones appétentes nous paraît être la seule solution viable à long terme. La plupart des techniques nécessitent de disposer d'une concentration de mouflons en une zone donnée (filet linéaire et filet tombant). La mise en place en collaboration avec les gestionnaires de cultures faunistiques appétentes pour le mouflon peut être un moyen d'y parvenir efficacement. L'appât utilisé pour attirer l'animal dans les cages pourrait lui même être répandu sur ces cultures. Si jusqu'à maintenant les animaux ont été appâtés avec du sel il serait d'ailleurs intéressant de tester d'autres substances/aliments, comme en Corse où les gestionnaires utilisent des essences végétales comme le lierre, le gui ou le houx pour attirer les animaux (MATTEI 2006).

TAB. 3.11 – Efficacité des différentes méthodes expérimentées pour la capture de mouflons sur le massif du Caroux-Espinouse durant la période 1976-2004 (adaptation et mise à jour de CUGNASSE *et al.* 2001b).

Techniques	Nbre de mouflon capturé	Pression de capture	Efficacité
Lacet à patte	8	218 (jour.lacet)	0.04
Cage-piège	2073	16800 (jour.trape)	0.12
Filet linéaire	12	6 (session)	2
Filet tombant	6	6 (session)	1
Piège à mâchoire	10	158 (jour.piège)	0.06
Buse de Harris	1	8 (session)	0.13

3.5.5.2 Au-delà des problèmes de capture, les problèmes de marquage

Capter un animal est déjà difficile, il est alors d'autant plus important d'apporter un soin particulier à la pérennité des marques dont il sera équipé (DUBRAY 1993). Ce problème est bien présent dans le massif du Caroux-Espinouse sans pour autant constituer une exception (*e.g.*, DUBRAY 1993, LOISON *et al.* 2006). Trois types de collier et de marques différents ont été utilisés dans cette population (voir Fig. 1.3, **Chapitre 1**), sans qu'aucune combinaison de ces dispositifs n'ait apporté de satisfaction totale.

Au-delà des pertes de collier (**addendum de l'Article 3**), la proportion d'animaux qui n'est pas identifié à l'observation à cause d'un marquage défaillant (perte des marques, décoloration) était de 37% ($n = 161$) à l'automne 2003. Certains types de colliers posent plus de problèmes que d'autres. Les deux principaux types de marques utilisées (plaque gravoglass et bande de bâche, voir Fig. 1.3, **Chapitre 1**) présentent des probabilités de réobservations qui évoluent d'ailleurs très différemment avec le temps (Fig. 3.18). Nous nous sommes basés pour cette analyse sur l'identification de l'état des colliers retrouvés sur le terrain (observable ou non) et sur le temps séparant la pose du collier de la découverte. L'utilisation de bandes semble donc une meilleure alternative (voir aussi CUGNASSE *et al.* 2001b). Il faudra cependant régler les problèmes rencontrés récemment liés à l'utilisation de bandes trop souples qui s'enroulent et deviennent inobservables ; et imposer la présence

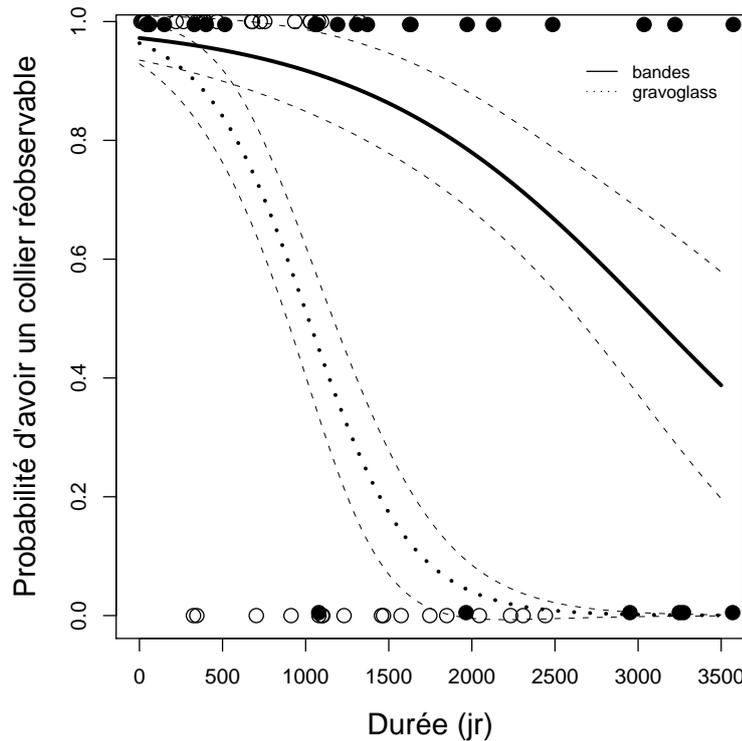


FIG. 3.18 – Probabilité de réobservation de colliers équipés de marques gravoglass ou de bandes en toile de bâche en fonction du temps (modèle logistique, voir Fig. 1.3bc, **Chapitre 1**).

des codes couleurs/symboles des deux cotés de la bande. Il devrait ainsi y avoir une vraie réflexion (*e.g.*, BON & CUGNASSE 1992) et une stimulation des échanges (DUBRAY 1993) dans la conception des colliers : sur les émetteurs posés en 2003, 17% ($n = 41$) ont été perdus dès les premiers mois, alors qu’après une modification simple du système utilisé (allégement) 9% ($n = 35$) sont tombés l’année suivante.

Comme pour l’estimation de l’effectif (**addendum de l’Article 3**), aussi bien la perte que l’indétermination du marquage présent sur l’animal est un problème lors de l’analyse des données CMR. Les estimations de survie sont alors biaisées dans la mesure où l’une des principales hypothèses d’analyse n’est plus respectée : “*les animaux ne perdent par leurs marques durant la période suivie*” (POLLOCK *et al.* 1990). Tout cela introduit des problèmes d’hétérogénéité de capture (*e.g.*, *trap-dependance*) et une diminution artificielle de la probabilité de recapture, qu’il est difficile de différencier de phénomène biologique (*e.g.*, différence survie adulte/juvénile, sénescence). Une fois encore, le développement de modèles particuliers, bien plus complexes, pourrait permettre de composer avec ce type de biais. Un certain nombre d’informations comme la proportion d’animaux recapturés sans collier mais pour qui l’on dispose d’un autre moyen de reconnaissance (puce ou boucle auriculaire), la probabilité de réobservation des différents types de colliers, les suivis télémétriques, ..., pourraient par exemple être utilisées dans des modèles mixtes

3.5. *Un mode de capture alternatif : la buse de Harris (Article 5)*

(LEBRETON *et al.* 1999) intégrant un état incertain (PRADEL 2005).



Une buse de Harris. (Photo : Anne-Laure Petit)

III

Chasse et Environnement : leurs Conséquences sur les Traits d'Histoire de Vie des Populations d'Ongulés

Chapitre 4

Du plus petit des *Ovis* sauvages au plus grand des cervidés

Contents

4.1 Historique et systématique chez l'élan	108
4.2 Biologie et écologie comparées du mouflon et de l'élan . . .	109
4.2.1 Caractéristiques morphologiques	109
4.2.2 Reproduction	109
4.2.3 Niche écologique et régime alimentaire	113
4.2.4 Saisonnalité environnementale	115
4.3 La chasse comme principal outil de suivi des populations d'élans	117

4.1 Historique et systématique chez l'élan

L'élan était très abondant pendant la dernière ère glaciaire et s'est probablement développé il y a 100 000 à 300 000 ans en Eurasie d'où il s'est répandu ensuite pour coloniser le continent Nord-Américain, par le détroit de Behring (BUBENIK 1986). Suite à la fragmentation de son habitat et aux pressions de chasse, cette espèce s'est principalement retrouvée confinée aux latitudes nordiques, en Scandinavie, aux pays Baltes, en Biélorussie, à l'ouest et au Nord de la Russie et dans une partie de la Pologne (CURRY-LINDAHL 1961, MARKGREN 1974, PULLIAINEN 1974). Pourtant à une échelle historique, l'aire biogéographique de l'élan était beaucoup plus étendue vers le Sud, jusqu'en limite du Caucase⁴² (BUBENIK 1986). D'autre part des écrits attestent de sa présence en France, en Suisse, et dans les Flandres jusqu'au 10^{ème} siècle (BUBENIK 1986). Depuis la seconde guerre mondiale et suite au changement des modes de gestion de l'espèce (*e.g.*, CURRY-LINDAHL 1961, MARKGREN 1974), il semble que les populations d'élans se déploient à nouveau, notamment vers la Sibérie (Est de la Léna), ainsi que vers le Sud-Ouest de l'Europe, en Allemagne, Autriche et République Tchèque (PULLIAINEN 1974). En Norvège, le statut de l'élan a lui aussi connu de profonds changements durant les 50 dernières années (CURRY-LINDAHL 1961, MARKGREN 1974, LAVSUND *et al.* 2003, SOLBERG & HEIM 2002). L'espèce qui était encore rare au début des années 1960 est devenue une espèce dominante largement distribuée à travers les zones boisées du pays. La Norvège possède ainsi l'une des populations les plus productives au monde (SOLBERG & HEIM 2002, LAVSUND *et al.* 2003), dont plus de 37 000 individus sont chassés chaque année (contre 6 000 dans les années 70).

Pour la classification du genre *Alces* une seule espèce est reconnue, subdivisée en 7 sous-espèces (BUBENIK 1986) :

- Quatre sous-espèces sont Nord-américaines⁴³ : *Alces alces gigas* qui compte les plus lourds représentants de l'espèce, *Alces alces shirasi* ; *Alces alces andersoni* et *Alces alces americana* ;
- Deux sous-espèces sont asiatiques : *Alces alces cameloïdes* le plus léger et *Alces alces pfizenmayeri* ;
- Enfin, la sous-espèce qui va nous intéresser au cours de ce mémoire (Tab. 4.1) et qui est exclusivement européenne : *Alces alces alces*.

⁴²L'utilisation privilégiée par l'élan des zones humides, favorable à la conservation des squelettes, a permis de livrer de nombreux restes (*e.g.*, France, Suisse et Belgique) et parfois des squelettes entiers comme ceux retrouvés dans les gouffres du Jura.

⁴³*Original* est le nom vernaculaire utilisé pour faire référence à ces sous-espèces, alors que l'on utilise le nom d'*élan* pour la sous-espèce européenne.

4.2 Biologie et écologie comparées du mouflon et de l'élan

4.2.1 Caractéristiques morphologiques

Les élan comptent parmi leurs représentants (notamment *Alces alces gigas*) les plus grands cervidés encore vivants actuellement. Alors que l'élan en Norvège se positionne comme un élan de taille intermédiaire (ANDERSEN & SÆTHER 1996), le mouflon de Corse est quant à lui le plus petit des *Ovis* sauvages (PFEFFER 1967, GEIST 1971) et rentre dans la classe moyenne des ongulés français (BON *et al.* 1991). Les deux espèces sont morphologiquement très différentes et présentent un dimorphisme sexuel marqué, aussi bien en terme de taille que d'ornement (Tab. 4.1, Fig. 4.1). A titre d'exemple, le poids maximal d'un mouflon adulte peut atteindre 60 kg pour les mâles et 40 kg pour les femelles (CORTI *et al.* 1994, GAREL *et al.*, données non publiées), soit à peine 7-9% des valeurs extrêmes reportées chez l'élan (700 kg pour les mâles et 600 kg pour les femelles ANDERSEN & SÆTHER 1996).

Contrairement au mouflon, l'élan est un cervidé, tout comme le chevreuil ou le cerf (*Cervus elaphus*), et possède donc des bois caducs⁴⁴ (Tab. 4.1). Ces bois tombent de décembre à mars et repoussent au printemps. Ils peuvent être de type "palmure" par fusion des andouillers, qui forment ainsi une large palette, ou alors comparables à ceux des cerfs. Seules les extrémités forment des dentelures (cors). L'envergure peut atteindre 1.80 m pour une paire de bois pesant de 15 à 20 kg. Comme pour la plupart des cervidés seuls les mâles ont des bois.

4.2.2 Reproduction

Chez l'élan deux types de tactiques de reproduction ont été décrites : (i) un mâle défendant une place de reproduction où il attire les femelles qui forment alors un harem, (ii) ou alors une tactique de type "tending" (*sensu* HOGG 1984). Au cours de cette dernière, un mâle dominant se déplace à la recherche d'une femelle réceptive qu'il suit jusqu'au moment de l'œstrus et dont il défend l'accès jusqu'à l'accouplement (BUBENIK 1998, LAURIAN *et al.* 2000, MYSTERUD *et al.* 2005). Après celui-ci, il part à la recherche d'une nouvelle partenaire. Cette deuxième alternative semble prédominer lorsque l'animal évolue en milieu forestier (BUBENIK 1998, LAURIAN *et al.* 2000, MYSTERUD *et al.* 2005). Dans le premier cas, l'élan peut être considéré comme une espèce strictement polygyne (Tab. 4.1) : un mâle dominant s'accouple avec plusieurs femelles. Dans le second cas, on parlera plutôt de polygynie séquentielle (BUBENIK 1998).

Pour le mouflon, même si quelques observations comportementales rapportent le cas de mâles régulièrement présents durant la période de reproduction sur des zones bien

⁴⁴Contrairement aux cornes, la formation des bois est due à l'activité sécrétoire de la face interne de la peau et non de la couche externe et cornée.

TAB. 4.1 – Comparaisons de la biologie et de l'écologie du mouflon méditerranéen et de l'élan en Norvège, et comparaisons des populations étudiées.

	Mouflon méditerranéen		Élan	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
Origine historique	Eurasie		Asie centrale	
Statut de l'espèce	Chassée		Chassée	
Répartition géographique actuelle (valeurs extrêmes)	Populations acclimatées à travers le monde sur tous les continents (excepté l'Afrique). En Europe, latitude : 33 ° N–60 ° N, longitude : 5 ° W–33 ° E		Europe uniquement, latitude : 48.5 ° N–71.9 ° N, longitude : 4.7 ° E–44.0 ° E	
Position systématique	Mammifère, Artiodactyle, Bovidé		Mammifère, Artiodactyle, Cervidé	
Désignation	<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp.		<i>Alces alces</i>	
<i>Caractéristiques morphologiques</i>				
Poids éviscéré (kg)	37	23	241	184
Longueur (cm)	131	117	300	250
Hauteur (cm)	77	70	200	180
% avec cornes ou bois	100	0-75	100	0
<i>Reproduction</i>				
Système d'appariement	Promiscuité		Polygynie	
Période d'accouplement	mi-octobre à fin décembre		fin septembre à mi-octobre	
Durée de gestation	-	148–159 jours	-	240–245 jours
Période de mise bas	-	fin mars à fin mai	-	fin mai à début juin
Primiparité	-	1 an $\frac{1}{2}$	-	1 an $\frac{1}{2}$
Taille de la portée	-	1 (gémellité de 0-34%)	-	1 à 2 (rarement 3)
Durée de l'oestrus	-	1–3 jr	-	2 jr <
<i>Niche écologique et caractéristiques alimentaires</i>				
Habitat	Vastes espaces ouverts recouverts d'une végétation herbacée et entrecoupés d'escarpements rocheux		Zones forestières humides ou mésophiles	
Type de ruminant	Paisseur		Cueilleur	

Suite page suivante ...

	Mouflon		Élan	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
	<i>Comparaisons des populations étudiées</i>			
Désignation	Massif du Caroux-Espinouse (Fig. 1.2, Chapitre 1)		14 municipalités regroupées en 6 régions (Fig. 7.3, Article 7)	
Coordonnées géographiques	43 ° 37'47"N, 2 ° 57'6"E		59.0 ° N-68.6 ° N	
Altitude	150-1124 m		94-895 m	
Influences climatiques	Méditerranéenne et océanique de montagne		Boréale, arctique et de haute montagne	
Saisonnalité (Fig. 4.4)	Modérée		Marquée-Très marquée	
Type de suivi	Longitudinal (CMR) et transversal (chasse)		transversal (chasse)	
Période d'étude	1974-2005		1991-2003	
Mode de chasse	Approche		Battue	
Période de chasse	1 ^{er} septembre-28 février		25 septembre-31 octobre (règle générale)	
Données récoltées à la chasse	Poids éviscéré, taille, étendue du masque facial et mensurations du trophée		Poids éviscéré et observations des chasseurs (indices cynégétiques de densité et de sex-ratio adulte)	

Fin



FIG. 4.1 – Photographies de femelles et de leur jeune (a et c) et de mâles adultes (b et d) chez le mouflon et l'élan. (Photos de la gauche vers la droite et du haut vers le bas : Simon-Pierre Babski, Emmanuel Sailler, Herr Douglas, Earl Taber)

définies (PFEFFER 1967), il n'y a pas d'évidence réelle que la défense d'un harem soit une tactique de reproduction employée. Il semble plutôt que diverses tactiques d'acquisition des femelles coexistent (voir *e.g.*, HOGG 1984 chez le mouflon des Rocheuses) en fonction de leur comportement et de leur utilisation de l'espace (EMLEN & ORING 1977). De manière général, le "tending" serait la tactique chez les ovins sauvages qui assurent aux mâles dominants le meilleur succès reproducteur (GEIST 1971, HOGG 1984). Dans ces conditions, la polygynie est naturellement moins marquée que chez l'élan et le système d'accouplement est alors décrit sous le terme de "promiscuité" (Tab. 4.1, BON *et al.* 1992, 1995).

Chez l'élan, la durée de gestation est plus longue que chez le mouflon, pour des raisons allométriques, et la période de rut plus courte, probablement à cause de la saisonnalité plus marquée (Tab. 4.1). Les naissances sont donc moins synchronisées chez ce dernier, et dans une certaine mesure plus précoces. Il existe d'ailleurs d'importantes variations entre populations de mouflons dans la date des naissances (BON *et al.* 1991) : de début mars, par exemple, dans le Vercors Drômois (**Article 6**) à la seconde semaine de mai pour la population de mouflons corses d'Asco (DUBRAY 1988). Les causes de ces variations n'ont cependant encore fait l'objet d'aucune étude. Les caractéristiques reproductives de ces espèces, notamment un âge de reproduction précoce pour les femelles d'élan (Tab. 4.1)

par rapport aux ongulés de sa taille (GAILLARD 2006), et une forte proportion de femelles reproductrices (>80%, CUGNASSE *et al.* 1985, SOLBERG *et al.* 2002), leur assure une productivité importante en partie à l'origine de leur réussite comme espèce gibier. L'élan est d'ailleurs considéré d'un point de vue démographique comme une version "grand format" du chevreuil (GAILLARD 2006). Le lecteur trouvera dans **l'Article 6** un descriptif beaucoup plus complet sur le patron de reproduction du mouflon et notamment un travail sur les facteurs biologiques et environnementaux susceptibles de le structurer.

4.2.3 Niche écologique et régime alimentaire

De manière générale, les différentes espèces de mouflons manifestent une nette préférence pour les vastes espaces ouverts, entrecoupés d'escarpements rocheux et au sol dur et sec dominés par une végétation herbacée (PFEFFER 1967, GEIST 1971, SHANNON *et al.* 1975, SCHALLER 1977, RISENHOVER & BAILEY 1985, RISENHOVER *et al.* 1988, WAKELYN 1987, BON 1991, CRANSAC & HEWISON 1997, MCKINNEY *et al.* 2003). Les moufloniformes sont indifférents à l'altitude et on les rencontre ainsi aussi bien sous le niveau de la mer qu'au-delà de 5500 m (PFEFFER 1967, BON 1991), tant qu'ils peuvent trouver des conditions favorables et notamment un manteau neigeux ni trop important ni trop persistant. En effet, contrairement au chamois (*Rupicapra rupicapra*), les mouflons ne possèdent pas de membrane interdigitale qui facilite la locomotion sur une neige épaisse et ne seraient pas capables au-delà d'une certaine épaisseur (> 20 cm) de gratter celle-ci pour accéder au couvert végétal (PFEFFER 1967, HEROLDOVA 1988a, NAHLIK 2001). Les animaux doivent donc pouvoir bénéficier dans leur environnement de zone d'hivernage où la végétation demeure accessible (*e.g.*, crêtes balayées par les vents, versants Sud, fond de vallée) et/ou d'alternatives alimentaires comme la présence d'espèces arbustives (PFEFFER & SETTIMO 1974, AUVRAY 1983, GONZALES 1984, RIGAUD 1985, BON *et al.* 1991). Le mouflon est considéré moins rupicole que les autres ongulés de montagne, notamment ceux de la sous-famille des *Caprinae* comme le bouquetin (*Capra ibex*) ou d'autres *Ovis* comme le mouflon des Rocheuses. Il n'en reste pas moins un utilisateur habile des pentes et escarpements rocheux qui lui servent de refuge face aux prédateurs et aux dérangements anthropiques (PFEFFER 1967, MARTINETTO *et al.* 1998, MARTINETTO & CUGNASSE 2001). Si la forêt peut aussi jouer le rôle de zone refuge ainsi que celui d'abri contre la chaleur (AUVRAY 1983, CRANSAC & HEWISON 1997, CRANSAC *et al.* 1998, MARTINETTO *et al.* 1998), les mouflons préfèrent malgré tout des espaces ouverts compatibles avec leur stratégie anti-prédatrice basée sur une acuité visuelle extrêmement développée⁴⁵, une morphologie de coureur (PFEFFER 1967), une activité essentiellement diurne (AUVRAY 1983) et un comportement fortement grégaire (BON *et al.* 1990, LE PENDU *et al.* 1995, CIUCCI *et al.* 1998, LE PENDU *et al.* 2000).

⁴⁵Un proverbe corse dit : "Le cheveu que perd le chasseur est entendu par le cerf, senti par le sanglier et vu par le mouflon". De nombreuses observations montrent en effet que l'animal est capable de détecter un observateur à plus d'un kilomètre alors que celui-ci l'observe à la lunette...

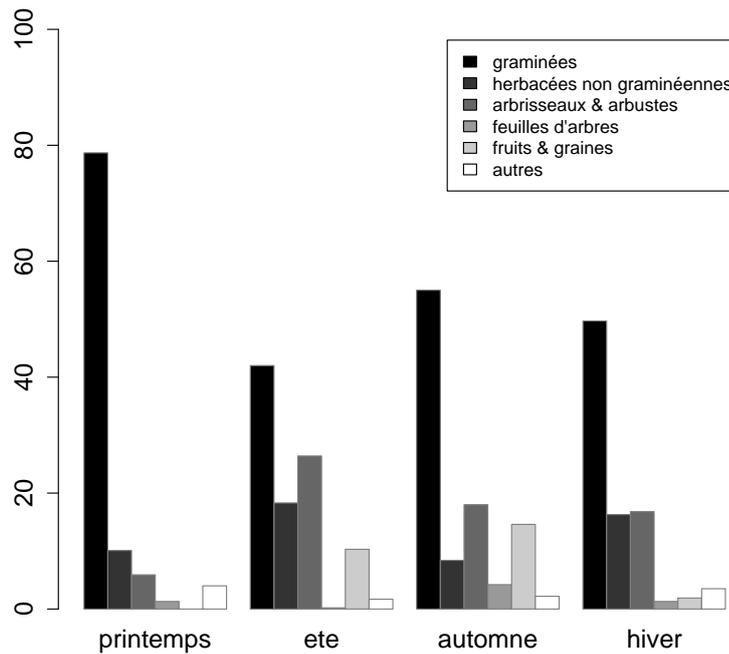


FIG. 4.2 – Variations saisonnières du régime alimentaire des mouflons de la population du Caroux-Espinouse déterminées par analyse des panses ($n = 125$) prélevées sur les animaux tués à la chasse ou lors de tirs scientifiques, période 1973-1977 (adapté de FALIU *et al.* 1990).

L'utilisation d'espace ouvert n'est pas étonnante pour un herbivore dont le fond d'alimentation est principalement constitué de graminées et d'herbacées (Fig. 4.2), au moins lorsqu'elles sont disponibles et accessibles (CUGNASSE *et al.* 2001a). Le mouflon est ainsi un paisseur ("grazer" *sensu* HOFMANN 1989). Il est cependant capable d'utiliser, en conditions sous-optimales, des ressources alimentaires très variées englobant plus d'une centaine d'espèces appartenant à tout le règne végétal⁴⁶ (RODRIGUEZ PINERO *et al.* 1987, HEROLDOVA 1988b, RODRIGUEZ *et al.* 1988, HEROLDOVA 1990, HOMOLKA 1991, HEROLDOVA 1996, CRANSAC *et al.* 1997b). Ce spectre alimentaire très étendu est d'ailleurs à l'origine de sa réputation d'animal éclectique.

L'élan occupe en Norvège la zone boréale, sauf dans le sud du pays qui comprend aussi la zone de végétation némorale (MOEN 1999). Les régions du Nord sont caractérisées par de larges vallées dominées par les pins *Pinus sylvestris* et les sapins *Picea abies*. A mesure que l'on prend de l'altitude (région de l'Oppland, voir Fig. 7.3, **Article 7**) ou que l'on se dirige vers le Nord (Troms), le bouleau devient l'espèce dominante, avec la présence d'espèces mésophiles comme le tremble et le saule. Au-delà de la zone forestière (500 m d'altitude dans la région Troms – 1000 m dans l'Oppland) l'habitat est dominé par des landes alpines (*e.g.*, *Lactuca alpina*, *Chamaenerion angustifolium*). Dans le sud, les habitats forestiers s'étendent jusqu'aux zones sommitales des reliefs. Les régions se

⁴⁶Une étude récente (CHAPUIS *et al.* 2001) a mis en évidence dans la population de mouflons de l'archipel des Kerguelen que les algues constituent une part importante du bol alimentaire des mouflons.

caractérisent alors par des zones vallonnées (Hedmark) ou au relief accidenté (Vestfold) dominé par le sapin, le pin et le bouleau à l'intérieur des terres. A mesure que l'on se rapproche des côtes, la forêt devient mixte avec la présence du chêne (*Quercus robur*) et du hêtre (*Fagus sylvatica*).

L'élan fréquente les forêts boréales, les zones humides et mésophiles pour lesquelles sa morphologie est particulièrement adaptée (MARKGREN 1974, SÆTHER & ANDERSEN 1990, SÆTHER & HEIM 1993, NELIN 1995). En effet, en dépit de sa masse (Tab. 4.1), il offre une charge au cm² assez limitée de l'ordre de 420 à 440 g grâce à la conformation particulière de sa patte⁴⁷ ce qui lui permet d'évoluer facilement sur des sols meubles (FRANZMANN & SCHWARTZ 1998). Contrairement au mouflon et à l'instar du chevreuil, c'est un cueilleur ("browser" *sensu* HOFMANN 1989) spécialisé dans la consommation de branches, de rameaux et d'écorces prélevés sur les espèces pionnières (sorbier des oiseaux *Sorbus aucuparia* et genévrier commun *Juniperus communis*), notamment des zones humides (bouleau *Betula* spp., saules *Salix* spp., aulne *Alnus incana* et tremble *Populus tremula*; ANDERSEN & SÆTHER 1996, PALO & WALLIN 1996, SÆTHER & ANDERSEN 1990, SHIPLEY *et al.* 1998, EDENIUS *et al.* 2002). Les essences résineuses (Pin sylvestre *Pinus sylvestris* et sapin *Picea abies*) et la myrtille (*Vaccinium myrtillus*) peuvent aussi représenter une part importante de son régime alimentaire (PALO & WALLIN 1996, SHIPLEY *et al.* 1998). La composition de celui-ci varie en effet fortement en fonction des habitats (*e.g.*, en Norvège, SÆTHER & ANDERSEN 1990), et donc de la disponibilité végétale. L'animal sélectionne préférentiellement lorsqu'il a le choix les espèces avec peu de tiges, mais qui sont larges, telles que le sorbier, le saule ou le tremble (SHIPLEY *et al.* 1998). Même s'il peut consommer des plantes herbacées (mono et dicotylédones, *e.g.*, épilobe *Epilobium angustifolium*), l'alimentation de l'élan reste principalement ligneuse représentant de 50% en été à 80% en hiver de son bol alimentaire (ANDERSEN & SÆTHER 1996, PALO & WALLIN 1996, SHIPLEY *et al.* 1998). Si la taille de ses membres inférieures est un avantage pour se déplacer en forêt au milieu des taillis et accéder aux plus hautes branches, associée à un petit cou, elles limitent sa capacité à brouter un tapis herbacé ras comme le fait un mouflon. Par contre, sa morphologie céphalique lui permet avec sa longue tête d'écorcer et d'effeuiller les gros rameaux par un passage latéral des petites branches dans sa bouche (FRANZMANN & SCHWARTZ 1998).

4.2.4 Saisonnalité environnementale

Par son relief et sa situation géographique à la limite de deux régions climatiques (Fig. 1.2, **Chapitre 1**), le massif du Caroux-Espinouse est soumis à un régime de transition climatique heurté et complexe (THIEBAUT 1971) qui oscille entre : (*i*) un climat océanique de montagne à l'ouest et au Nord (pluviosité élevée et maximale de septembre à avril, températures minimales de décembre à février, amplitude thermique importante) et

⁴⁷A titre de comparaison, la pression exercée au sol par une vache est de l'ordre de 750 g/cm².

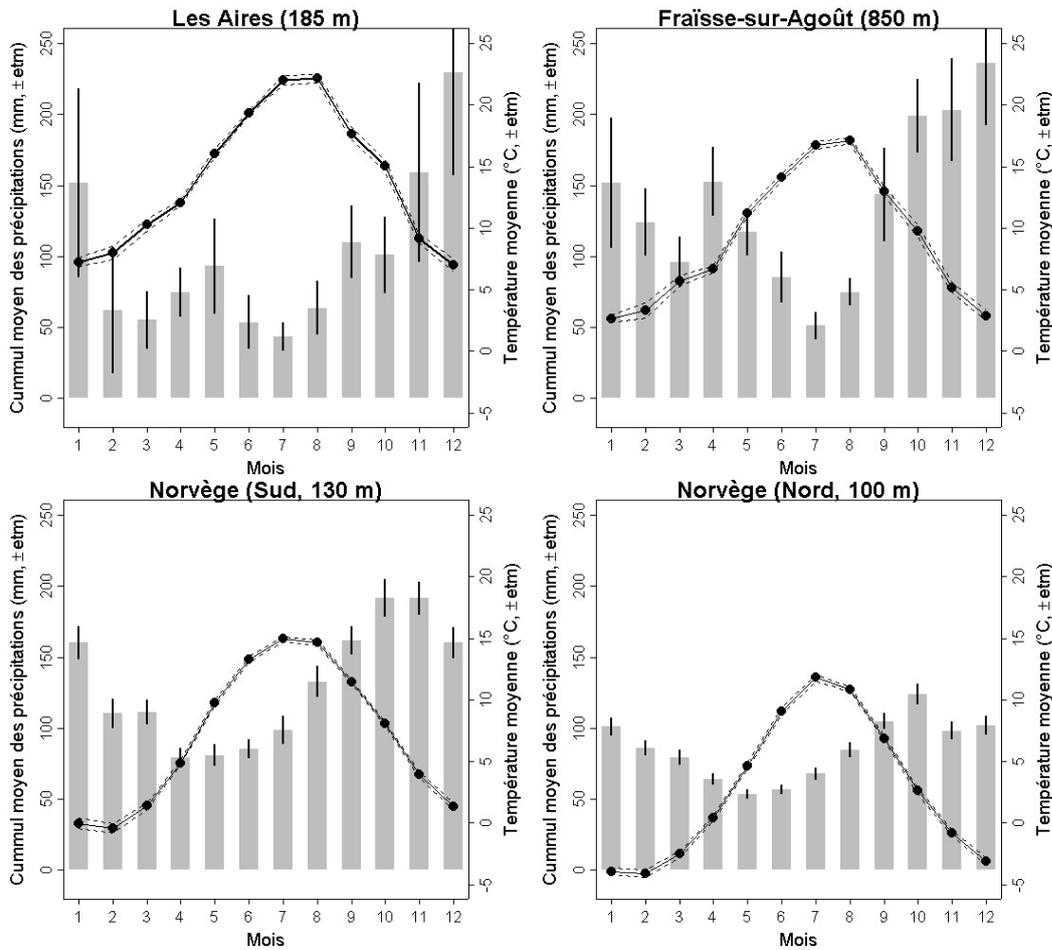


FIG. 4.3 – Diagrammes ombrothermiques des stations Météo France des Aires (période 1995-2001, versant méditerranéen) et de Fraïsse-sur-Agoût (période 1990-2002, influence océanique de montagne) situées sur le massif du Caroux-Espinouse, et de deux stations situées dans le sud et le nord de la Norvège (période 1957-2001).

(ii) un climat méditerranéen au sud (sécheresse en juillet/août ; Fig. 4.3, BAUDIÈRE 1962, THIEBAUT 1971, GAREL *et al.* 2004). Les températures sont relativement constantes d’une année sur l’autre, alors que la pluviométrie est beaucoup plus variable selon la prédominance de l’une ou l’autre des tendances (Fig. 4.3). Les vents, parfois violents, soufflent les deux tiers de l’année. Ils jouent un rôle décisif dans le climat stationnel du massif en créant de très nettes oppositions entre les versants suivant leur exposition. Deux courants antagonistes se distinguent : les vents du Sud et du Sud-est, et les vents du Nord et du Nord-est qui sont pour leur part dominants quasiment toute l’année. Les chutes de neige apparaissent de décembre à avril (12 jours \pm 4 [ET] à 900 m) et ne concernent réellement que les hauts plateaux (> 1 000 m). La neige au sol dépasse rarement 70 cm et ne persiste généralement pas plus de quelques jours/semaines.

Si sur la côte sud de la Norvège les températures et le niveau de précipitations sont globalement comparables aux conditions climatiques rencontrées sur le Nord du massif

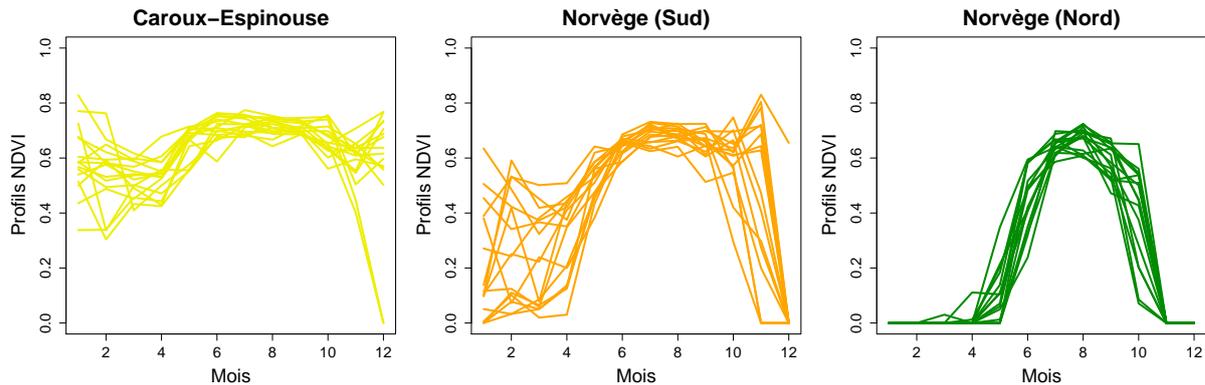


FIG. 4.4 – Variations intra- et inter-annuelles du NDVI (Normalized Difference Vegetation Index, REED *et al.* 1994, PETTORELLI *et al.* 2005b) dans le massif du Caroux-Espinouse et en Norvège. Les données proviennent des enregistrements réalisés par les instruments AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer), présents sur les satellites NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration), durant la période 1982-2000 (voir **Chapitre 6** pour plus de détails). Dans le Nord de la Norvège, l’augmentation rapide du NDVI au printemps rend compte d’une forte saisonnalité intra-annuelle alors que les faibles variations inter-annuelles indiquent une plus grande prévisibilité de l’environnement.

(Fig. 4.3), la neige est présente en plus grande quantité et persiste plus longtemps (de décembre à mars avec en moyenne 12.2 ± 1.6 cm (ET) et des moyennes mensuelles maximales atteignant 1.15 m). Ces différences climatiques se traduisent par une saisonnalité environnementale beaucoup plus marquée que dans le sud de la France (Fig. 4.4). Sur la côte Nord de la Norvège, le climat est évidemment plus rude. Les précipitations sont moins abondantes, les températures ne dépassent pas 10° C en moyenne sur l’année (Fig. 4.3) et la neige est présente d’octobre à mai (45.6 ± 1.7 cm [ET]). En conséquence, l’activité végétale est réduite dans le temps et intervient sous forme de “poussée” de végétation (Fig. 4.4). Cette rapide et importante reprise de la végétation se fait dès la fonte des neiges, fin mai. La complexité climatique de ce pays ne peut cependant pas se limiter à une comparaison Nord-Sud. Les gradients altitudinaux, la topographie, l’influence océanique, sont à l’origine de larges variations climatiques à travers le pays. Nous renvoyons donc à l’**Article 7** le lecteur qui souhaiterait plus d’information sur le climat des différentes régions étudiées.

4.3 La chasse comme principal outil de suivi des populations d’élans

En Norvège, la période de chasse est beaucoup plus courte que pour le mouflon en France (Tab. 4.1). La chasse se pratique principalement en battue : un ou deux chasseurs suivent à l’aide de chiens (“*elkhounds*”) les traces de l’animal pendant que le reste de

l'équipe se poste en différents points. Associé à l'existence de nombreuses zones facilement accessibles et à l'utilisation extensive de radio (SOLBERG *et al.* 2000), ce mode de chasse permet un taux de succès très important ($> 70\%$, SOLBERG & SÆTHER 1999). Le principe du tir sélectif de groupe d'âge (faon et $\geq 1 \frac{1}{2}$ an) et de sexe (mâles et femelles), introduit en 1971, est maintenant généralisé en Norvège. Un plus grand nombre de permis est généralement délivré pour le tir de mâles adultes, déséquilibrant ainsi la sex-ratio de la plupart des populations (SOLBERG *et al.* 2002, 2005, **Article 7**). Parallèlement, les chasseurs prélèvent plus facilement les jeunes que les femelles adultes surtout lorsque celles-ci sont suitées (SOLBERG *et al.* 2000). La mise en place de ce système de chasse sélective avait pour but (*e.g.*, SOLBERG *et al.* 2000), et a conduit, à augmenter la productivité des populations (LAVSUND *et al.* 2003).

Depuis 1991, le “*Directorate for Nature Management*” a mis en place un programme national de suivi des cervidés en Norvège à partir de la collecte d'information sur les animaux tirés à la chasse. Les chasseurs renseignent ainsi (**Article 7**) le poids éviscéré⁴⁸ de l'animal tiré, la date de tir, le sexe, et récoltent la mâchoire inférieure (utilisée pour estimer l'âge de l'animal en laboratoire, HAAGENRUD 1978).

Parallèlement, un formulaire est distribué au leader des différentes équipes de chasse. Durant les deux premières semaines de la saison de chasse, il y reporte chaque jour le nombre de chasseurs et le nombre d'élans observés suivant six catégories (faons, mâles ≥ 1 an $\frac{1}{2}$, femelle ≥ 1 an $\frac{1}{2}$ sans faons, avec un faon, avec deux faons, animal de sexe et d'âge non identifié). A partir de ces données, trois indices ont été validés (ERICSSON & WALLIN 1999, SOLBERG & SÆTHER 1999) comme permettant de rendre compte de : (i) la densité d'élans (nombre total d'élans observés/jour.chasseur), (ii) du rapport des sexes (rapport du nombre total mâles ≥ 1 an $\frac{1}{2}$ sur le nombre total de femelles ≥ 1 an $\frac{1}{2}$) et (iii) du taux de recrutement de la population (rapport du nombre total de faons sur le nombre total de femelles ≥ 1 an $\frac{1}{2}$).

⁴⁸L'animal est vidé de ses viscères juste après sa mort. Le poids éviscéré, ou poids de la carcasse, est calculé chez l'élan sans la peau, la tête et les métapodes. Chez le mouflon la tête et la peau sont conservées.

Chapitre 5

Caractéristiques démographiques des populations exploitées

Contents

5.1 Introduction	120
5.1.1 Un peu d'histoire...	120
5.1.2 Et maintenant ?	121
5.2 Chasse, féminisation et rajeunissement des populations... d'ongulés	122
5.2.1 Pourquoi et comment ?	122
5.2.2 Un patron de reproduction modifié	123
5.2.3 Une croissance et une survie diminuées	128
5.3 Exploitation sélective : la chasse au trophée	130
5.3.1 Une situation (très) paradoxale	130
5.3.2 Et s'il valait mieux être petit, "moche" et stressé pour pouvoir se reproduire ?	133
5.3.3 Vers un patron de reproduction "domestiqué"	135
5.3.4 Trophée et valeur sélective	137
5.4 Plus loin dans la manipulation des populations : le cas du mouflon	138
5.5 Quels enseignements pour le gestionnaire et le biologiste ?	141

5.1 Introduction

5.1.1 Un peu d'histoire...

“There is a passion for hunting something deeply implanted in the human breast.”

CHARLES DICKENS (1812-1870)

Et cela tient probablement à ce que depuis la préhistoire l'Homme chasse (*e.g.*, LINDNER 1941, HILL 1982, ROZOY 1998, RIVALS *et al.* 2004). Ce fut dans un premier temps pour assurer sa subsistance. A cette époque l'Homme était tout autant chasseur que la proie des carnivores. Avec le temps il va cependant si bien perfectionner ses armes que, dans la lutte contre l'animal, l'équilibre des forces s'est rapidement déplacé en sa faveur. Le processus d'homínisation apparaît ensuite parallèle aux évolutions des techniques de chasse suggérant que la chasse est pour partie responsable de ce que nous sommes devenus (HILL 1982, O'CONNELL *et al.* 1999, FLINN *et al.* 2005). Le développement progressif de l'outillage de pierre va faciliter la chasse et le dépeçage, permettant ainsi une valorisation de l'animal autre qu'alimentaire. Il apparaît cependant rapidement que la chasse est bien davantage qu'une ressource ou une nécessité vestimentaire mais l'expression de rites sociaux qui se caractérisent entre autres par l'apparition d'ossements ou de trophées dans les sépultures (LINDNER 1941, O'CONNELL *et al.* 1999, MCBREARTY & BROOKS 2000, FLINN *et al.* 2005). Une association intime de nature spirituelle apparaît alors entre l'Homme et l'animal.

Au cours des derniers millénaires l'Homme se sédentarise pour devenir berger, puis laboureur et enfin éleveur modifiant alors ses rapports avec la nature et l'animal (MCBREARTY & BROOKS 2000). A l'antiquité, l'animal sauvage passera d'un statut uniquement utilitaire à un objet de construction sociale. A pied ou à cheval, au moyen d'arcs et de flèches, même à l'arme blanche, la chasse devient une préparation à l'art de la guerre (DUNOYER DE NOIRMONT 1868). On y apprend à s'endurcir, à lutter et à se familiariser avec le danger. Les Egyptiens seront parmi les premiers à réserver à l'élite certains modes de chasse, et, en complément d'une chasse vivrière, à créer de la chasse spectacle (SCHERRER 2003). Avec les jeux du cirque, l'affrontement est mis en scène et l'animal crée des héros.

Au cours du Moyen-âge et sous l'ancien régime, l'animal est pour les romains *res nullius, i.e.*, n'appartenant à personne, et donc à tout le monde (LANDELLE 2005). Le recul de l'empire et l'emprise germanique croissante donneront par la suite le droit de chasse au propriétaire (SCHERRER 2003). Ce droit sera rapidement repris au compte de l'aristocratie qui en viendra au début du 16^{ème} siècle à l'interdiction de la chasse paysanne (DUNOYER DE NOIRMONT 1868). Durant le Moyen-âge, la chasse était plus ou moins réglementée, et le braconnage était une pratique courante. De manière générale, la noblesse se réservait le grand gibier, tandis que le petit gibier revenait à leurs sujets (voir cependant CUGNASSE & CHIAPPIN 1992 chez le chevreuil). Le gibier réservé aux nobles pouvait alors faire l'objet de protections auxquelles l'agriculture payait un lourd tribut (SCHERRER 2003).

5.1.2 Et maintenant ?

De nos jours, la chasse telle qu'on la connaît en France a subi une évolution profonde, de sport favori des rois, elle est devenue une forme de délasserment actif dans la nature. Si chasser a toujours été un privilège, la manière de chasser a, elle, considérablement évolué (SCHERRER 2003, SERVANTY 2003). A travers le monde, le besoin de chasser pour se nourrir ne concerne d'ailleurs plus que certains pays (LEWIS & ALPERT 1997, MILNER-GULLAND *et al.* 2003a) et le gibier a ainsi en grande partie perdu le rôle qu'il avait à ses origines dans l'alimentation de l'Homme même s'il continue d'occuper une place de choix dans la gastronomie.

Aujourd'hui, la viande de l'animal (appelée aussi venaison) est donc principalement chassée pour des raisons culinaires mais aussi économiques, tout comme la peau de l'animal (*e.g.*, chez le castor *Castor fiber* et le vison d'Europe *Mustela lutreola*). Autre finalité de la chasse bien établie de nos jours : le trophée de l'animal, qui peut correspondre aux bois (cervidés) ou aux cornes (caprinés), et de manière plus générale à tout élément qui matérialise l'animal vaincu dans toute sa force. On peut y voir le signe de la victoire, du risque encouru, et d'une certaine façon la prise de possession symbolique de la virilité de l'autre. . .

Après avoir été essentiellement une activité de subsistance (HILL 1982), la chasse a donc progressivement acquis un rôle social de récréation mais aussi de protection des récoltes qui sera officialisé par la loi en 1844 (SCHERRER 2003). Alors que les populations de grands prédateurs ont fortement régressé (BERGER 1999, FERRER & NEGRO 2004), la chasse devient un facteur d'équilibre biologique et se voit offrir ainsi l'opportunité de devenir un "outil" de développement durable (PATRIAT 2000). Si le contrôle des effectifs s'est principalement focalisé sur le nombre d'animaux qu'il était possible de prélever sans compromettre l'avenir de la population, la surexploitation demeure un problème prioritaire et l'une des principales causes de disparition des populations (STEPHENS *et al.* 2002, MILNER-GULLAND *et al.* 2003a). Aujourd'hui, la chasse ne peut cependant plus se contenter d'une approche quantitative, uniquement basée sur la gestion des effectifs (GORDON *et al.* 2004). Chez certaines espèces de poissons, le prélèvement sélectif des plus gros individus a été pointé du doigt comme à l'origine de changements évolutifs dans les populations fortement exploitées (SUTHERLAND 1990, BROWMAN 2000, LAW 2000, 2002, CONOVER & MUNCH 2002). Parallèlement, ces 20 dernières années, des études à long terme ont mis en évidence l'importance de la structure en âge et en sexe chez les ongulés (GAILLARD *et al.* 2000b). La structure du prélèvement pourrait donc avoir des conséquences évolutives et démographiques à plus ou moins long terme sur le fonctionnement des populations. Nous verrons comment dans ce Chapitre ces considérations sont essentielles pour la conservation de populations de qualité dans un contexte économique durable.

5.2 Chasse, féminisation et rajeunissement des populations... d'ongulés

5.2.1 Pourquoi et comment ?

En modifiant les caractéristiques démographiques des populations, le prélèvement orienté d'une classe d'âge et/ou de sexe constitue le principal moyen utilisé par les gestionnaires pour satisfaire leurs objectifs de gestion (*e.g.*, CAUGHLEY 1977, JORGENSEN *et al.* 1993, GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994, LINDSTRÖM 1998, FORSYTH 1999, KOKKO 2001). Chez les ongulés, pour maximiser le nombre et la qualité des mâles adultes présents dans une population (chasse au trophée), ou simplement pour augmenter l'effectif de celle-ci (viande), il a souvent été préconisé de se limiter au prélèvement des mâles lorsque les populations étaient à faible densité (CAUGHLEY 1977, CLUTTON-BROCK & LONERGAN 1994, SÆTHER *et al.* 2001). On réduit ainsi la compétition pour les ressources et l'agressivité entre ces derniers (objectif qualité, GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994, SINGER & ZEIGENFUSS 2002), sans affecter la production de la population (objectif quantité) puisqu'un mâle est capable de féconder plusieurs femelles chez les espèces polygynes. Il n'y a que lorsque la population est en forte densité (JORGENSEN *et al.* 1998), que le prélèvement d'une certaine proportion de femelles (environ 10-20%) s'avère nécessaire pour contribuer à favoriser la survie et la croissance des mâles (JORGENSEN *et al.* 1993, CLUTTON-BROCK & LONERGAN 1994, JORGENSEN *et al.* 1998, CLUTTON-BROCK *et al.* 2002), ces derniers étant plus sensibles que leurs partenaires à des conditions environnementales limitantes (CLUTTON-BROCK *et al.* 1982, CLUTTON-BROCK & ALBON 1985, OWEN-SMITH 1993, ROSE *et al.* 1998, RÉALE & BOUSSÈS 1999).

Mais que l'objectif soit le trophée de l'animal (*e.g.*, la plupart des populations d'*Ovis*) ou la productivité de la population (*e.g.*, les populations d'élan en Scandinavie), les prélèvements concernent le plus souvent une majorité de mâles. Cette approche a été fortement motivée par la considération commune (voir MYSTERUD *et al.* 2002a, BONENFANT 2004) que les mâles des espèces polygynes ont peu d'impact sur la démographie des populations, du moment que leur nombre est suffisant pour fertiliser l'ensemble des femelles (CAUGHLEY 1977, EBERHARDT 1985). Sur cette base et en supposant que le fonctionnement des deux sexes était identiques (LINDSTRÖM 1998), de nombreuses approches démographiques (*e.g.*, MILNER-GULLAND *et al.* 2000) ont d'ailleurs fait l'économie de la composante mâle dans leur modèle (BONENFANT 2004). Cette simplification démographique n'explique cependant pas tout, et la valeur économique supérieure des mâles est aussi à l'origine du déséquilibre si souvent rencontré. Dans certaines populations ce déséquilibre peut d'ailleurs atteindre des extrêmes, comme chez l'antilope saïga, (*Saïga tatarica tatarica*, 1 mâle pour 106 femelles, MILNER-GULLAND *et al.* 2003b) ou chez le wapiti, 5 mâles pour 100 femelles, NOYES *et al.* 1996).

En préconisant le prélèvement des mâles adultes pour augmenter la productivité de la population, la chasse ne se contente pas d'augmenter artificiellement la proportion de

femelles, elle augmente aussi la proportion des jeunes mâles⁴⁹ (e.g., SÆTHER *et al.* 2004). En effet, les animaux chassés pour leur trophée sont prélevés lorsque les dimensions de celui-ci sont suffisantes pour motiver le tir (WHITFIELD 2003). Chez l'élan, la probabilité de mourir durant la saison de chasse augmente ainsi significativement à mesure que l'animal prend de l'âge (SOLBERG *et al.* 2000). Il semble d'ailleurs que peu d'entre eux dépassent l'âge de 4 ans (SÆTHER *et al.* 2004). Au contraire, chez d'autres espèces et dans certains pays (e.g. cerf, mouflon des Rocheuses aux États-Unis et au Canada), il n'est pas autorisé de prélever un animal avant que son trophée ait atteint une certaine taille (BENDER & MILLER 1999, HARRIS & PLETSCHER 2002, SINGER & ZEIGENFUSS 2002, COLTMAN *et al.* 2003). En contre partie, une fois cette taille atteinte, la pression de prélèvement est très forte, et les animaux ont alors peu de chance de survivre jusqu'à la saison de chasse suivante (FESTA-BIANCHET 2003). Chez les femelles, par contre, ce sont principalement les individus âgés et les jeunes femelles (non reproductives) qui sont prélevés, en partie parce que les chasseurs apprécient peu de tirer des femelles suitées (SOLBERG *et al.* 2000) mais aussi pour préserver les femelles les plus productives (SOLBERG *et al.* 2002). Dans tous les cas, les proportions d'animaux survivant jusqu'à l'âge adulte dans les populations chassées (chez le mouflon des Rocheuses, FESTA-BIANCHET 2003, chez l'élan LAURIAN *et al.* 2000, STUBSJØEN *et al.* 2000, SÆTHER *et al.* 2004) sont le plus souvent largement inférieures à celles connues dans les populations non chassées (LOISON *et al.* 1999a, GAILLARD *et al.* 2000b), parfois de plus de 20% (chez le cerf, LANGVATN & LOISON 1999).

Le patron de mortalité lié à la chasse varie évidemment en fonction des objectifs de gestion et des espèces, et ce que nous venons de présenter ne sont que des principes généraux. Dans la population du Caroux-Espinouse, par exemple, bien que le mouflon soit avant tout chassé pour le trophée des mâles, les gestionnaires ont toujours équilibré les prélèvements entre les deux sexes, notamment pour limiter l'accroissement des effectifs (**Article 8**). Ce qu'il faut retenir, et qui se confirme à travers la littérature traitant du sujet, c'est qu'un déséquilibre dans la population en faveur des femelles est très souvent associé à une jeune structure d'âge chez les mâles lorsque les populations sont chassées (GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994, LANGVATN & LOISON 1999).

5.2.2 Un patron de reproduction modifié

5.2.2.1 Baisse de la fécondité

Certes, chez les espèces polygynes un mâle peut assurer la fécondation d'un grand nombre de femelles (parfois plus de 20 chez certaines espèces, voir GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994, MYSTERUD *et al.* 2002a). Des simulations ont cependant mis en évidence que sous certaines conditions de prélèvement, la proportion de mâles pourrait ne plus

⁴⁹Nous considérerons par la suite comme jeunes mâles, les individus sub-adultes qui ne se sont pas encore reproduits ou dont l'implication dans la reproduction est minime en condition normale, *i.e.* lorsque la structure d'âge et de sexe est équilibrée.

être suffisante, au point d'affecter le potentiel reproductif de la population (GRUVER *et al.* 1984, GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994). Bien que plusieurs études confirment ces prédictions, notamment chez les jeunes femelles d'élan (SOLBERG *et al.* 2002), chez le cerf mullet (*Odocoileus hemionus*) et le cerf à queue blanche (*Odocoileus virginianus*, WHITE *et al.* 2001), chez l'antilope saïga (BANNIKOV *et al.* 1961 *in* GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994, MILNER-GULLAND *et al.* 2003b), il existe autant d'études contradictoires, souvent chez les mêmes espèces (OZOGA & VERME 1985, MURPHY *et al.* 1990, LAURIAN *et al.* 2000, NOYES *et al.* 2, HOLAND *et al.* 2003, SÆTHER *et al.* 2003). Les résultats obtenus semblent cependant s'accorder sur un point : la probabilité que la fécondation des femelles soit affectée dépend à la fois de l'importance du déséquilibre de la sex-ratio et du degré de polygynie de l'espèce. Chez l'antilope saïga, par exemple, la proportion de femelles fécondées ne diminue, fortement, qu'à partir du moment où le rapport mâle/femelle est inférieur à 1/36 (MILNER-GULLAND *et al.* 2003b). Par extension, chez une espèce moins polygyne, *i.e.*, où le nombre de femelles que peut féconder un mâle est plus faible, les effets devraient se faire ressentir pour un déséquilibre moins important.

Il n'est donc pas nécessaire d'atteindre les extrêmes observés chez l'antilope saïga, pour que la chasse diminue la proportion de femelles gestantes (*e.g.*, SOLBERG *et al.* 2002, 2006 sex-ratio $\geq 1/3-1/4$). De plus, au-delà du nombre de mâles, différents mécanismes associés à la structure d'âge pourraient être à l'origine d'une baisse de productivité. D'une part, si les jeunes mâles sont physiologiquement capables d'inséminer les femelles (KOMERS *et al.* 1999, COLTMAN *et al.* 2002), probablement dès leur deuxième année (NICHOLS 1978), la production de sperme et sa qualité dépendent de la taille des testicules elle-même corrélée à la masse corporelle (SCHULTE-HOSTEDDE *et al.* 2005). Les jeunes mâles pourraient donc ne pas avoir la même capacité que les adultes à inséminer un grand nombre de femelles (SOLBERG *et al.* 2002). D'autre part, l'absence de vieux mâles peut poser des problèmes sociobiologiques associé à l'immaturité sexuelle des jeunes mâles : effondrement de la hiérarchie de dominance, augmentation du harcèlement et des interactions physiques, non sexuelles, femelle-mâle et mâle-mâle, modification de la physiologie de la reproduction (les jeunes mâles n'étant pas capables de stimuler, à partir des phéromones présentes dans leur urine, l'œstrus des femelles, GEIST 1971, OZOGA & VERME 1985, SHACKLETON 1991, VALDEZ *et al.* 1991, SINGER & ZEIGENFUSS 2002, HOLAND *et al.* 2006b)... Parce que les jeunes femelles nécessitent probablement un stimulus encore plus fort, ceci expliquerait aussi pourquoi leur fécondité est plus affectée que celle des femelles adultes lorsque la structure d'âge et de sexe est déséquilibrée (BANNIKOV *et al.* 1961 *in* GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994, SOLBERG *et al.* 2002). Quant aux mâles adultes encore présents dans la population en dépit des prélèvements réalisés, ils ne disposent que d'une période de temps limitée pour féconder l'ensemble des femelles. La reproduction des espèces en milieu tempéré est en effet saisonnièrement fixée sur une courte période de temps (en général l'automne) durant laquelle les femelles ne sont réceptives que quelques jours (*e.g.*, moins de deux jours chez l'élan SCHWARTZ & HUNDERTMARK 1993, 1 à 3 jours chez le mouflon GONZALES *et al.*

2001 voir SADLEIR 1969 pour une étude comparative chez les cervidés), une réovulation pouvant intervenir en cas d'échec (sauf chez le chevreuil) tous les 14-30 jours suivant les espèces (SADLEIR 1969). Enfin, une diminution du nombre de mâles adultes, tout comme une faible densité, diminue les chances des femelles de pouvoir s'accoupler au moment de l'œstrus avec des mâles de qualité (KOMERS *et al.* 1999, LARKIN *et al.* 2002).

5.2.2.2 Naissances désynchronisées et retardées

La reproduction n'est cependant pas toujours affectée par un déséquilibre de la structure d'âge et de la sex-ratio (OZOGA & VERME 1985, MURPHY *et al.* 1990, LAURIAN *et al.* 2000, NOYES *et al.* 2, HOLAND *et al.* 2003, SÆTHER *et al.* 2003), soit (i) parce que le nombre de mâles adultes demeure malgré tout suffisant, (ii) soit parce que ces derniers peuvent satisfaire l'ensemble des femelles en répartissant les accouplements sur plusieurs cycles et/ou en augmentant leur activité, (iii) soit parce que les jeunes mâles sont capables de compenser le manque d'adulte (SHACKLETON 1991, LAURIAN *et al.* 2000). En fait, il semble qu'avant d'en arriver à diminuer la production de la population, les déséquilibres structurels provoqués par la chasse affectent avant tout la date de conception et la synchronisation des ovulations (NOYES *et al.* 2). Dans la mesure où la durée de gestation est relativement fixe chez une même espèce (SADLEIR 1969 mais voir KILTIE 1982, BERGER 1992), la date et la synchronisation des naissances seront donc elles aussi affectées (LARKIN *et al.* 2002, HOLAND *et al.* 2003, SÆTHER *et al.* 2003).

En effet, c'est la présence des mâles qui induit l'œstrus chez les femelles à travers différents stimuli, auditif, visuel et odorant (*e.g.*, GELEZ & FABRE-NYS 2004), que celles-ci utilisent d'ailleurs pour ajuster leur période d'ovulation à l'âge et à la qualité des mâles disponibles (KOMERS *et al.* 1999). Elles évitent notamment les jeunes mâles (CLUTTON-BROCK *et al.* 1992b, NOYES *et al.* 1996, KOMERS *et al.* 1999, NOYES *et al.* 2, SINGER & ZEIGENFUSS 2002), dont l'immaturité comportementale (voir ci-dessus) peut constituer pour elles un coût énergétique (VALDEZ *et al.* 1991, KOMERS *et al.* 1999, SINGER & ZEIGENFUSS 2002, HOLAND *et al.* 2006b). Dans les populations structurellement déséquilibrées, l'œstrus des femelles serait donc retardé en attente de la présence des mâles de qualité (BALLARD *et al.* 1991, KOMERS *et al.* 1999), devenus moins nombreux, mais aussi parce que les jeunes mâles ne seraient pas capables de les stimuler (GEIST 1966). En outre, chez le cerf par exemple, les jeunes mâles se reproduisent plus tard que les adultes (immaturité sexuelle et moins bonne condition physique, CLUTTON-BROCK *et al.* 1997b) ce qui pourrait aussi expliquer le retard observé dans la conception.

5.2.2.3 Sex-ratio à la naissance biaisée

Les changements de comportement de rut associés à une plus grande proportion de jeunes mâles (GEIST 1971, OZOGA & VERME 1985, SHACKLETON 1991, VALDEZ *et al.* 1991, SINGER & ZEIGENFUSS 2002, HOLAND *et al.* 2006b) pourraient aussi être capables d'affecter la sex-ratio à la naissance. Grâce à la manipulation *in natura* d'une population sauvage

d'élan, SÆTHER *et al.* (2004) mettent ainsi en évidence que la proportion de nouveaux nés femelles augmente lorsque le nombre de mâles adultes dans la population diminue (voir aussi HOLLAND *et al.* 2006a chez le renne). Ce résultat est d'ailleurs conforme à une observation plus générale en Norvège où la proportion de mâles prélevée à la chasse a diminué ces dernières années, particulièrement dans les populations où le déséquilibre de la structure d'âge est le plus marqué (SOLBERG *et al.* 2006). Un délai dans l'insémination par rapport au début de l'œstrus, dû à la présence de jeunes mâles immatures, favoriserait la production de femelle⁵⁰ et serait à l'origine de ces résultats. En effet, les spermatozoïdes avec un chromosome Y ont une plus faible probabilité de pénétration de l'ovule que ceux ayant un chromosome X lorsque l'insémination ne prend pas place au début de l'ovulation (voir MARTIN 1997 chez l'Homme).

Enfin, le dérangement occasionné par la chasse qui se situe le plus souvent pendant la période du rut pourrait participer lui aussi aux modifications observées. La chasse peut en effet désorganiser les structures territoriales, augmenter les conflits entre mâles, et ainsi de réduire le taux de conceptions et/ou créer un décalage entre l'œstrus des femelles et la disponibilité des mâles. Chez l'antilope saïga, BANNIKOV *et al.* (1961) (*in* GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994) montrent qu'un dérangement continu durant la saison de reproduction diminue jusqu'à 30% le taux de conception. Chez le cerf à queue blanche, GRUVER *et al.* (1984) mettent en évidence à partir de simulation qu'il est possible en retardant la période de chasse d'augmenter la fécondité des femelles et la proportion de celles-ci qui sera fertilisée durant le premier œstrus.

5.2.2.4 Des effets collatéraux

En diminuant la probabilité que les femelles soient fécondées (GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994, WHITE *et al.* 2001, SOLBERG *et al.* 2002) une structure d'âge et de sexe déséquilibrée peut donc directement affecter les effectifs de la population. Dans la mesure où les jeunes femelles sont les principales victimes, les effets dépendront de la proportion d'entre elles qui se reproduisent chaque année. Chez les espèces comme l'élan où cette proportion est beaucoup plus faible que chez les adultes (SOLBERG *et al.* 2002), les déséquilibres provoqués par la chasse auront donc moins de conséquences.

C'est plus probablement indirectement, que la chasse, en modifiant le patron de reproduction, aura les effets les plus marqués sur la démographie des populations à court, moyen et long terme. En environnement saisonnier, la valeur adaptative chez les ongulés de la date des naissances a généralement été associée à la phénologie de la végétation (DAUPHINÉ & McCLURE 1974, BUNNELL 1982, RUTBERG 1987, CÔTÉ & FESTA-BIANCHET 2001, POST *et al.* 2003). De fortes pressions de sélection s'exercent pour synchroniser les naissances et les besoins des jeunes à la disponibilité et à la qualité des ressources, notamment en terme de digestibilité. Pour un jeune ongulé, il est donc préférable de

⁵⁰Voir cependant VERME & OZOGA (1981) qui observent le phénomène inverse chez le cerf à queue blanche.

naître en début de saison de végétation pour disposer de nourriture de qualité en quantité (BUNNELL 1982). Un retard des naissances aura des conséquences sur la masse corporelle des nouveau-nés (ALBON *et al.* 1987, HOLAND *et al.* 2006a), leur taux de croissance post-natal (ALBON *et al.* 1987, CLUTTON-BROCK *et al.* 1992a, LINDSTRÖM 1999, HOLAND *et al.* 2006a), leur masse à l'entrée de l'hiver (SÆTHER *et al.* 2003) et par extension leur probabilité de survie estivale (FESTA-BIANCHET 1988b), et hivernale (CLUTTON-BROCK *et al.* 1987b, GAILLARD *et al.* 1996, LOISON *et al.* 1999d, ROSE *et al.* 1998). Les moins bonnes conditions nutritives rencontrées pour les individus nés plus tard affectent le jeune soit indirectement à travers la condition de sa mère durant la fin de la période de gestation et toute la période de lactation, soit directement lorsque celle-ci est terminée (SOLBERG *et al.*, données non publiées). Comme nous le montrons dans l'**Article 7**, un décalage dans les naissances sera d'autant plus néfaste à la croissance des jeunes (et probablement leur survie) que le milieu est très saisonnier et caractérisé par une "poussée" de végétation courte et intense.

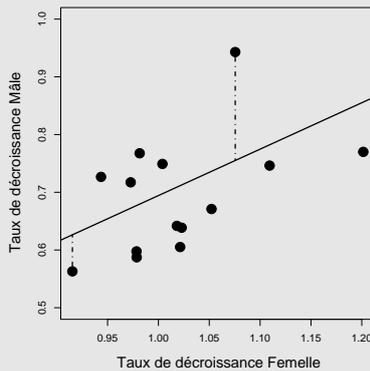
Puisque la reproduction des femelles est étroitement associée à leur masse corporelle (**Article 6**), une femelle qui aura souffert de mauvaises conditions durant sa première année pourra nécessiter une année supplémentaire avant d'atteindre la condition physique suffisante pour se reproduire (LANGVATN *et al.* 1996). Ce décalage permettrait d'expliquer comment un déséquilibre de la sex-ratio et de la structure d'âge pourrait affecter principalement la fécondité des jeunes femelles en retardant les naissances (voir BANNIKOV *et al.* 1961 *in* GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994 et SOLBERG *et al.* 2002). Cependant même chez les femelles plus âgées des effets ont été rapportés, comme chez le cerf où la fertilité de celles-ci diminue de 1% par jour de retard par rapport à la date médiane de conception observée l'année précédente (CLUTTON-BROCK *et al.* 1987a). Plus généralement, si les animaux ne sont pas capables de compenser pour "ce mauvais départ dans la vie" alors la chasse pourra avoir des conséquences persistantes sur la démographie des populations exploitées (SOLBERG *et al.* 2002, SÆTHER *et al.* 2003), notamment parce que la croissance juvénile détermine le succès reproducteur à long terme chez les mâles (KRUUK *et al.* 1999b, FESTA-BIANCHET *et al.* 2000), mais aussi de nombreux autres THV associés à la valeur sélective⁵¹ de l'animal (*e.g.*, ALBON *et al.* 1987, SÆTHER & HAAGENRUD 1985b, ROSE *et al.* 1998, LINDSTRÖM 1999, GAILLARD *et al.* 2000b).

⁵¹Il s'agit de la capacité d'un individu à transmettre ses gènes.

Encart IV Le dimorphisme sexuel de taille (DST)

Le dimorphisme sexuel correspond à toute différenciation morphologique entre mâles et femelles sexuellement matures (FAIRBAIRN 1997). Il peut s’agir aussi bien de différences de forme, que de couleur ou de taille, et certains étendent ce concept à d’autres aspects tels que le comportement, l’odeur ou le chant (DARWIN 1871, RALLS 1977, JARMAN 1983, SHINE 1989). Le dimorphisme sexuel est largement répandu à travers le règne animal et végétal (FAIRBAIRN 1997). Les différences de taille entre sexes demeurent la forme de dimorphisme la plus courante chez les animaux (RALLS 1977, ARAK 1988, LOISON *et al.* 1999b, PEREZ-BARBERIA *et al.* 2002), et plus particulièrement chez les mammifères où les mâles sont en général plus grands que les femelles (ALEXANDER *et al.* 1979).

Malgré le grand intérêt qu’il suscite dans la littérature, la mesure même du DST est sujet à variation. La méthode la plus utilisée qui consiste simplement à faire le rapport de la taille des mâles sur celle des femelles présente de nombreux inconvénients et peut conduire à des interprétations erronées (RANTA *et al.* 1994). Dans l’Article 7 nous avons choisi d’utiliser les résidus de la régression entre caractères mâles et femelles comme mesure du DST chez l’élan (voir figure ci dessous).



L’écart entre la valeur observée et la droite de régression (le résidu, en pointillé) est utilisé dans l’Article 7 comme mesure du dimorphisme sexuel de décroissance chez 14 populations d’élan. Une valeur positive (point au dessus de la droite) rend compte de mâles dont le taux de décroissance est plus fort qu’attendu selon le modèle de régression (DST plus faible). Un point en dessous correspond à la situation inverse : la croissance des mâles est plus rapide (DST plus fort).

Bien qu’il existe plusieurs hypothèses pour expliquer l’origine du DST, toutes s’accordent pour reconnaître le rôle fondamental de la sélection sexuelle dans son évolution (*e.g.*, TRIVERS 1976, HEDRICK & TEMELES 1989, SHINE 1989). Chez les espèces polygynes, la compétition pour l’accès aux femelles oblige les mâles à investir dans la croissance pour atteindre une taille compétitive (TRIVERS 1972). Les femelles n’étant pas limitées par le nombre de mâles sont quant à elles sélectionnées pour investir dans leur condition physique, au détriment de la taille, afin de pouvoir rapidement assurer la production et l’élevage des jeunes. Comme nous le proposons chez l’élan, cette différence de stratégie de croissance entre mâles et femelles, en réponse à des pressions de sélection différentes, serait à l’origine du DST (l’Article 7).

5.2.3 Une croissance et une survie diminuées

Une structure d’âge et de sexe déséquilibrée peut, en retardant les naissances, affecter la croissance des individus, et leur survie. La chasse peut cependant avoir des effets beaucoup plus directs sur la croissance des individus. En l’absence de mâles adultes, les jeunes mâles augmenteraient leur allocation d’énergie durant le rut (GEIST 1971, SOL-

BERG & SÆTHER 1994, MYSTERUD *et al.* 2002a, FESTA-BIANCHET 2003, MYSTERUD *et al.* 2003, SÆTHER *et al.* 2003, BONENFANT *et al.* 2004) comme cela a pu être mis en évidence chez le mouflon de Dall, le mouflon des Rocheuses, et le mouflon du désert (SINGER & ZEIGENFUSS 2002). Le rut entraîne d'importantes dépenses énergétiques pour les mâles (CLUTTON-BROCK *et al.* 1982, SINGER & ZEIGENFUSS 2002) qui cessent en général de se nourrir (MIQUELLE 1990) et augmentent leur activité pour pouvoir se reproduire (SINGER & ZEIGENFUSS 2002). Les jeunes semblent d'ailleurs dépenser plus d'énergie en interactions agressives avec les femelles, en chaleur ou non, que les mâles plus âgés (VALDEZ *et al.* 1991, GEIST 1971, SINGER & ZEIGENFUSS 2002). La croissance corporelle des jeunes mâles a donc une forte probabilité d'être affectée par cette maturation reproductive précoce (GEIST 1971, NICHOLS 1978, STEVENSON & BANCROFT 1995, MYSTERUD *et al.* 2005).

Jusqu'ici peu d'études ont été capables de tester cette hypothèse (voir MYSTERUD *et al.* 2003, SÆTHER *et al.* 2003), notamment parce qu'une structure d'âge et de sexe biaisée est le plus souvent associée à des densités importantes (CLUTTON-BROCK & LONERGAN 1994, CLUTTON-BROCK *et al.* 2002), le prélèvement étant biaisé afin de satisfaire cet objectif (CAUGHLEY 1977, KOKKO 2001, SÆTHER *et al.* 2001). L'effet de la densité sur les variations de masse corporelle est alors confondu avec le rôle potentiel de la chasse (*e.g.*, SOLBERG & SÆTHER 1994). Nous n'avons cependant pas rencontré ce problème lors de l'étude présentée dans l'**Article 7** sur 14 populations d'élans. Nous avons pu clairement mettre en évidence qu'une sex-ratio adulte biaisée affectait la croissance des mâles, mais pas celle des femelles, diminuant ainsi le dimorphisme sexuel de taille (DST) chez cette espèce (Encart IV). C'est la première fois que le rôle de la sex-ratio adulte sur le patron de croissance des mâles est mis en évidence *in natura* sur des populations d'ongulés exploitées (voir MYSTERUD *et al.* 2003 pour des animaux captifs). Les mâles des espèces fortement dimorphiques et polygynes semblent compenser plus difficilement que les femelles une mauvaise croissance au début de leur développement (TOÏGO *et al.* 1999, FESTA-BIANCHET *et al.* 2000, SOLBERG *et al.* 2004). Ils sont par ailleurs plus affectés que ces dernières par une limitation de la quantité et de la qualité des ressources disponibles (CLUTTON-BROCK *et al.* 1982, OWEN-SMITH 1993, ROSE *et al.* 1998, RÉALE & BOUSSÈS 1999). Un décalage des naissances associé à une sex-ratio déséquilibrée pourrait donc aussi contribuer à expliquer nos résultats. Finalement, au-delà de la simple maturation précoce des jeunes mâles, la chasse en déstructurant le patron de reproduction dans son ensemble (*e.g.*, probabilité de conception, décalage) affecte la croissance des animaux, et plus celle des mâles que celle des femelles, expliquant le lien étroit que nous observons chez l'élan entre sex-ratio et DST (l'**Article 7**).

Dans l'**Article 7**, l'étude de la sex-ratio adulte nous a permis de rendre compte à la fois d'une structure d'âge et de sexe biaisée. Lorsque l'on travaille sur une population sauvage, il est difficile de disposer d'informations sur les deux caractéristiques, et plus particulièrement sur la structure d'âge (voir **Chapitre 2**). Les études sur le sujet ont donc le plus souvent considéré des animaux captifs (OZOGA & VERME 1985, NOYES *et al.*

2, MYSTERUD *et al.* 2003) et/ou procédé à des manipulations de la structure des populations (OZOGA & VERME 1985, HOLAND *et al.* 2003, SÆTHER *et al.* 2003, HOLAND *et al.* 2006b). Mais même dans ces conditions, il est difficile de faire la part des choses entre les conséquences d'une jeune structure d'âge et d'une structure de sexe déséquilibrée, et peu d'études ont testé séparément chaque facteur (HOLAND *et al.* 2003, 2006b). SÆTHER *et al.* (2003) suggèrent d'ailleurs qu'une sex-ratio déséquilibrée va pouvoir affecter la masse corporelle de tous les mâles, et pas seulement des jeunes. Les mâles se retrouvent en effet à devoir augmenter leur effort reproductif lorsque leur nombre diminue afin de pouvoir fertiliser le maximum de femelles. SOLBERG & SÆTHER (1994) mettent d'ailleurs en évidence que le poids des mâles est plus faible quand leur proportion dans la population diminue et que les mâles adultes sont les plus affectés (sans pouvoir cependant s'affranchir d'un potentiel effet de la densité).

Enfin, de nombreux auteurs ont suggéré que le coût d'une maturation précoce pour les jeunes mâles devrait avoir des répercussions sur leur survie (*e.g.*, GEIST 1971, HEIMER *et al.* 1984). En effet, ces derniers entrent en période hivernale avec une condition physique affectée (GEIST 1971), probablement plus que celle des mâles adultes reproducteurs (NICHOLS 1978), du fait de leur inexpérience comportementale durant le rut (SINGER & ZEIGENFUSS 2002). Les informations publiées à ce sujet demeurent cependant équivoques (effet sur la survie : HEIMER *et al.* 1984, JORGENSON *et al.* 1997, SINGER & ZEIGENFUSS 2002, pas d'effet sur la survie : MURPHY *et al.* 1990, SINGER & ZEIGENFUSS 2002). Il semble d'ailleurs que la relation entre un prélèvement biaisé et une survie diminuée ne soit pas linéaire et ne se manifeste que lorsque $\geq 10\%$ des béliers sont prélevés (SHACKLETON 1991, SINGER & ZEIGENFUSS 2002). La population de mouflons du Caroux-Espinouse pourrait fournir un cadre d'étude particulièrement intéressant pour tester cette hypothèse dans la mesure où une forte proportion de mâles adultes est prélevée chaque année (**Article 8**) et qu'il existe un certain nombre d'évidences sur l'implication des jeunes mâles durant le rut (BON *et al.* 1992, 1995), prérequis nécessaires à une telle étude (SHACKLETON 1991).

5.3 Exploitation sélective : la chasse au trophée

5.3.1 Une situation (très) paradoxale

Si les biologistes ont focalisé leur recherche sur les conséquences démographiques de la chasse, et plus spécifiquement sur tout facteur qui pouvait affecter l'effectif et le taux de croissance des populations, les conséquences d'un prélèvement sélectif sur les caractéristiques génétiques des populations ont fait l'objet de beaucoup moins d'attention (HARRIS *et al.* 2002, COLTMAN *et al.* 2003, FESTA-BIANCHET 2003). Cela est quelque peu surprenant dans la mesure où la chasse est connue pour modifier la densité (*e.g.*, SOLBERG *et al.* 1999), déséquilibrer la structure d'âge et de sexe (*e.g.*, LANGVATN & LOISON 1999), tous ces facteurs étant susceptibles d'influencer la génétique des populations exploitées (HARRIS

et al. 2002).

Le prélèvement sélectif et ses implications sur les THV sont pourtant depuis longtemps au centre des débats sur l'exploitation des populations de poissons (SUTHERLAND 1990, BROWMAN 2000, LAW 2000, 2002). Prélever les plus gros individus et conserver les plus petits est considéré comme une pratique d'exploitation adaptée. A tel point qu'à travers le monde de nombreuses législations appliquent ce principe (ROCHET *et al.* 2000). Une accumulation d'évidences théoriques et empiriques ont cependant démontré que ce mode de prélèvement sélectif modifie les caractéristiques génétiques des espèces exploitées et à terme le rendement et la biomasse de la population (SUTHERLAND 1990, BROWMAN 2000, RATNER & LANDE 2001, LAW 2000, CONOVER & MUNCH 2002, LAW 2002). Parmi les meilleurs exemples, citons le cas de la morue (*Gadus morhua*) et du saumon (*Onchorhynchus gorbucha*), où la masse moyenne des individus a fortement diminué depuis le début de leur pêche commerciale (LAW 2000).

TAB. 5.1 – Quelques valeurs d'héritabilité (h^2) de traits morphologiques susceptibles d'être sélectionnés à la chasse chez différentes espèces d'ongulés.

Étude	Espèce	Traits	N	Population	Age	h^2 (ET)
LUKEFAHR & JACOBSON (1998)	<i>Odocoileus virginianus</i>	masse des bois	412	captive	3.5-7.5	0.43 (0.16)
WILLIAMS <i>et al.</i> (1994)	<i>Odocoileus virginianus</i>	masse des bois	146	captive	1.5	0.71-0.75
KRUUK <i>et al.</i> (2002)	<i>Cervus elaphus</i>	masse des bois	174	sauvage	5-16	0.35 (0.11)
COLTMAN <i>et al.</i> (2003)	<i>Ovis canadensis</i>	longueur des cornes	192	sauvage	2-4	0.69 (0.10)
COLTMAN <i>et al.</i> (2003)	<i>Ovis canadensis</i>	masse corporelle	192	sauvage	2-4	0.41 (0.11)
RÉALE <i>et al.</i> (1999b)	<i>Ovis canadensis</i>	masse corporelle	142	sauvage	5-11	0.39-0.57 (0.18-0.18)

Chez les ongulés, ce n'est que récemment que HARRIS *et al.* (2002) puis FESTA-BIANCHET (2003) ont "appelé" les biologistes à porter plus d'attention au rôle évolutif de la chasse lorsque celle-ci opère une sélection directionnelle sur la base de traits phénotypiques. Les auteurs font principalement références au rôle de la chasse au trophée pour laquelle le chasseur sélectionne l'animal sur la base de caractéristiques morphologiques connues pour être héréditaires⁵². Ainsi, dans la mesure où une grande proportion de la variabilité de la taille de ces traits est génétiquement déterminée (Tab. 5.1), un prélèvement sélectif pourrait conduire à une situation tout à fait paradoxale. La chasse diminuerait la probabilité

⁵²L'héritabilité (h^2) est une caractéristique spécifique à la population et mesure l'importance de la composante génétique relativement à la composante environnementale dans l'expression du phénotype.

que les animaux porteurs des allèles associés aux caractéristiques sélectionnées puissent transmettre leurs gènes aux générations futures. Le chasseur contre sélectionnerait ainsi le phénotype recherché (HARRIS *et al.* 2002, COLTMAN *et al.* 2003, FESTA-BIANCHET 2003).

THELEN (1991) a développé pour le cerf (voir aussi HUNDERTMARK *et al.* 1993, 1998 chez l'élan) une approche théorique afin de tester cette hypothèse. Il met en évidence que la fréquence des allèles associée à la taille du trophée diminue lorsque la chasse fixe une taille minimum de prélèvement⁵³, et ce quel que soit l'héritabilité du caractère sélectionné (h^2 varie de 25% à 75%). Ces résultats ont pu être confirmés sur des populations sauvages soumises à un prélèvement sélectif (HARTL *et al.* 1991, 1995, 2003). Plus récemment, COLTMAN *et al.* (2003) ont apporté la preuve évidente du rôle évolutif de la chasse au trophée chez le mouflon des Rocheuses grâce à 30 ans de suivi et à la connaissance quasi complète du pedigree de tous les animaux de la population. Ils confirment chez cette espèce la forte héritabilité de la taille du trophée et de la masse corporelle (Tab. 5.1) et la forte corrélation génétique entre ces deux caractéristiques ($r = 0.84 \pm 0.10$). Ils ajoutent à cela la preuve que les mâles prélevés ont génétiquement une valeur reproductive pour la taille des cornes et le poids plus élevée que celle des autres mâles. Sous un régime de chasse sélective, ils montrent alors une diminution importante de ces caractéristiques morphologiques au cours du temps : par exemple, de -23% et -29% pour le poids et la longueur des cornes, respectivement, chez les mâles de 4 ans.

Nous observons le même phénomène dans la population de mouflons du Caroux-Espinouse (**Article 8** et voir aussi DUBAS & JEZIERSKI 1989⁵⁴ et SHEA & VANDERHOOF 1999 chez des cervidés). Dans cette population les mâles font l'objet depuis plus de 20 ans d'un prélèvement sélectif des plus gros animaux et des plus beaux trophées. Durant la même période, la taille des individus, leur masse corporelle et les mensurations de leur trophée (pour les mâles) ont fortement diminué (entre 10.7% et 46.3%) et ce quelle que soit la classe d'âge et de sexe. La sélection opérée est d'ailleurs probablement plus intense encore que celle dont souffre la population étudiée par COLTMAN *et al.* (2003). Dans le Caroux-Espinouse, l'accessibilité générale des mâles (pistes, nombre de mâles présents) est bien meilleure que pour l'espèce Nord-Américaine (M. FESTA-BIANCHET, *comm. pers.*) et il n'y a pratiquement aucune restriction pour le tir des mâles du moment que le chasseur offre des garanties financières⁵⁵. Nous n'avons malheureusement pas pu examiner la base génétique des changements observés. Il est en effet rare de pouvoir disposer à la fois de données biométriques et génétiques sur une population exploitée (DUBAS & JEZIERSKI 1989, SHEA & VANDERHOOF 1999). Le problème alors est de pouvoir s'assurer que les changements observés ne sont pas le résultat de facteurs confondants tels que la densité (DUBAS & JEZIERSKI 1989) ou l'habitat dans lequel évolue les animaux (MERILÄ *et al.* 2001, **Article 8**). Nous avons cependant pu mettre en évidence que pour une même longueur

⁵³Ce qui est le cas dans de nombreuses populations d'ongulés (*e.g.*, BENDER & MILLER 1999, HARRIS & PLETSCHER 2002, SINGER & ZEIGENFUSS 2002, COLTMAN *et al.* 2003).

⁵⁴Avec cependant dans cette étude un problème de confusion d'effet avec la densité.

⁵⁵Le prix d'un trophée mâle peut facilement dépasser les 1500€.

de corne, l'écartement était beaucoup moins important à l'heure actuelle qu'au début de l'exploitation de la population. En d'autres termes, la forme du trophée a changé. Or, les animaux présentant un trophée proche du type originel corse, *i.e.*, dont l'écartement entre les cornes est important (voir Fig. 7.8, **Article 8**), sont les plus recherchés. Le prélèvement pourrait donc avoir été suffisamment sélectif pour modifier la fréquence des allèles associés à la morphologie du trophée et conduire aux changements observés.

Le potentiel impact évolutif de la chasse sportive va évidemment dépendre du système d'accouplement de l'espèce. COLTMAN *et al.* (2002) mettent en évidence chez le mouflon des Rocheuses qu'un mâle dominant peut monopoliser une forte proportion des paternités (35.5%). Le tir sélectif de certains mâles dans un tel système aura des implications génétiques beaucoup plus importantes sur les générations futures, que chez une espèce où les paternités sont partagées entre un plus grand nombre de mâles.

5.3.2 Et s'il valait mieux être petit, "moche" et stressé pour pouvoir se reproduire ?

La chasse au trophée ne modifie pas les caractéristiques morphologiques des populations simplement en retirant les individus les plus beaux et en les empêchant de se reproduire. Les mécanismes qui conduisent aux réductions observées sont plus complexes et font tous appel à des changements évolutifs dans les populations exploitées. Les expériences menées sur les populations de poissons sont encore une fois une bonne introduction en la matière (SUTHERLAND 1990, BROWMAN 2000, LAW 2000, ROCHET *et al.* 2000, CONOVER & MUNCH 2002, LAW 2002). Elles montrent qu'aussi bien le patron de reproduction que de croissance ou de survie peut être affecté par le prélèvement sélectif d'une certaine taille d'individu, la réponse étant souvent dans la direction opposée au type de sélection appliquée (KIRKPATRICK & LANDE 1989). En exerçant une mortalité sélective sur les poissons de grandes tailles, les pêches commerciales contre-sélectionnent les animaux dont la croissance est rapide, ceux qui atteignent des tailles importantes et augmentent artificiellement la mortalité adulte (BROWMAN 2000, LAW 2000). La sélection pratiquée favorise ainsi une maturité sexuelle précoce, une augmentation de l'effort de reproduction et les génotypes dont la croissance est plus lente et qui atteignent une taille adulte plus petite.

La chasse au trophée est susceptible d'avoir les mêmes conséquences. Les animaux dont la croissance des cornes est rapide atteignent avant les autres les dimensions recherchées par les chasseurs. Ils augmentent ainsi le risque d'être tirés jeunes et, par conséquent, diminuent leur contribution génétique aux générations futures. Les espèces dont la croissance des cornes intervient principalement durant les premières années de vie (*e.g.*, 70% à 90% au bout de 3 ans chez le chamois, la chèvre des Rocheuses et le mouflon FESTA-BIANCHET 2003, **Article 1**) seront plus sensibles à cette sélection que les espèces (*e.g.*, bouquetin Toïgo *et al.* 1999) dont la croissance des cornes s'étale sur une plus longue période laissant la possibilité aux animaux de se reproduire avant de pouvoir motiver une quelconque sélection. Chez le mouflon des Rocheuses le trophée des mâles atteint 90% de sa longueur

définitive à 6 ans. C'est à cet âge que les mâles seront capables de défendre des femelles et de participer ainsi plus activement à la reproduction (GEIST 1971). Outre le fait qu'un mâle à trophée aura de grandes chances de mourir jeune⁵⁶ et donc peu d'occasions de se reproduire, il ne pourra probablement pas profiter de l'avantage reproductif que lui confère ses cornes (FESTA-BIANCHET 2003). En effet, COLTMAN *et al.* (2002) ont récemment mis en évidence que l'avantage conféré par des grandes cornes lors des combats ne semble être significatif qu'à partir de 7 ans. Des cornes plus petites ou dont la croissance est plus lente ne seront donc pas forcément un handicap avant 7 ans dans la mesure où la reproduction est alors essentiellement basée sur des stratégies alternatives qui ne nécessitent pas la défense d'une femelle (HOGG 1984, COLTMAN *et al.* 2002). Au-delà de 7 ans, de petites cornes affecteront d'autant moins le succès reproducteur des mâles que la chasse aura prélevée les plus sérieux compétiteurs. Ainsi des animaux dont le phénotype aurait été contre sélectionné dans des conditions naturelles se voient donnée la possibilité de contribuer plus largement au patrimoine génétique des générations futures.

Nous mettons ainsi en évidence que l'âge auquel les mâles de la population de mouflons du Caroux-Espinouse atteignent un trophée de qualité a significativement augmenté au cours du temps (de 3-4 ans sur une période de 20 ans), suggérant une contre sélection des individus dont la croissance des cornes est rapide (**l'Article 8**). Ce résultat indique aussi une certaine capacité sur le long-terme à compenser pour une croissance initiale plus faible (voir aussi HOEFS 1982), puisque les mâles atteignent toujours, mais après un plus grand nombre d'années, des mensurations importantes. Comme pour COLTMAN *et al.* (2003), il se pourrait que l'on observe ici une microévolution (MERILÄ *et al.* 2001), *i.e.*, un processus d'évolution à petite échelle, où l'on observe des changements génétiques entre générations à l'intérieur d'une espèce, en réponse à la sélection directionnelle engendrée par la chasse au trophée. Le prélèvement sélectif ne se limite cependant pas aux plus beaux trophées. Lorsque la viande est la valeur économique recherchée, c'est les plus gros animaux qui sont sélectivement prélevés. SOLBERG *et al.* (2000) montrent ainsi chez les mâles d'élan que la probabilité de mourir augmente de 0.2% par kilogramme. Il ne suffit donc pas d'avoir des petites cornes, il faut aussi être petit et maigre pour augmenter ses chances de survivre à la chasse !

Les mâles ne sont cependant pas les seuls concernés par une chasse au trophée. Chez le mouflon méditerranéen, la présence de cornes chez les femelles, qui n'est pas systématique (**Chapitre 1**), est un critère particulièrement recherché par bon nombre de chasseurs. Deux raisons à cela : peu de populations introduites sur le continent Européen présentent cette caractéristique qui s'est perdue suite aux nombreux brassages génétiques dont à fait l'objet l'espèce ; ce caractère est typique de la population de Bavella en Corse où la proportion de femelles cornues peut atteindre 75% (MAUDET & DUBRAY 2002). L'espèce n'étant pas chassée sur son île d'origine, le chasseur souhaitant un trophée de femelle

⁵⁶Un mâle de mouflon des Rocheuses a très peu de chance de survivre durant la saison de chasse où son tir est devenu légal, *i.e.*, lorsqu'il a atteint la taille de trophée minimum autorisant son tir (FESTA-BIANCHET 2003).

cornue n'a donc que peu d'opportunités. La population de mouflons du Caroux-Espinouse est d'ailleurs en partie réputée pour sa forte proportion de femelles cornues (**addendum de l'Article 8**). Les femelles cornues, comme les mâles dont le trophée est de type corse, ont été activement prélevées dans cette population puisqu'aucune restriction n'existait. Mêmes pratiques, mêmes conséquences : la proportion de femelles cornues s'est effondrée ces 20 dernières années de 50% en 1980 elle est passée à environ 20% en 2000 (**addendum de l'Article 8**). Les bases génétiques sont probablement plus complexes ici dans la mesure où les individus introduits ont une origine mixte et que le déterminisme génétique de ce caractère n'est pas connu (voir **Article 8** pour une discussion). La disparition de caractère n'est cependant pas l'apanage des femelles de mouflon : les éléphants, aussi bien mâles que femelles, ont payé un lourd tribut à la présence de leurs défenses. Dans le South Luangwa National Park en Zambie, la proportion de femelles sans défense a augmenté de 10.5% à 38.2% entre 1969 et 1989 (JACHMANN *et al.* 1995, et voir aussi WHITEHOUSE 2002).

Enfin, imaginons un individu qui disparaît à la moindre alerte. Ce comportement diminue le risque d'être tiré, et augmente ses chances de transférer ses gènes et de répandre à travers la population son génotype. Dans ce cas, la chasse ne favorise plus seulement les animaux dont la croissance est lente, le trophée petit, mais aussi les plus malins ou les plus farouches. Bien qu'il soit impossible d'étudier sérieusement la première alternative, la seconde a déjà ses adeptes (MATHIEU 2005). Bénéfice alors pour l'individu face au retour probable des prédateurs ? ou nouvelle source de problème pour la démographie de leurs populations ? Il est évidemment très difficile de tester ces hypothèses. L'approche comparative sur des populations géographiquement proches mais soumises à des pressions de chasse radicalement différentes pourrait déjà apporter des indications. Il faudra en contre partie être capable de trouver une mesure fiable des conséquences physiologiques et biochimiques de la chasse (*e.g.*, mesure telle que la fréquence cardiaque, MCARTHUR *et al.* 1979, 1982 ou mesure du niveau dans le sang d'hormones de stress comme le cortisol BATESON & BRADSHAW 1997, BOONSTRA 2005). En cela les nouvelles méthodes d'analyse de composé organique comme le SPIR (Spectrométrie dans le Proche Infra-Rouge, voir LEMBKE 2005 pour une application) pourraient être prometteuses puisqu'elles permettent de traiter rapidement de nombreux échantillons, à moindre coût, et d'obtenir le niveau de cortisol à partir, notamment, de l'analyse des fèces (PH. LECOMTE, *comm. pers.*).

5.3.3 Vers un patron de reproduction “domestiqué”

L'expérience des pêcheries nous montre qu'au-delà des changements morphologiques, le prélèvement sélectif modifie la stratégie d'allocation d'énergie qui est déplacée des tissus somatiques aux tissus reproducteurs (SUTHERLAND 1990, BROWMAN 2000, LAW 2000, CONOVER & MUNCH 2002, LAW 2002, ROCHET *et al.* 2000). Prenons l'exemple d'un système de pêche commerciale qui prélève dans la population les poissons de plus de 4 ans alors que leur maturité sexuelle est atteinte entre 2 et 8 ans. Dans cette situation les individus dont la maturation sexuelle est précoce contribueront plus largement aux générations futures et

seront donc positivement sélectionnés (BROWMAN 2000). Cette vision est simpliste et les contraintes évolutives pourraient être différentes entre un ongulé dont la taille de portée dépasse rarement 3^{57} (GAILLARD *et al.* 2000b) et un poisson comme la morue qui peut pondre plus de 500 000 oeufs (HUTCHINGS 2000). Il existe dans tous les cas des compromis entre les différents THV qui ont été retenus par la sélection naturelle (LAW 1979, STEARNS 1992). Une espèce dont la survie adulte est faible doit pouvoir se reproduire rapidement et avoir une fécondité importante et/ou une survie juvénile forte (LAW 1979, HARVEY & ZAMMUTO 1985). Au contraire, une espèce longévive qui donne naissance à un nombre limité de jeunes a tout intérêt à privilégier sa condition, pour augmenter sa survie et donc le nombre d'occasions qui lui seront offertes pour se reproduire. Elle pourra notamment, pour privilégier sa condition, limiter l'allocation d'énergie au(x) jeune(s), dans la mesure où la survie juvénile est plus faible et plus variable que la survie adulte (GAILLARD *et al.* 1998b, 2000b, voir Fig. 2.1 **Chapitre 2**).

Les ongulés, plus spécialement les femelles (GAILLARD & YOCCOZ 2003), ont évolué vers une faible mortalité adulte. En augmentant artificiellement cette mortalité, la chasse pourrait donc augmenter l'investissement reproductif chez les jeunes individus, aussi bien mâle que femelle. Si, par exemple, la probabilité d'atteindre 5 ans est très faible à cause de la chasse, les individus seront sélectionnés pour augmenter leur contribution reproductrice au début de leur vie et la survie de leur jeune, quitte en retour à diminuer leur survie sur le plus long terme. C'est exactement ce qui se passe chez les espèces domestiques sélectionnées pour leur capacité à se reproduire mais dont la longévité est plus faible et la sénescence reproductrice plus précoce que leurs parents sauvages (MYSTERUD *et al.* 2002b, FESTA-BIANCHET 2003). Les chasseurs en augmentant artificiellement la survie des femelles suitées, qu'ils évitent en général de tuer, favoriseront l'apparition d'un tel génotype où l'investissement reproductif est important et précoce (*e.g.*, chez l'élan SOLBERG *et al.* 2000).

Même si ERICSSON *et al.* (2001) ont suggéré chez l'élan que la chasse augmentait l'effort de reproduction des jeunes femelles et favorisait par conséquent une sénescence reproductrice plus précoce, il existe encore peu d'évidences empiriques chez les ongulés d'un tel phénomène. Encore une fois, le problème est de pouvoir discerner entre des changements évolutifs liés à la chasse et les effets environnementaux. Dans les pêcheries, il semblerait par exemple que les changements phénotypiques observés ne soient pas uniquement le fait de changements évolutifs (SUTHERLAND 1990, BROWMAN 2000, CONOVER & MUNCH 2002, LAW 2002). Certaines pressions de sélection liées à la compétition intra-spécifique seraient en effet relâchées par l'exploitation des populations qui réduit la biomasse de poissons. En présence d'une nourriture plus abondante, la maturité sexuelle des animaux serait alors plus précoce et leur investissement reproductif plus important (LAW 2000, ROCHET *et al.* 2000, BROWMAN 2000). La chasse pourrait très bien conduire à la même situation dans les populations d'ongulés où la variation de nombreux THV est densité-dépendante (FOWLER 1987) et notamment la performance reproductrice des femelles primipares (BONENFANT

⁵⁷Sauf chez le sanglier où elle peut atteindre plus de 10 nouveau-nés (BIEBER & RUF 2005).

2004).

5.3.4 Trophée et valeur sélective

En produisant des individus plus légers, avec des plus petites cornes (DUBAS & JEZIERSKI 1989, SHEA & VANDERHOOF 1999, COLTMAN *et al.* 2002, **Article 8**), la chasse au trophée n'est probablement pas sans conséquences pour la dynamique des populations. En effet, chez les ongulés de nombreux THV, telle que la survie (GUINNESS *et al.* 1978, CLUTTON-BROCK *et al.* 1992a, FESTA-BIANCHET *et al.* 1997, GAILLARD *et al.* 2000a, ROSE *et al.* 1998, LOISON *et al.* 1999d) et la reproduction (ALBON *et al.* 1987, SÆTHER & HEIM 1993, HEWISON 1996, SAND 1996, FESTA-BIANCHET *et al.* 2000), sont étroitement dépendants de la masse corporelle de l'animal (GAILLARD *et al.* 2000b). En outre, la masse est connue chez le mouton de Soay pour être génétiquement corrélée avec la résistance aux parasites intestinaux aussi bien chez les mâles que chez les femelles (COLTMAN *et al.* 2001). Il semble d'ailleurs qu'une diminution de la masse corporelle des individus diminue leur capacité immune (COLTMAN *et al.* 2001) et augmente le risque d'épidémie (JORGENSEN *et al.* 1997, MONELLO *et al.* 2001). Or, chez les mouflons des Rocheuses, par exemple, les épidémies de pneumonie peuvent décimer voire éliminer complètement les populations (MONELLO *et al.* 2001) et influencent donc fortement leur probabilité de persistance (SINGER *et al.* 2001).

Le rôle de la masse corporelle sur les THV est bien connu. On sait par contre beaucoup moins de choses des conséquences biologiques de la variation de taille des cornes (DUBAS & JEZIERSKI 1989, SHEA & VANDERHOOF 1999, COLTMAN *et al.* 2003, **Article 8**) et d'une modification de la forme du trophée (**Article 8**). Chez le mouflon des Rocheuses, la variabilité génétique, au moins des animaux de plus de 5 ans, serait corrélée avec la taille de leurs cornes (FITZSIMMONS *et al.* 1995). Plus les animaux ont de grandes cornes plus ils seraient hétérozygotes (voir aussi SCRIBNER *et al.* 1989). Or, l'hétérozygotie serait positivement associée à la valeur sélective des individus (COLTMAN *et al.* 1999, SLATE *et al.* 2000). Il existe cependant des contre-exemples où aucune relation n'a été mise en évidence entre la taille du trophée et l'hétérozygotie (HARTL *et al.* 1991 chez le cerf). D'autre part, la perte de variabilité génétique, conséquence d'une diminution de la longueur des cornes, est probablement réversible. Les descendants des individus hétérozygotes sont en effet susceptibles, à la génération suivante, de minimiser les effets délétères d'un prélèvement sélectif. Ces aspects méritent dans tous les cas une certaine attention. Une perte de la variabilité génétique à l'intérieur des populations, sous l'action d'un prélèvement sélectif quel qu'il soit (*e.g.*, HARTL *et al.* 1991), pourrait en effet réduire à long terme la capacité de la population à s'adapter aux variations environnementales (FESTA-BIANCHET 2003).

En ce qui concerne la forme du trophée, la population du Caroux-Espinouse permet d'illustrer comment la chasse, en poussant les traits des animaux au-delà de leur optimum naturel, peut avoir de profondes conséquences biologiques. Dans cette population, certains mâles voient leurs cornes croître de telle façon que la pointe se dirige vers l'en-

colure, perfore le cuir, puis la chair, provoquant des infections susceptibles de conduire à la mort (CUGNASSE 1992). La chasse au trophée telle qu'elle est pratiquée ici contre sélectionne les trophées écartés, beaucoup plus ouverts, phénotype typique des populations corses. Elle pourrait ainsi favoriser le morphotype “corne rentrante” inexistant dans les populations naturelles, non chassées, de Corse (CUGNASSE 1992). Sans nécessairement provoquer l'apparition de cornes rentrantes, la diminution enregistrée de l'écartement des trophées (**Article 8**), favorise l'accrochement entre les cornes des mâles lors du rut et des joutes épaule contre épaule⁵⁸, conduisant à la mort si les protagonistes n'arrivent pas à se décrocher. Dans les deux cas, c'est encore une fois la mortalité des mâles adultes qui est augmentée, cette fois indirectement, avec toutes les conséquences déjà abordées.

Il existe enfin un cas particulier de chasse sélective largement répandue en Europe où le prélèvement est biaisé contre les animaux aux phénotypes indésirables, notamment avec l'idée (fausse, mais voir ci-dessous) que cette approche compense le tir sélectif des animaux à trophées. Ce prélèvement concerne aussi bien les animaux dont les cornes n'ont pas suivi un développement normal, sont asymétriques, ou les animaux dont le pelage présente des anomalies (*e.g.*, taches blanches chez le mouflon suggérant leur hybridation avec des individus domestiques, **Article 6**). Or, chez le cerf, le tir sélectif de jeunes mâles aux trophées indésirables augmente la fréquence d'un allèle spécifique et réduit ainsi la variabilité génétique au locus associé (HARTL *et al.* 1991, 1995). Cette variabilité est pourtant connue par ailleurs pour augmenter la survie des jeunes femelles et leur fertilité (PEMBERTON *et al.* 1988, 1991). Bien qu'il existe peu d'exemples comme celui-ci, il est probable qu'en sélectionnant un trait sur la base de considérations anthropiques, l'Homme contre-sélectionne, sans le savoir, un certain nombre de traits qui ont une valeur adaptative pour l'animal (HARRIS *et al.* 2002). La sélection naturelle impose en effet des compromis entre les différentes composantes de la valeur sélective d'un individu (STEARNS 1992). Lorsque l'Homme cherche “à améliorer” les espèces chassées en pratiquant une sélection directionnelle ou au contraire prélève les “meilleurs” individus selon ses propres critères, il s'avère capable de modifier le patrimoine génétique des populations. Ces changements peuvent avoir en retour des conséquences qui ne sont pas forcément immédiates ni même détectables. En particulier, la persistance d'allèles rares dans la population, qui fournissent à long terme un potentiel adaptatif pour celle-ci (HARRIS *et al.* 2002), semble particulièrement sensible à la sélection artificielle (HARTL *et al.* 1991).

5.4 Plus loin dans la manipulation des populations : le cas du mouflon

L'existence dans la quasi totalité des populations continentales de mouflons d'individus à robe uniformément colorée allant des bruns presque noirs à des jaune-crème (robe “isabelle”), ou présentant des taches blanches dont l'étendue est plus ou moins importante

⁵⁸Phénomène plus connu avec les bois des cervidés.

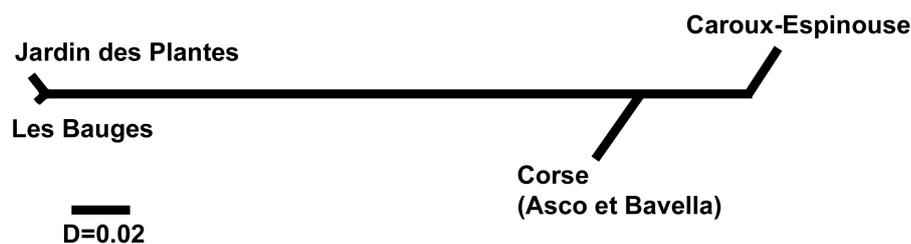


FIG. 5.1 – Réseau sans racine (pas d’hypothèse d’horloge moléculaire) montrant la proximité génétique entre populations de mouflons pour deux protéines du sang, la transférine et l’hémoglobine (adapté de MONTGELARD *et al.* 1994). La population du Jardin des Plantes est en partie à l’origine de la souche de mouflons de Chambord.

(CORTI *et al.* 1994) témoigne d’une grande variabilité phénotypique chez le mouflon en dehors de ses îles d’origine. Dans une même population, il est possible d’observer toute la gamme de coloris. Dans la mesure où il est fort probable qu’une tache blanche permanente n’est pas un avantage face à un prédateur, nous pouvons raisonnablement considérer que cette variabilité est en grande partie d’origine anthropique. Il est probable qu’elle fasse suite aux nombreux croisements dont à fait l’objet l’espèce au cours de son introduction sur le continent européen (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, ULOTH 1972, BON *et al.* 1991, CUGNASSE 1994, **Chapitre 1, Article 6**). Certains de ces croisements sont intervenus fortuitement alors que l’espèce était au contact d’autres ovins, domestiques ou sauvages (LUDDENI 1993). Ils relèvent aussi souvent d’une volonté zootechnique de modifier la forme des cornes des mâles, d’augmenter leur taille et leur vitesse de croissance pour que l’animal atteigne rapidement la taille de récolte (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PIEGERT & ULOTH 2005). Ainsi les croisements ont fait intervenir des individus d’autres espèces (*e.g.*, l’Urial) dont on recherchait à acquérir les caractéristiques morphologiques (PIEGERT & ULOTH 2005).

Quoiqu’il en soit, les populations de mouflons introduites ont hérité d’une origine génétique complexe et pour partie domestique (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, ULOTH 1972, BON *et al.* 1991, CUGNASSE 1994, **Chapitre 1, Article 6**). A titre d’exemple, un grand nombre de populations françaises de mouflons a été initié à partir de la souche du parc de Chambord (CUGNASSE 1997a) dont les animaux ont diverses origines (DE BEAUFORT 1970, CHAUVIÈRE 1978) dont la Corse, les Bauges (après 1961), la Tchécoslovaquie, et trois zoos : le Jardin des Plantes (Fig. 5.1), le Zoo de Vincennes et le parc de Clères (76). Dans les quatre derniers cas les animaux ont eux-mêmes une origine mixte : Corse, Sardaigne et plusieurs zoos allemands (*e.g.*, Hambourg, Hanovre). Pour certains des animaux fondateurs (*e.g.*, 4 au Jardin des Plantes, MONTGELARD *et al.* 1994) l’origine est d’ailleurs parfois inconnue. La souche de Chambord est à l’origine de la population des Bauges (**Article 6**), elle-même fondatrice d’une majorité des populations de mouflons en France (CUGNASSE & HOUSSIN 1993), principalement dans les Alpes. Au vu de l’origine génétique

de cette souche, on comprend mieux les caractéristiques phénotypiques, proches des ovins domestiques, de certaines populations : mâles sans cornes, animaux complètement blancs, faible proportion de femelles cornues (l'absence est même plutôt la règle), observations de deux mises bas dans l'année... (DE BEAUFORT 1970, CHAUVIÈRE 1978, GIFFIN 1979, LÜPS *et al.* 2003, **Article 6**).

Parmi les populations introduites, de nombreuses sont artificiellement nourries, soit pour augmenter leur productivité (BRIEDERMANN 1992, NAHLIK 2001), soit pour leur permettre de survivre dans un habitat qui ne correspond pas aux exigences écologiques de l'espèce (*e.g.*, forêts de résineux des pays de l'Est, NAHLIK 2001, WELLER 2001). La manipulation cynégétique peut donc prendre chez le mouflon des proportions considérables. Aucune étude n'avait pourtant considéré ses conséquences sur les THV. Certes, la variabilité inter-populationnelle, qui n'est pas seulement d'origine génétique mais aussi liée à la diversité des habitats dans lesquels le mouflon a été introduit, limite les possibilités de comparaison. C'est d'ailleurs ce qui nous a permis dans **l'Article 2** d'expliquer la faible fiabilité des critères d'âge universellement utilisés chez cette espèce. Cependant cette situation contrastée est aussi un avantage pour étudier et comprendre les facteurs à l'origine de la variation des THV chez cette espèce.

Dans **l'Article 6**, nous comparons le patron de reproduction de trois populations françaises : celle du Caroux-Espinouse et deux populations alpines. Alors que les femelles du Caroux-Espinouse sont sexuellement matures à 1 an $\frac{1}{2}$ et ne produisent qu'exceptionnellement des jumeaux (2.5%), les deux autres populations ont des performances reproductives, maturité sexuelle des agnelles et taux de gémellité important ($>10\%$), comparables à leurs cousins domestiques (SCHALLER 1977, LAND 1978, MICHELS *et al.* 2000) ou à des populations artificiellement nourries (MCCUTHEN 1977, BERGER 1982, BRIEDERMANN 1992, NAHLIK 2001). BOUSSÈS & RÉALE (1998) observent d'ailleurs eux aussi pour la population de mouflons des Kerguelen, dont les animaux fondateurs ont la même origine que les populations alpines, un taux de gémellité très fort pour l'espèce (33.8%). Dans le cas du Caroux-Espinouse, le patron de reproduction est similaire à celui des femelles corses dont la population du Caroux-Espinouse est principalement originaire et donc génétiquement proche (Fig. 5.1, **Article 6**). Dans les populations alpines, aucun des animaux fondateurs n'est de souche "pure" et l'environnement alpin offre des ressources de qualité durant la croissance des jeunes contrairement aux conditions rencontrées sur le massif du Caroux-Espinouse (sécheresse, **Article 9**). Les différences observées seraient ainsi la combinaison de deux facteurs bien connus pour affecter le patron de reproduction des ongulés (GEIST 1971, LAND 1978, ECCLES & SHACKLETON 1979, BERGER 1982, MICHELS *et al.* 2000) : l'origine génétique des individus qui leur confère une plasticité phénotypique reproductive, et notamment la capacité de produire des jumeaux comme les races domestiques, et les conditions environnementales qui influencent l'expression de ce phénotype.

A vouloir tout modifier l'Homme peut compromettre à terme la survie des populations. En effet, les individus qui ont fait l'objet d'une forte sélection anthropique ont souvent

des caractéristiques phénotypiques inadaptées aux conditions environnementales locales et aux pressions de sélection naturelle (*e.g.*, RÉALE *et al.* 2000 sur une population de moutons introduits au Kerguelen). Dans les deux populations alpines étudiées précédemment, les naissances interviennent en mars ou en avril alors que la hauteur de neige limite encore souvent l'accès à la nourriture (**Article 6**). Les années où le manteau neigeux est trop important, une large proportion des nouveau-nés périe (P. DOUVRE & J.-M. JULLIEN, *comm. pers.*). De plus, chez les femelles alpines, la capacité à se reproduire dès leur première année (effet environnemental et/ou génétique, **Article 6**) les expose dans un environnement alpin à un risque de mortalité plus élevé associé aux coûts énergétiques d'une première reproduction (FESTA-BIANCHET *et al.* 1995). De plus, à ce stade, les femelles ont un rapport volume/surface corporelle plus important qu'à l'âge adulte ce qui augmente leurs pertes thermiques.

5.5 Quels enseignements pour le gestionnaire et le biologiste ?

Pour aborder la gestion des populations exploitées, reprenons l'exemple précédent. Le mouflon a été introduit en France avant tout comme nouvelle espèce gibier, mais aussi en partie avec l'idée d'assurer la pérennité de l'espèce en danger sur son île d'origine (PFEFFER 1967). Les populations créées devaient dans une certaine mesure permettre de mieux comprendre les THV de cette espèce pour pouvoir proposer des mesures de gestion adaptées à la conservation de ses populations insulaires (DUBRAY 1991). A l'heure actuelle, et à notre connaissance, seule une population sauvage⁵⁹ présente sur le continent français serait de souche "pure". Or, au vu des conséquences de l'hybridation sur les THV (**Article 6**), toute extrapolation à la souche corse des résultats obtenus sur d'autres populations serait inconcevable (excepté peut-être pour la population du Caroux-Espinouse principalement fondée à partir de mouflons corses). Le deuxième objectif semblent donc très loin d'avoir été remplis. Et l'on peut même se demander au vu des résultats obtenus dans l'**Article 6**, si les mouflons qui peuplent certains massifs français ne méritent pas l'appellation de "moutons sauvages", tant leurs caractéristiques reproductives sont comparables (voir **Article 6**) à des espèces férales comme le mouton de Soay (voir CLUTTON-BROCK *et al.* 1991).

D'un point de vue économique, la chasse est par contre une vraie réussite. La chasse au trophée est une activité générant des millions de dollars de bénéfice aux États-Unis, au Canada et en Alaska où plus de 2 000 béliers du mouflon des Rocheuses sont tirés chaque

⁵⁹Population de Graves-Clamensane (04), elle même originaire d'une population en enclos gérée par l'Office National des Forêts sur la commune de S^t-Paul les Durance (13). Cette dernière serait constituée uniquement de mouflons corses (deux agneaux) de la population de Bavella (CUGNASSE *et al.* 1990b). C'est d'ailleurs les mouflons de cet enclos qui ont été utilisés pour fonder, en partie, la population du Caroux-Espinouse (**Article 6**).

année (SINGER & ZEIGENFUSS 2002). L'Europe n'est pas en reste avec un prélèvement annuel de 30 000 mouffons (WELLER 2001), et l'on peut dire la même chose de l'Afrique (LEWIS & ALPERT 1997) et de l'Asie (HARRIS & PLETSCHER 2002). Localement la valorisation économique du gibier (*e.g.*, chasse, hôtellerie, tourisme) peut avoir des retombées financières très importantes. En Colombie Britannique la demande pour tirer un mâle de mouffon des Rocheuses est tellement forte que les rares permis disponibles peuvent se négocier aux enchères publiques plus de 100 000 \$US (WHITFIELD 2003). A une autre échelle, les retombées de la chasse se chiffrent à plus de 120 000 € par an dans le massif du Caroux-Espinouse (CUGNASSE 1995, LANG 2004).

La viabilité économique d'un tel système n'est pas seulement conditionnée par une exploitation numérique soutenable comme cela peut-être le problème lorsque l'espèce est chassée pour sa viande (SOLBERG *et al.* 2000, 2002, MILNER-GULLAND *et al.* 2003a, 2004). En provoquant une évolution vers des mâles à petites cornes (COLTMAN *et al.* 2003, **Article 8**), en modifiant la forme du trophée (*e.g.*, trophée de type corse, **Article 8**), ou en réduisant la fréquence d'un caractère recherché (*e.g.*, femelle cornue, **Article 8**), un prélèvement sélectif peut avoir les mêmes conséquences que la surexploitation : limiter les opportunités futures de chasse en réduisant la fréquence des trophées désirés. Quand on sait que la valeur de quelques centimètres de corne en plus pour un trophée record chez le mouffon des Rocheuses se chiffrent à des milliers de dollars (JORGENSEN *et al.* 1998, COLTMAN *et al.* 2003, WHITFIELD 2003), on comprend les conséquences économiques que peuvent avoir de tels changements. Et ce d'autant que chez cette espèce, la croissance des cornes qui intervient principalement durant les premières années de vie (75% après 4 ans, JORGENSEN *et al.* 1998) et l'absence de croissance compensatoire fait qu'un bélier qui a de petites cornes à 4 ans (et qui échappe donc au tir sélectif) aura de petites cornes toute sa vie (FESTA-BIANCHET *et al.* 2004).

Les problèmes de rendements associés à une chasse sélective sont bien connus des pêches commerciales où la production n'a cessé de diminuer ces dernières décennies suite à l'exploitation massive et sélective des stocks de poissons (SUTHERLAND 1990, BROWMAN 2000, LAW 2000, CONOVER & MUNCH 2002). Les expériences menées ont notamment mis en évidence que les effets négatifs des prélèvements pouvaient, malgré un changement de régime (prélèvement aléatoire par exemple), persister durant plusieurs générations (SUTHERLAND 1990), et seraient ainsi très difficiles à annuler (LAW 2000). Ces résultats devraient encourager les recherches sur les populations d'ongulés sauvages pour lesquelles nos connaissances sont encore très limitées (SOLBERG *et al.* 1999, HARRIS *et al.* 2002, FESTA-BIANCHET 2003). Il nous faut pouvoir déterminer les conditions dans lesquelles la chasse peut avoir des implications évolutives. Même si idéalement les études devraient se baser sur des données génétiques, les biologistes pourraient aussi tirer avantage des nombreuses données déjà disponibles (*e.g.*, mensurations prises pour la cotation des trophées, **Article 8**). La manipulation des plans de chasse (*e.g.*, en Alberta sur le mouffon des Rocheuses FESTA-BIANCHET 2003) ou l'étude comparative de populations soumises à

des pressions de chasse différentes pourraient aussi constituer des alternatives d'études adaptées.

La composante spatiale de la dynamique des populations exploitées devra elle-aussi faire l'objet de toutes les attentions (TUCK & POSSINGHAM 1994, JONZEN *et al.* 2001, BROOKS & LEBRETON 2002) et plus particulièrement, les flux de gènes entre zones protégées et non protégées. Dans la population du Caroux-Espinouse, une partie des mâles de la réserve ont leur domaine vital, hors rut, dans les vallées adjacentes chassées (MAUBLANC *et al.* 1994, DUBOIS *et al.* 1996, MARTINS *et al.* 2002). Ces mâles, soumis aux effets sélectifs de la chasse, pourraient très bien être en partie à l'origine des changements morphologiques observés aussi à l'intérieur de la réserve (**Article 8**). A l'inverse, la réserve pourrait aussi fonctionner comme une source qui en alimentant les zones périphériques ("puits", *sensu* PULLIAM 1988) contrebalancerait les effets délétères de la chasse (*e.g.*, TENHUMBERG *et al.* 2004 chez le kangourou roux *Macropus rufus*, **addendum de l'Article 8**). La mise en place d'une (ou de plusieurs) zone(s) protégée(s) se devra cependant d'intégrer la dynamique complexe qui régit les mouvements et l'utilisation de l'espace (TUCK & POSSINGHAM 1994, JONZEN *et al.* 2001). Cette dynamique sera d'autant plus complexe à étudier qu'elle peut être influencée par les modes de chasse pratiqués (FORSYTH 1999, CLUTTON-BROCK *et al.* 2002, MYSTERUD *et al.* 2002a, MILNER-GULLAND *et al.* 2004).

Enfin, la conservation de l'intégrité génétique des espèces dépasse le simple cadre biologique. La chasse est pour ceux qui la pratiquent (au moins la majorité) une expérience du monde sauvage, étroitement liée aux forces naturelles qui ont produit les espèces chassées (DUNOYER DE NOIRMONT 1868, HARRIS *et al.* 2002). Peu de chasseurs trouveraient un intérêt à chasser une espèce élevée dans un zoo. De la même manière, il est probable que nos descendants préféreront avoir à interagir avec des espèces façonnées par leur environnement naturel plutôt qu'à l'image des désirs de l'Homme. Définir ce qui est naturel ou ne l'est pas pour des espèces qui ont pour la plupart évolué depuis des siècles (voir des millénaires) sous la pression de la chasse reste une question difficile (FESTA-BIANCHET 2003). Une telle réflexion devra, à notre sens, s'inspirer du fonctionnement d'un prédateur, l'Homme ayant finalement, dans de nombreux écosystèmes, pris sa place. Dans ce contexte, le prélèvement réalisé ne peut plus être uniquement basé sur des considérations esthétiques (chasse au trophée) mais se devra d'intégrer la biologie et l'écologie de l'espèce chassée.



Vue panoramique de la vallée du Vialais, coeur de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage du Caroux-Espinouse. (Photo : Daniel Maillard)

Chapitre 6

L'environnement et ses contraintes

Contents

6.1 Introduction	146
6.2 Vivre et survivre en environnement saisonnier	147
6.2.1 Quatre saisons pour structurer le patron de survie et de reproduction des populations	147
6.2.2 L'avènement des approches globales. Une nouvelle façon d'appréhender les processus écologiques en environnement saisonnier	154
6.3 Les changements climatiques globaux	161
6.3.1 Vers une saisonnalité plus complexe	161
6.3.2 Printemps-été : la pire des périodes ?	163
6.3.3 Un printemps plus précoce	165
6.4 Les contraintes environnementales vues à travers la notion d'habitat	167
6.4.1 L'habitat, un concept général aux multiples caractéristiques	167
6.4.2 Quand l'Homme façonne l'habitat et crée de nouvelles contraintes environnementales	168
6.5 Lorsque les contraintes deviennent densité-dépendantes	169
6.5.1 Un sujet de discordance. Définition et historique sur la notion de densité-dépendance	169
6.5.2 Un rôle fondamental, complémentaire, mais pas toujours évident	170
6.6 La gestion face aux contraintes environnementales	172

6.1 Introduction

“It is not the strongest of the species that survives, nor the most intelligent that survives. It is the one that is the most adaptable to change.”

CHARLES DARWIN (1809-1882)

Pourquoi ? Il suffit de prendre l'exemple extrême d'une espèce, constituée de clones dont chacun est uniformément, et parfaitement, adapté aux contraintes physiques et écologiques de l'environnement dans lequel il évolue. Du moment que celui-ci reste stable, aucun problème, l'espèce prospère. Introduisons dans cet environnement un nouvel agent pathogène, létal. Dans la mesure où tous les individus disposent des mêmes armes (se sont des clones), mais pas de celles qui permettent de résister à cet agent, l'espèce disparaît. La variabilité génétique est en quelque sorte là pour prévenir cette situation, *i.e.*, toujours disposer d'individus dont “l'arsenal” permet de s'adapter à un changement et qui assurent ainsi la pérennité de l'espèce. C'est dans ce sens que la sélection artificielle abordée au **Chapitre 5** pose un problème. Elle sélectionne artificiellement un génotype, pas forcément d'ailleurs le mieux adapté à l'environnement courant, réduit la variabilité génétique, et pourrait compromettre à terme la capacité des individus de la population à s'adapter à des changements environnementaux (FESTA-BIANCHET 2003).

Or, l'environnement est en grande partie stochastique et varie sans qu'il soit toujours possible, au moins à long terme, de prédire comment. On comprend alors la nécessité d'être “génétiquement préparé” aux changements et le rôle majeur de l'environnement comme facteur de limitation des populations (SÆTHER 1997). SOUTHWOOD (1977) en introduisant la notion de “contexte environnemental” (*habitat templet*) insiste d'ailleurs sur l'importance de prendre en compte l'environnement dans lequel évolue la population. Il reconnaît ainsi l'existence de mécanismes de sélection et d'adaptation en réponse aux contraintes physiques de l'habitat qui contribueraient, en complément de l'environnement biologique (ROFF 1992, STEARNS 1992), à façonner les stratégies des THV des espèces. Considérer avec attention l'environnement est donc une priorité et l'écologiste ne peut, au moins étymologiquement⁶⁰, s'y soustraire.

Étudier les mécanismes par lesquels l'environnement limite les populations n'est cependant pas si simple. Nous l'avons dit, l'environnement est variable. Mais cela n'est pas vrai partout, en tout cas pas dans les mêmes proportions. En milieu tempéré la prévisibilité de l'environnement d'une année sur l'autre est beaucoup plus faible que dans le désert. Les contraintes ne sont donc pas seulement différentes temporellement mais aussi géographiquement, et évidemment, les stratégies adoptées aussi. En milieu tempéré, la situation peut devenir rapidement très complexe. Par exemple, les animaux nés une année donnée ont peu de chance d'être soumis aux mêmes conditions que ceux nés l'année précédente (*e.g.*, RÉALE *et al.* 2000), et cela est reconnu pour avoir de profondes conséquences, directes ou indirectes, sur leurs THV (GAILLARD *et al.* 1997a, POST *et al.* 1997, ROSE *et al.*

⁶⁰“Écologie” vient du grec oïkos *habitat* et logos *connaissance*.

1998, FORCHHAMMER *et al.* 2001, PETTORELLI *et al.* 2002). Dans ces conditions, la dynamique d'une population d'ongulés peut alors tout aussi bien être stable d'une année sur l'autre (CLUTTON-BROCK *et al.* 1997a) que montrer périodiquement des variations (très⁶¹) importantes (BOUSSÈS *et al.* 1994, CLUTTON-BROCK *et al.* 1997a).

L'Homme intervient de multiples façons pour rendre cette relation population/environnement encore plus complexe. Par exemple, en modifiant artificiellement à une échelle globale, le climat, et à une échelle locale, l'environnement (FORMAN 1995, HANSKI 1999, WALTHER *et al.* 2002, WATKINSON *et al.* 2004, KING 2005, **Article 8**). Ou encore, tout simplement, en introduisant une espèce dans un nouvel habitat (BOUSSÈS *et al.* 1994, **Articles 6 et 8**). Dans tous les cas, les conséquences sont les mêmes : l'espèce doit faire face à de nouvelles contraintes environnementales, différentes de celles sous lesquelles elle a évolué. Quelles sont les conséquences du réchauffement climatique sur la dynamique des populations d'ongulés ? Voilà une des nombreuses questions que l'on serait en droit de se poser. Mais quelle que soit la question, la réponse passe obligatoirement par une meilleure définition de la relation entre les populations et leur environnement. Une approche plus générale du problème est donc à considérer. C'est ce que nous allons voir au cours de ce chapitre en tentant de comprendre comment les contraintes environnementales, qu'elles soient naturelles ou artificielles, limitent les populations.

6.2 Vivre et survivre en environnement saisonnier

6.2.1 Quatre saisons pour structurer le patron de survie et de reproduction des populations

6.2.1.1 Quels facteurs et quelles échelles de temps ?

La plupart des espèces d'ongulés qui ont été étudiées jusqu'à aujourd'hui occupent des environnements saisonniers (GAILLARD *et al.* 1998b, 2000b). Que ce soit le mouflon des Rocheuses où la saisonnalité s'exprime par des variations climatiques très marquées entre une longue saison hivernale et une courte saison estivale (HASS 1997) ou le grand koudou (*Tragelaphus strepsiceros*) en Afrique qui attend chaque année la saison des pluies (OWEN-SMITH 1990), tous les deux doivent faire face à des phénomènes environnementaux périodiques plus ou moins prévisibles qui règlent le fonctionnement démographique de leurs populations.

LACK (1966) fut l'un des premiers à considérer dans un cadre théorique le rôle des facteurs environnementaux en milieu saisonnier et à suggérer que ces derniers limitent la fécondité des espèces en déterminant la quantité de nourriture disponible durant la période favorable de l'année (*in* SÆTHER 1997). Chez de nombreuses espèces il a effectivement été

⁶¹Pour la population de moutons de Soay de l'archipel de S^t Kilda et pour la population de mouflons de l'archipel des Kerguelen, il existe une dynamique cyclique qui conduit périodiquement, tous les 3-5 ans, à la mort de plus de 50% des individus.

confirmé que l'âge de première reproduction ou bien encore la proportion de femelles reproductrices dépendait des conditions climatiques locales rencontrées au cours de la saison de végétation (Tab. 6.1). En fait, on sait aujourd'hui que le phénomène est bien plus général et que le patron de reproduction, tout comme le patron de survie, peuvent varier en fonction des conditions climatiques locales rencontrées toute l'année (Tab. 6.1). Ainsi, chez le cerf mullet PICTON (1979) montre que les précipitations, la température l'été, l'hiver et le printemps précèdent la parturition ainsi que l'été et l'automne suivant, déterminent le rapport faons/femelles observé en décembre-mars (voir PICTON 1979, Tab. 1, pg. 119). Les effets peuvent même être cumulatifs comme chez le cerf à queue blanche et l'orignal (MECH *et al.* 1987 et POST & STENSETH 1998 pour une réanalyse, voir aussi PATTERSON & POWER 2002). Chez ces deux espèces la hauteur de neige cumulée des trois hivers précédents affecte le rapport jeune/femelle et, aussi, chez l'orignal, le taux de gémellité des femelles. La hauteur de neige des sept hivers précédents affecte négativement la survie des faons de cette espèce. Cet exemple n'est pas isolé, et d'autres études (*e.g.*, PICTON 1979, 1984 chez le cerf mullet, PICTON 1984 chez le wapiti et le mouflon des Rocheuses et SOLBERG *et al.* 1999 chez l'élan) ont fait clairement le lien entre les conditions environnementales vécues par le passé, et plus particulièrement durant la phase de croissance de l'animal (ALBON *et al.* 1987, GAILLARD *et al.* 1997a, POST & STENSETH 1998, LOISON & LANGVATN 1998, KRUK *et al.* 1999b, LINDSTRÖM 1999, FESTA-BIANCHET *et al.* 2000, FORCHHAMMER *et al.* 2001, BECKERMAN *et al.* 2002), et la probabilité de survie et le succès de reproduction à long terme (effet cohorte *sensu* ALBON *et al.* 1987).

Beaucoup plus rares par contre sont les études (voir cependant HALLETT *et al.* 2004) où les effets démographiques d'une variable climatique sont considérés sur une courte échelle de temps (*e.g.*, la semaine). Ceci nécessite en effet de pouvoir suivre régulièrement une même cohorte avec suffisamment d'individus, et de pouvoir connaître à chaque pas de temps leur statut (*e.g.*, mort ou vivant). De même peu d'études ont documenté précisément l'impact de conditions climatiques extrêmes (*e.g.*, BARRETT 1982). Ce genre de phénomène n'est effectivement pas prévisible, par définition rare, et qu'à moins d'un suivi déjà en place il est difficile d'en rendre compte. Dans l'**Article 9**, c'est grâce au suivi hebdomadaire de 35 agneaux équipés d'un émetteur de mortalité que nous avons pu étudier les effets de la sécheresse exceptionnelle de 2003 (CIAIS *et al.* 2005) sur la population du Caroux-Espinouse. Nous avons à cette occasion pu mettre en évidence le rôle du niveau de précipitations à t et à $t-14/21$ jours sur la survie des agneaux à un instant t . Leur survie était par ailleurs complètement indépendant des fortes températures enregistrées. Dans cet exemple, la sécheresse a eu pour conséquence une mortalité très importante en comparaison avec ce qui était connu dans cette population (CRANSAC *et al.* 1997a, **Article 9**).

6.2.1.2 Mécanismes direct et indirect

Comprendre les relations de cause à effet entre variables climatiques et paramètres démographiques (voir Tab. 6.1) nécessite de déterminer les mécanismes mis en jeux. Il

TAB. 6.1 – Synthèse non exhaustive des études reportant une relation significative entre survie ou fécondité (ou tout autre estimateur de ces paramètres) et conditions climatiques locales (voir aussi WELADJI *et al.* 2002).

Espèces	Variable climatique	Paramètres démographiques ^a	Type de relation ^b	Référence
Cerf élaphe	Température en avril et mai l'année de naissance	Survie des femelles adultes (2-8 ans) et fécondité des femelles de 3 ans	↗	ALBON <i>et al.</i> 1987
	Degré jour en mai et juin de l'année avant la conception	Fécondité des femelles primipares	↘	LANGVATN <i>et al.</i> 1996
	Température en avril et nombre de jours de neige en janvier-mars avant la conception	Fécondité des femelles de 3 ans	↘	LANGVATN <i>et al.</i> 1996
	Température en janvier-mars	Fécondité des femelles primipares et survie adulte	↘ et ↗	CLUTTON-BROCK & ALBON 1982, COULSON <i>et al.</i> 2000
	Température et hauteur de neige en janvier-mars	Survie des faons	↘	LOISON & LANGVATN 1998
	Température en mai-juin	Survie des jeunes mâles (faon et yearling) et des adultes mâles	↘ et ↗	LOISON & LANGVATN 1998
	Hauteur de neige en octobre-avril	Survie des femelles ≥10 ans	↘	GARROT <i>et al.</i> 2003
	Précipitations en février	Survie adulte	↘	CLUTTON-BROCK & ALBON 1982
	Hauteur de neige et précipitations décembre-janvier	Survie des faons	↘	SMITH & ANDERSON 1998
	Température en janvier	Survie des femelles > faon	↗	SAUER & BOYCE 1983
	Température en mai et précipitations en juillet	Survie des femelles > faon	↘	SAUER & BOYCE 1983
	Précipitations en novembre	Survie des faons femelles	↘	SAUER & BOYCE 1983
	Température en juillet	Survie des faons femelles	↗	SAUER & BOYCE 1983
	Température avril-mai l'année de naissance des femelles	Succès de reproduction des femelles	↘	KRUUK <i>et al.</i> 1999b
Précipitations février-mars	Fécondité	↘	KRUUK <i>et al.</i> 1999a	

Suite page suivante ...

^aPour la survie, lorsque le sexe n'est pas précisé c'est qu'il s'agit des deux sexes.

^b↗ : corrélation positive, *i.e.*, lorsque la variable climatique augmente le paramètre démographique aussi; ↘ : corrélation négative, *i.e.*, lorsque la variable climatique augmente le paramètre démographique diminue.

... suite de la page précédente				
Espèces	Variable climatique	Paramètres démographiques ^a	Type de relation ^b	
			Référence	
Cerf à queue blanche	Accumulation de neige novembre-mai (sur plusieurs années) Accumulation de neige décembre-mars (sur une ou plusieurs années)	Rapport faons : femelles au printemps Fécondité des faons et des femelles adultes	↘ ↗ et ↘	MECH <i>et al.</i> 1987 PATTERSON & POWER 2002
Cerf mullet	Précipitations octobre-avril Contenu en eau de la couche neigeuse au 1 ^{er} mars et épaisseur au 1 ^{er} avril	Rapport faons : femelles en janvier Rapport faons : femelles en décembre-janvier	↗ ↘	SMITH & LECCOUNT 1979 PICTON 1984
Caribou	Accumulation de neige septembre-mai	Survie des faons	↘	ADAMS <i>et al.</i> 1995
Élan	Accumulation de neige novembre-mai (sur plusieurs années) Accumulation de neige janvier-mai	Rapports faons : femelles en automne-hiver et en été, et taux de géminellité Survie adulte	↘ ↘	MECH <i>et al.</i> 1987 ^c MODAFFERI & BECKER 1997
	Sévérité climatique (température et précipitations hiver/été)	Probabilité d'ovulation et d'ovulation multiple	↘	SAND 1996
Chevreuil	Température, hauteur de neige et nombre de jours de neige en novembre-mars	Probabilité d'implantation de l'embryon	↘	HEWISON & GAILLARD 2001
	Précipitations en mai-juin	Survie des faons	↗	GAILLARD <i>et al.</i> 1997 ^a
Renne	Hauteur de neige en octobre-mai	Rapport faons : femelle fin juin-début juillet	↘	SOLBERG <i>et al.</i> 2001
	Température et précipitations en hiver avant le rut	Fécondité	↘	LEE <i>et al.</i> 2000
	Température en automne avant le rut	Fécondité	↗	LEE <i>et al.</i> 2000
Mouton de Soay	Température en décembre-avril	Fécondité adulte et taille de portée	↘	COULSON <i>et al.</i> 2000

Suite page suivante ...

^aPour la survie, lorsque le sexe n'est pas précisé c'est qu'il s'agit des deux sexes.

^b ↗ : corrélation positive, *i.e.*, lorsque la variable climatique augmente le paramètre démographique aussi ; ↘ : corrélation négative, *i.e.*, lorsque la variable climatique augmente le paramètre démographique diminue.

^cVoir POST & STENSETH 1998 pour une réanalyse.

... suite de la page précédente				
Espèces	Variable climatique	Paramètres démographiques ^a	Type de relation ^b	Référence
Chamois	Précipitations en septembre-octobre	Survie des femelles > 8 ans	↗	LOISON <i>et al.</i> 1999c
	Température en avril-mai	Survie des femelles ≥ 1 an	↗	LOISON <i>et al.</i> 1999c
	Température en avril-mai	Survie des femelles > 10 ans	↗	LOISON <i>et al.</i> 1999c
	Température et précipitations en mai-juin	Survie des femelles ≥ 1 an	↗	LOISON <i>et al.</i> 1999c
Mouflon des Rocheuses	Température en décembre-mars, température maximum moyenne et précipitations en mai-juin	Survie néonatale des agneaux	↗	PORTIER <i>et al.</i> 1998
	Précipitations et température en mai-juin de l'année précédente	Survie hivernale des agneaux	↗	PORTIER <i>et al.</i> 1998
	Contenu en eau de la couche neigeuse et épaisseur au 1 ^{er} mars et au 1 ^{er} avril	Rapport faons : femelles en décembre-janvier	↘	PICTON 1984
Mouflon du désert	Précipitations novembre-mars	Rapport faons : femelles en décembre-janvier	↗	PICTON 1984
	Précipitations en septembre-octobre (durant la gestation) et vent (km/h) en janvier-avril	Rapport agneaux : femelles en septembre-octobre	↗	DOUGLAS & LESLIE JR. 1986
	Température maximale en mai	Rapport agneaux : brebis	↗	DOUGLAS 2001
	Précipitations en janvier-mars 2 ans avant la naissance des agneaux	Rapport agneaux : brebis	↗	DOUGLAS 2001
Mouflon méditerranéen	Précipitations juin-août	Survie des agneaux	↗	Article 9
Antilope Saiga	Température en décembre-janvier	Taille de portée et taux de fécondité	↘	COULSON <i>et al.</i> 2000
	Hauteur de neige	Survie juvénile	↗	SARNO <i>et al.</i> 1999
Grand Koudou	Précipitations en octobre-mars	Survie des femelles (juvénile, yearling et > 6 ans)	↗	OWEN-SMITH 1990

Fin

^aPour la survie, lorsque le sexe n'est pas précisé c'est qu'il s'agit des deux sexes.^b↗ : corrélation positive, *i.e.*, lorsque la variable climatique augmente le paramètre démographique aussi; ↘ : corrélation négative, *i.e.*, lorsque la variable climatique augmente le paramètre démographique diminue.

est possible de reconnaître deux modes d'action du climat : direct et indirect (LOISON *et al.* 1999c, STENSETH *et al.* 2002). Bien que le froid (*e.g.*, JEDRZEJEWSKI *et al.* 1992), par exemple, puisse être une cause directe de mortalité par hypo-thermie, ce n'est probablement pas une cause majeure susceptible de limiter les populations d'ongulés. Ces derniers ont en effet évolué sous des pressions sélectionnant les phénotypes les mieux adaptés aux rigueurs climatiques et capables de survivre dans des environnements extrêmes. Nous entendons donc par directe, toutes les contraintes physiques (*e.g.*, température, vent) subies par les animaux qui nécessitent une augmentation des dépenses énergétiques pour assurer la thermorégulation de l'organisme, généralement à une période où la disponibilité en nourriture est faible (CLUTTON-BROCK *et al.* 1997a, SÆTHER 1997). On parlera alors de coût de maintenance. Les contraintes peuvent aussi être mécaniques, par exemple lorsque la texture de la neige, sa densité ou sa hauteur limitent les déplacements (PARKER *et al.* 1984). Les coûts de maintenance et de locomotion associés par exemple à une épaisse couche de neige peuvent modifier chez les femelles gestantes l'allocation d'énergie et de nutriment au fœtus (MECH *et al.* 1987), donc la masse du jeune à la naissance, et en sa leur fécondité et sa probabilité de survie à court et long termes (ALBON *et al.* 1987, FESTA-BIANCHET *et al.* 2000).

Indirectement, la hauteur de neige peut aussi être un facteur limitant. Elle augmente en effet les risques de prédation, soit parce que l'animal doit changer son comportement pour compenser le manque de nourriture et la rigueur climatique, devenant alors plus vulnérable (DELGIUDICE *et al.* 2002), soit tout simplement en limitant les possibilités de fuite (SMITH *et al.* 2004). Cette situation ne concerne cependant que les populations prédatées. Plus généralement les précipitations, la température et l'insolation agissent de manière indirecte sur les populations en influençant la phénologie des plantes, la qualité de la nourriture, sa disponibilité et la biomasse produite (SMITH & LECOUNT 1979, LANGVATN *et al.* 1996 et voir Fig. 6.1).

Tout est alors affaire de synchronisation entre température, précipitation et croissance végétale (LANGVATN *et al.* 1996). Sans entrer dans les détails (voir pour cela Fig. 6.1), utilisons l'étude de ALBON *et al.* (1987) sur le cerf de l'île de Rum comme exemple pour introduire les mécanismes mis en jeu. Dans cette population, les auteurs ont mis en évidence que les températures en avril-mai ont un effet positif sur la survie et la reproduction des individus. Ils proposent que des températures plus élevées, en favorisant une reprise de la végétation plus précoce (voir aussi PETTORELLI *et al.* 2005c), permettrait d'améliorer la condition des femelles alors qu'elles sont en fin de gestation, et ainsi la croissance foetale et le poids des nouveau-nés. Au contraire la température en juin est négativement corrélée au potentiel reproducteur. Une augmentation des températures, généralement associée à un niveau de précipitations moins élevé, modifierait le développement phénologique de la végétation. Les conditions trophiques deviendraient alors défavorables et affecteraient en retour la croissance des animaux (voir aussi SÆTHER 1985 chez l'élan). Comment ? Tout simplement parce que le niveau de précipitations détermine la biomasse

Mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
Age (mois)			-3	-2	-1	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
Stade de développement			Dernier trimestre de gestation			Nai ssa nce	Pic de lactation		Arrêt de croissance hivernale					Pic de croissance			Puberté								
Degré jour			Phénologie précoce des plantes: influence lactation				Sénescence des plantes: influence longueur saison de croissance					Phénologie précoce des plantes: influence taux de croissance			Sénescence des plantes: maintien de la croissance jusqu'à la puberté										
Température			Début de croissance des plantes: influence poids à la naissance				Maintien de la croissance: influence équilibre énergétique thermique					Début de croissance des plantes: récupération après l'hiver			Maintien d'un équilibre thermique										
Précipitation			Contenu en biomasse et nutriments des plantes: influence lactation				Importance du second pic de croissance végétale: influence nutrition automne/début de l'hiver					Contenu en biomasse et nutriments des plantes: influence taux de croissance			Importance du second pic de croissance végétale: maintien de la croissance jusqu'à la puberté										
Hauteur de neige		Accès de la mère à la nourriture: influence croissance foetale				Taux de gelées et émergence de nouvelles plantes				Accès du jeune à la nourriture et coût énergétique: influence perte de poids															

FIG. 6.1 – Relation entre variables climatiques, développement phénologique et développement biologique chez les ongulés (adapté de LANGVATN *et al.* 1996).

et le contenu nutritif des plantes et qu'une augmentation des températures favorise les pertes par respiration et la croissance végétale. Les deux effets combinés se traduisent à terme par une diminution de la teneur en protéine et une augmentation de la proportion de tissus fibreux (diminution du rapport feuille : tige) qui réduit la valeur nutritive et la digestibilité des plantes (BLISS 1962, 1971, VAN SOEST 1994). Or, chez les grands ongulés, tels que l'élan et le cerf, de faibles variations de la qualité et de la digestibilité influencent profondément la prise de poids (WHITE 1983, LANGVATN *et al.* 1996, SÆTHER *et al.* 1996, MYSTERUD *et al.* 2001a). Une nourriture de haute digestibilité augmente à la fois la prise énergétique relative et la prise de nourriture absolue (VAN SOEST 1994, LANGVATN *et al.* 1996). L'animal passe moins de temps à la rumination lorsqu'il mange des aliments riches en protéines et en carbo-hydrates et pauvre en métabolites secondaires (WHITE 1983, SÆTHER & ANDERSEN 1990, ALBON & LANGVATN 1992, VAN SOEST 1994, MYSTERUD *et al.* 2001a).

La pluie et la température ne sont pas les seules variables climatiques qui affectent le développement phénologique des plantes. La présence de neige au début de la saison de végétation joue elle aussi un rôle très important dans les environnements alpins et arctiques. En effet, la persistance de plaques de neige ou la fonte plus tardive augmentent la variabilité des dates de floraison (POST & STENSETH 1999) et ainsi la période durant

laquelle les plantes sont disponibles à un stade phénologique précoce (WALKER *et al.* 1995). A un tel stade, les plantes sont riches en azote et en énergie facilement digestibles et pauvres en composants structurels et de défense (BLISS 1962, 1971, KLEIN 1965, 1970, SÆTHER & ANDERSEN 1990, ALBON & LANGVATN 1992). Ceci est à l'origine notamment des migrations altitudinales et latitudinales observées chez les ongulés. En pleine période de croissance somatique, ces derniers suivent le front de fonte des neiges afin de s'assurer un accès à une nourriture de qualité (*e.g.*, KLEIN 1965, 1970, LANGVATN & ALBON 1986, ALBON & LANGVATN 1992, MYSTERUD *et al.* 2001a). Enfin, la neige intervient aussi sur la disponibilité de nourriture en hiver (JEDRZEJEWSKI *et al.* 1992, CLUTTON-BROCK *et al.* 1997a, Fig. 6.1).

6.2.1.3 La masse corporelle : coupable désignée

Nous avons fait plusieurs fois référence à la relation entre climat, masse corporelle puis survie et fécondité. Il est un fait évident que la masse corporelle fait office de médiateur des effets démographiques du climat (SÆTHER 1997). Comme nous l'avons déjà vu (**Chapitres 5**), la fécondité mais aussi la survie sont étroitement liées au poids de l'individu (GAILLARD *et al.* 2000b). Il n'est donc pas étonnant que la plupart des études ayant mis en évidence un effet du climat sur la survie et la fécondité aient tout d'abord observé des variations de masse corporelle en réponse aux variables climatiques étudiées. Le climat agit aussi sur la masse corporelle indirectement à travers la croissance végétale (*e.g.*, SÆTHER 1985, LANGVATN & ALBON 1986, ALBON *et al.* 1987, SOLBERG & SÆTHER 1994, LANGVATN *et al.* 1996, SAND 1996, HJELJORD & HISTØL 1999, SOLBERG *et al.* 1999, 2004, STEINHEIM *et al.* 2004, **Article 9**) et directement durant la période hivernale (*e.g.*, VERME 1977, CEDERLUND *et al.* 1991, SOLBERG & SÆTHER 1994, SAND *et al.* 1995, LOISON & LANGVATN 1998, HJELJORD & HISTØL 1999). Lors de l'étude présentée dans **l'Article 9**, la sécheresse estivale s'est accompagnée d'une diminution très significative du poids des agneaux. Bien qu'aucune étude sur la végétation n'ait permise de faire le lien entre climat, ressource et survie, tout semble indiquer que l'absence de nourriture liée à une végétation très fortement diminuée par le manque de précipitations est à l'origine de l'état cachectique⁶² des cadavres autopsiés. Cet état est lui-même probablement responsable de l'importante mortalité enregistrée.

6.2.2 L'avènement des approches globales. Une nouvelle façon d'appréhender les processus écologiques en environnement saisonnier

6.2.2.1 Climat et NAO

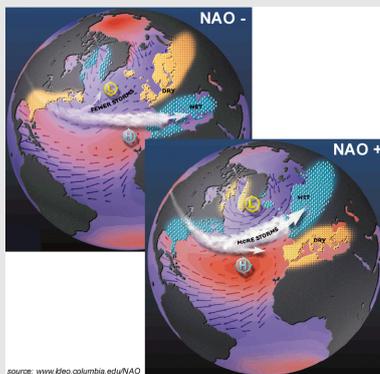
L'utilisation du North Atlantic Oscillation index (NAO, Encart V) comme mesure synthétique des conditions climatiques de l'hémisphère Nord à connu ces dernières années

⁶²Les réserves graisseuses ainsi que les protéines musculaires ont été consommées.

une explosion remarquable (STENSETH *et al.* 2003). En utilisant le mot clé *NAO* on relevait dans la base de référence ISI Web Of Science, le 20 Octobre 2005 (17h30), 1559 articles contenant au moins ce terme dans leur titre, leurs mots clés ou leur résumé. Si le premier article a été publié en 1984, 95% ont été publiés après 1997...

Encart V Le North Atlantic Oscillation index - NAO

Le NAO est une alternance nord-sud des masses atmosphériques entre le centre de hautes pressions atmosphériques sub-tropicales situé sur les Açores et le centre de faibles pressions sub-polaires situé sur l'Islande (HURREL *et al.* 2003). Il est calculé sur la base des variations de pressions atmosphériques normalisées au niveau de la mer (*e.g.* entre Lisbonne et Reykjavik). Ces variations permettent de mesurer la force des vents d'ouest soufflant à travers l'océan atlantique nord entre 40° N et 60° N de latitude. Le NAO va principalement rendre compte du climat durant les mois les plus froids (de novembre à avril) lorsque les fluctuations atmosphériques sont les plus importantes.



Durant les phases où l'indice prend une valeur positive, les tempêtes sont plus fréquentes, les vents d'ouest sont plus forts et déviés vers le nord suite à une pression sub-tropicale plus importante et une pression sub-polaire plus faible que la normale. Ceci favorise un hiver doux et chaud dans le Nord de l'Europe et le sud-est des États-unis, et au contraire un hiver plus froid et sec dans les régions méditerranéennes et au Canada/Groenland. Les valeurs négatives correspondent globalement à la situation inverse.

Dans la mesure où il y a différentes manières de définir le NAO suivant les stations de référence et les échelles de temps considérées (*e.g.*, valeur mensuelle, saisonnière), il existe plusieurs indices pour décrire les variations spatio-temporelles de ce phénomène. Les mesures de ces indices sont en accès libre sur l'Internet et sont disponibles pour certaines depuis 1821. Bien que d'autres indices globaux existent, notamment pour rendre compte des patrons atmosphériques dans d'autres parties du globe, le NAO reste pour une large partie de l'hémisphère nord la mesure la plus robuste des comportements atmosphériques récurrents (HURREL *et al.* 2003, STENSETH *et al.* 2003). Lorsqu'il est corrélé aux variables climatiques locales, le NAO peut alors être utilisé comme une mesure synthétique de ces variables (voir HURRELL 1995, Table 1).

Pourquoi un tel engouement ? Il y a probablement un effet de mode auquel les scientifiques n'échappent pas, mais il y a surtout une prise de conscience et un intérêt croissant pour l'étude des phénomènes globaux tels que les changements climatiques. L'avantage alors pour les chercheurs est de pouvoir disposer d'une mesure synthétique qui rend compte dans sa globalité du climat et des interactions entre ses composants (température, précipitation et vents). En outre cette mesure est disponible gratuitement et couvre une large échelle de temps et d'espace (Encart V). Les variables climatiques locales ont en effet le désavantage d'être le plus souvent payantes, disponibles sur une période de temps limitée et/ou discontinues, voir indisponibles pour le site d'étude. De plus, elles ne sont

pas forcément représentatives des conditions climatiques vécues par la population étudiée (*e.g.*, station météorologique en fond de vallée pour l'étude d'animaux occupant le haut des versants). Les conditions climatiques locales restent cependant indispensables pour pouvoir comprendre les mécanismes impliqués dans la relation climat-démographie (voir l'exemple ci-dessous).

A l'heure actuelle, il existe peu d'espèces pour lesquelles les biologistes n'ont pas tenté d'expliquer le patron démographique à partir des variations de NAO (*e.g.*, POST & STENSETH 1999, WELADJI *et al.* 2002). L'entreprise a d'ailleurs été riche d'enseignement (STENSETH *et al.* 2002, 2003) puisque les variations du NAO se sont avérées être corrélées avec les variations de masse corporelle (POST *et al.* 1997, POST & STENSETH 1998, LOISON *et al.* 1999d, POST & STENSETH 1999, MYSTERUD *et al.* 2001b), et par extension de fécondité (POST & STENSETH 1999, FORCHHAMMER *et al.* 2001) et de survie (POST & STENSETH 1999, LOISON *et al.* 1999c, MILNER *et al.* 1999, COULSON *et al.* 2001, FORCHHAMMER *et al.* 2001, HALLETT *et al.* 2004). Dans ces études, les effets du NAO étaient tout aussi bien immédiats que retardés. FORCHHAMMER *et al.* (2001) mettent ainsi en évidence qu'une forte valeur de NAO (hiver relativement chaud, humide et venteux, Encart V) affecte la condition des femelles durant la gestation, et à travers elle, celle des foetus qui à la naissance auront une probabilité de survie juvénile plus faible (voir aussi MILNER *et al.* 1999). Par contre, 2 à 4 ans après une forte valeur de NAO, la survie adulte augmentera. En effet, si les conditions hivernales ont affecté le développement *intra utero*, elles ont permis de disposer à la naissance des jeunes de meilleure condition de croissance (démarrage de la végétation plus précoce et floraison plus longue POST & STENSETH 1999, voir aussi PETTORELLI *et al.* 2005c chez le renne) favorisant la fécondité et la survie à long terme des individus. Dans le même ordre d'idée, des valeurs positives de NAO sur la côte norvégienne se matérialisent par une diminution de la hauteur de neige à basse altitude (hiver plus chaud que la normale) et une augmentation de celle-ci (précipitations plus importantes que la normale) au-delà d'une certaine limite (400 m, MYSTERUD *et al.* 2000). Des valeurs positives sont alors associées à une augmentation de la masse corporelle et de la survie des faons de cerf (LOISON *et al.* 1999d, MYSTERUD *et al.* 2001b). Les mécanismes mis en jeu peuvent être directes : diminution des coûts de thermorégulation et de mouvement et augmentation de l'accessibilité à la nourriture durant l'hiver à basse altitude. Ils peuvent aussi être indirectes : hauteurs de neige plus importantes en altitude qui permet de disposer, par migration altitudinale (POST *et al.* 1999a, MYSTERUD *et al.* 2001b), d'une période prolongée d'accès à une nourriture de qualité durant l'été.

Le NAO peut ainsi rendre compte de situations complexes. Il s'avère même parfois mieux expliquer la variabilité observée dans les paramètres démographiques que les variables climatiques locales classiquement utilisées (POST & STENSETH 1998, 1999, STENSETH *et al.* 2003, HALLETT *et al.* 2004). Cela tient en grande partie au fait que le climat n'affecte pas les populations à travers les effets d'une seule variable, mais plutôt par l'intermédiaire de plusieurs paramètres qui interagissent entre eux. Chez le mouton de Soay par exemple, le patron de mortalité est tout aussi bien dépendant du niveau de précipitations, de la force du vent, que des températures rencontrées entre janvier et février,

ces conditions climatiques pouvant avoir des effets immédiats ou retardés (HALLETT *et al.* 2004). Une mesure climatique telle que le niveau de précipitations en mars peut donc certaines années expliquer le patron de survie, et d'autres années être complètement indépendante. Cela est possible dans la mesure où les conditions en janvier, par exemple, auront déjà été suffisamment limitantes au point de ne conserver dans la population que les individus les moins sensibles au régime de précipitations et aux coûts énergétiques associés. Contrairement à une mesure locale, la valeur synthétique, saisonnière et globale du NAO sera plus à même de capturer cette dynamique climatique complexe (HALLETT *et al.* 2004).

A partir du moment où l'on est capable d'en rendre compte correctement à partir des mesures adaptées, le climat local est évidemment le déterminant ultime de la variabilité démographique. Le problème pour l'écologiste est alors de choisir la ou les variable(s) climatiques pertinente(s). Le NAO offre dans ce contexte l'avantage de disposer d'une mesure synthétique qui évite de multiplier dans les analyses le nombre de variables considérées (STENSETH *et al.* 2002). Nous insistons cependant : le NAO n'est qu'un indicateur des conditions climatiques. S'il peut s'avérer être une alternative performante aux mesures classiques, il ne peut être utilisé que dans certaines zones géographiques, là où il est corrélé avec les variables climatiques locales⁶³ (Encart V). L'utilisation massive de cet indice et ses relativement bonnes performances face aux variables climatiques locales soulignent d'ailleurs la nécessité de revoir notre approche locale du climat (*e.g.*, moyenne mensuelle) qui est la seule capable de nous apporter une compréhension globale des interactions climat-écologie. Une approche détaillée des conditions climatiques locales en relation avec la démographie comme lors de l'étude présentée dans **l'Article 9** devrait être généralisée et complétée par une étude des mécanismes (*e.g.*, suivi de la végétation) à l'origine des phénomènes observés.

6.2.2.2 Phénologie de la végétation, NDVI et loi de Bergmann. Quand l'information vient du ciel

La phénologie de la végétation est un processus écologique d'importance qui conditionne à la fois la qualité et la disponibilité des ressources et en retour de nombreux THV (ALBON *et al.* 1987, LANGVATN & ALBON 1986, ALBON & LANGVATN 1992, LANGVATN *et al.* 1996, MYSTERUD *et al.* 2001a, PETTORELLI *et al.* 2005c, **Article 7**, Fig. 6.1). Pour la plupart des études il n'existe pas d'information concernant la disponibilité et la qualité de la nourriture, et c'est en grande partie pourquoi de nombreux auteurs (*e.g.*, SÆTHER 1985, LANGVATN & ALBON 1986, SOLBERG & SÆTHER 1994, SAND *et al.* 1995, LANGVATN *et al.* 1996, SAND 1996, SOLBERG *et al.* 1999) ont utilisé en lieu et place des mesures de température et de précipitations pour rendre compte du développement des plantes (KLEIN 1965, LANGVATN *et al.* 1996). Certains auteurs (*e.g.*, LOISON & LANGVATN 1998)

⁶³Dans le massif du Caroux-Espinouse, sur la période 1977-2003, l'indice NAO enregistré durant l'hiver (décembre à mars) s'avère être négativement corrélé avec le niveau de précipitations ($r = -0.58$, $P = 0.002$, $n = 28$) et pourrait donc être utilisé comme mesure synthétique des conditions de précipitations hivernales.

ont par exemple utilisé le nombre de jours où la température est supérieure à 6°C (température au-delà de laquelle la croissance végétale est active, LANGVATN & ALBON 1986) comme indicateur du développement végétal (Fig. 6.1).

Encart VI La Terre vue du ciel

Les bouleversements environnementaux dont l'Homme est à l'origine ont nécessité le développement d'outils satellitaires permettant un suivi global de l'impact anthropique (KERR & OSTROVSKY 2003). Il est aujourd'hui possible à partir des satellites en orbite d'obtenir des informations sur la topographie, la température de surface ou encore l'activité photosynthétique en n'importe quel point de la terre. Les résolutions spatiales (*e.g.*, entre 15 et 60 m pour les données Landsat) et temporelles (*e.g.*, tous les jours pour les satellites AVHRR) sont remarquables, pour des données qui sont souvent librement disponibles sur l'Internet et accessibles sur des décades entières. Il devient ainsi possible d'étudier *a posteriori* les conséquences des variations environnementales sur la démographie d'une population pour laquelle aucun suivi de ce type n'avait été réalisé (**Article 7**).

Une multitude d'indices existe suivant la variable écologique recherchée (KERR & OSTROVSKY 2003). De plus, dans un cadre méthodologique bien défini, il est devenu possible de s'accommoder de certaines limites techniques liées au système d'enregistrement (PETTORELLI *et al.* 2005b). Dans ce contexte, une mesure comme le Normalised Difference Vegetation Index (NDVI), peut être un outil relativement performant pour l'écologiste (PETTORELLI *et al.* 2005c, **Article 7**). Cet indice est obtenu à partir du ratio de réflectance

$$\frac{NIR - RED}{NIR + RED}$$

où NIR et RED sont la quantité de lumière dans le proche infra-rouge et dans le canal d'onde rouge, respectivement, réfléchi par la végétation et capturé par le capteur du satellite (REED *et al.* 1994). Le principe est que la chlorophylle absorbe RED alors que la structure mésophile de la feuille disperse NIR. Les valeurs de NDVI varient de -1 à +1, des valeurs négatives étant associées à l'absence de végétation (*e.g.*, roche, eau, neige).

Cet indice est disponible depuis 1981, avec des résolutions de plus en plus fines (de 8 km × 8 km à quelques mètres aujourd'hui, voir PETTORELLI *et al.* 2005b), et est notamment connu pour être corrélé avec la productivité primaire, la surface de feuilles de la canopée ou encore la phénologie de la végétation. Il peut ainsi permettre de rendre compte dans sa globalité du fonctionnement de l'écosystème considéré (KERR & OSTROVSKY 2003).

Le contexte d'étude a cependant changé et les données récoltées à partir des satellites en orbite autour de la terre sont devenues largement disponibles et accessibles au biologiste, lui fournissant un formidable⁶⁴ outil pour l'étude des écosystèmes⁶⁴ (KERR &

⁶⁴Bien que ne permettant pas d'extraire l'information visualisée, les outils web Google Earth, World Wind et le GeoPortail de l'IGN montrent à quel point l'information satellitaire se démocratise aujourd'hui.

OSTROVSKY 2003, TURNER *et al.* 2003, Encart VI). La variabilité annuelle dans la phénologie des plantes peut maintenant être analysée directement grâce à des mesures comme le Normalized Difference Vegetation Index⁶⁵ (NDVI, Encart VI et voir Fig. 4.4, **Chapitre 4**) et non plus à travers des indicateurs climatiques (voir Fig. 6.1).

Le NDVI partage avec le NAO de nombreux avantages, dont celui de permettre de disposer d'une mesure standard échantillonnée à l'identique et disponible depuis plus de 20 ans en tout point de l'espace avec une relativement bonne résolution. Ceci facilite évidemment les comparaisons entre populations et donc l'étude des processus biologiques sur de grandes échelles de temps et d'espace. Tout comme le NAO, il a aussi connu un engouement récent et tout aussi important (1589 articles publiés, le premier en 1988 et 95% après 1992). Ce qui est plus étonnant c'est que très peu d'études sur les ongulés (*e.g.*, sur la gazelle mongolienne *Procapra gutturosa* LEIMGRUBER *et al.* 2001, sur le caribou GRIFFITH *et al.* 2002, sur le chevreuil ANDERSEN *et al.* 2004, PETTORELLI *et al.* 2006, sur le cerf LOE *et al.* 2005, sur le renne PETTORELLI *et al.* 2005c et sur l'élan **Article 7**), ont profité de la disponibilité et du potentiel de cet indice.

Le NDVI s'avère pourtant être un outil particulièrement pertinent comme nous le montrons dans **l'Article 7**. Il nous a permis d'inférer la phénologie de la végétation pour 14 populations d'élans réparties à travers la Norvège et d'extraire ainsi plusieurs variables biologiquement pertinentes pour un grand herbivore, comme le début de la saison de végétation, son intensité, sa longueur ou encore la biomasse végétale produite (voir Fig. 7.4, **Article 7**). Ces mesures se sont avérées beaucoup mieux expliquer les variations de DST que la sévérité climatique ou que tout autre indicateur de la saisonnalité environnementale (*e.g.*, la latitude, SAND *et al.* 1995). Chez le renne, PETTORELLI *et al.* (2005c) mettent aussi en évidence le rôle de la saison de végétation : lorsque celle-ci est plus précoce, la masse corporelle des faons augmente. Dans ces deux études, une fois l'effet des variations phénologiques prises en compte, le climat n'a plus d'effet significatif suggérant que ce dernier agit principalement sur la démographie des populations de façon indirecte en affectant la croissance végétale.

Chez l'élan, c'est la longueur de la saison de végétation qui apparaît nettement comme le facteur à l'origine des variations de DST entre populations, bien plus que la biomasse végétale par exemple (**Article 7**). Les populations occupant un environnement très saisonnier avec une courte, mais intense, saison de végétation, présentent des individus plus lourds chez qui le DST est plus marqué. Cette relation entre masse corporelle et saisonnalité est bien connue en écologie (BOYCE 1978) et est généralement associée à la rigueur environnementale à laquelle doivent faire face les espèces (plus importante évidemment quand la saison favorable est courte). Par extension, on peut l'associer à la relation plus générale entre température et masse corporelle, et c'est BERGMANN (1847) qui le premier en proposa une explication : les animaux plus lourds sont avantagés en ambiance froide par leur plus grande capacité à stocker la chaleur et/ou les réserves de graisse. Aussi bien la

⁶⁵Indice de végétation par différence normalisée.

relation entre la masse corporelle et la saisonnalité, les basses températures ou la rigueur climatique (tous ces facteurs étant étroitement associés) que le mécanisme à l'origine de ce patron ont fait, et continue de faire l'objet de nombreux débats (MCNAB 1971, BOYCE 1979, LINDSTEDT & BOYCE 1985, GEIST 1987, ASHTON *et al.* 2000, MEIRI & DAYAN 2003). Le NDVI nous a permis d'apporter un nouveau regard sur cette loi biologique : effectivement la masse corporelle augmente le long des gradients latitudinaux et altitudinaux (mais voir aussi SÆTHER 1985, SAND *et al.* 1995), mais c'est bien la saisonnalité environnementale (longueur de la saison de végétation), plus que la rigueur hivernale, qui explique ce patron chez l'élan (chez le cerf, voir LANGVATN & ALBON 1986).

L'explication tiendrait une fois encore au développement phénologique de la végétation (LANGVATN & ALBON 1986), la qualité de celle-ci serait meilleure en environnement très saisonnier (KLEIN 1964, LANGVATN & ALBON 1986, ALBON & LANGVATN 1992, VAN SOEST 1994). La courte saison de végétation est en effet associée à des plantes dont la croissance est rapide et qui possèdent une forte valeur nutritive et digestive (BLISS 1962, 1971, KLEIN 1965, 1970, VAN SOEST 1994). C'est le cas typique des milieux arctiques et alpins où le froid et la présence de neige ont, comme nous l'avons vu précédemment, un effet positif sur la croissance végétale, la valeur nutritive et la digestibilité des plantes (BLISS 1962, KLEIN 1965, 1970, BLISS 1971, LANGVATN & ALBON 1986, LANGVATN *et al.* 1996, MYSTERUD *et al.* 2001a). Ajoutons dans le cas des milieux arctiques, que la longue période d'ensoleillement durant la période de végétation réduit le catabolisme métabolique nocturne et permet une activité photosynthétique intense, qui, combinés, améliorent la qualité nutritive et digestive de la végétation (BLISS 1962, 1971). Ces conditions permettent d'expliquer la meilleure croissance des animaux de manière générale. Il existe cependant des différences de croissance entre mâles et femelles qui sont à l'origine de l'augmentation du DST lorsque la saison de végétation est plus courte (**Article 7**). La croissance des mâles profite en effet beaucoup plus d'un milieu favorable que celle des femelles. Chez les espèces dimorphiques, les mâles sont en effet sélectionnés pour investir dans leur croissance plus que les femelles lorsque les conditions nutritives deviennent favorables. Leur succès reproducteur à long terme dépend en effet de leur capacité à s'accaparer des femelles (TRIVERS 1972, 1976), et donc de leur masse corporelle (OWEN-SMITH 1993, McELLIOTT *et al.* 2001), et de leur probabilité de survie (FESTA-BIANCHET *et al.* 1997). Chez les femelles, le bénéfice viendra au contraire d'une allocation d'énergie plus importante dans la condition corporelle, pour atteindre rapidement la maturité sexuelle, au dépend de la taille structurelle (TRIVERS 1972, 1976).

Par ailleurs, la longueur de la saison de végétation rend compte, par soustraction, de la période défavorable. C'est donc un indicateur du temps passé en absence de nourriture. De ce point de vue, la loi de Bergmann peut aussi s'expliquer par la nécessité pour les animaux évoluant en milieu saisonnier d'investir plus dans la croissance afin d'augmenter leur endurance métabolique, *i.e.*, leur capacité à survivre en l'absence de ressource (BOYCE 1978, 1979, LINDSTEDT & BOYCE 1985). Ce mécanisme pourrait intervenir en

complément de la qualité de l'environnement durant la période de croissance pour expliquer les variations géographiques du DST des populations d'élans (**Article 7**) et la maturité sexuelle plus précoce des populations alpines de mouflons (**Article 6**). C'est d'ailleurs probablement pour cela que la saison de végétation a été retenue comme la meilleure des variables phénologique dans l'analyse du DST : elle rend aussi bien compte de la période de disponibilité alimentaire que de la période d'indisponibilité.

6.3 Les changements climatiques globaux

6.3.1 Vers une saisonnalité plus complexe

Les changements globaux désignent l'ensemble des changements induits dans la dynamique de la biosphère par les activités humaines, directement ou non (PALUMBI 2001). Les changements climatiques (Encart VII) relèvent du changement global en tant qu'effets directs de l'activité humaine. Les maladies émergentes comme Ebola, la grippe aviaire, le SRAS (Syndrome Respiratoire Aigu Sévère) ou les invasions biologiques en sont des effets indirects. En tant que modification de la dynamique de la biosphère, les changements globaux existent de fort longue date. Ce qui est nouveau, à l'échelle des deux derniers siècles, est leur amplification. L'augmentation rapide de la température moyenne terrestre ces derniers siècles en est un bon exemple (Fig. 6.2, EASTERLING *et al.* 1997, MANN *et al.* 1999, HUGHES 2000, WATKINSON *et al.* 2004, KING 2005).

Pour être capable d'anticiper les conséquences écologiques et économiques des changements climatiques, il est nécessaire d'identifier leur rôle sur les communautés biologiques et de caractériser les processus impliqués (STENSETH *et al.* 2002, WALTHER *et al.* 2002). De nombreux exemples mettent en évidence que les changements climatiques sont capables de modifier la qualité des habitats, la répartition et la pérennité des espèces, notamment de celles dont la capacité de dispersion est faible (HULME 2005). Nous savons par ailleurs que ces changements climatiques peuvent avoir des effets écologiques contrastés à des échelles géographiques relativement réduites (STENSETH *et al.* 2002) complexifiant ainsi l'hétérogénéité environnementale (WALTHER *et al.* 2002). Par exemple, les précipitations hivernales sur les côtes ouest d'Écosse et de Norvège sont positivement corrélées avec le NAO (HURRELL 1995). Cependant en Écosse, les précipitations se font sous forme de pluie. Or, chez le mouton de Soay, par exemple, la déperdition thermique associée à un pelage qui reste en permanence humide affecte leur probabilité de survie (MILNER *et al.* 1999, CATCHPOLE *et al.* 2000). Au contraire, nous avons vu précédemment que des valeurs positives de NAO associées à une variation altitudinale de l'enneigement (faible en dessous de 400 m, plus forte au dessus, MYSTERUD *et al.* 2000) étaient favorables pour la prise de masse et la survie des faons de cerf en Norvège (LOISON *et al.* 1999d, MYSTERUD *et al.* 2001b). Dans ces deux exemples, si les changements climatiques viennent comme prévus (Encart VII) favoriser des valeurs positives de NAO (Fig. 6.3), ils pourraient tout aussi

bien avoir des effets positifs que négatifs sur les populations d'ongulés, suivant la zone géographique considérée (voir aussi chez le chamois et l'isard LOISON *et al.* 1999c).

Encart VII Un bref état des lieux sur les changements climatiques

Entre 1750 et 2000, les deux principaux gaz à effet de serre, le dioxyde de carbone (CO₂) et le méthane (CH₄) ont augmenté respectivement de 31% ± 4 et de 151% ± 25 (IPCC 2002). Probablement liée à cette modification de la composition de l'atmosphère, la température à la surface de la terre a augmenté en moyenne de 0.6 °C (0.4-0.8) depuis la fin du 19^{ème} siècle, le réchauffement étant le plus important ces 40 dernières années avec les années 1990 comme la décennie la plus chaude, et 1998 comme année la plus chaude. Les changements enregistrés ont été les plus marqués entre les latitudes 40 °N et 70 °N, durant la nuit, en hiver et sur les continents plutôt qu'au dessus des océans. La péninsule antarctique fait partie des zones les plus touchées (+2.5 °C, HUGHES 2000) alors que la zone méditerranéenne a subi une augmentation de la fréquence des températures extrêmes (PAETH & HENSE 2005). Les modèles climatiques confirment ces tendances pour l'avenir, avec notamment une augmentation de 1 à 3.5 °C d'ici 2100 de la température moyenne (HUGHES 2000).

Le niveau de précipitations a globalement augmenté de 5 à 10%. Les régions de l'hémisphère nord ont été encore une fois les plus touchées, alors qu'au contraire pour de nombreuses régions sub-tropicales et tropicales de l'Afrique à l'Indonésie, une diminution de 3% du niveau de précipitations a été enregistrée depuis les années soixante (HUGHES 2000, IPCC 2002). Parallèlement, une augmentation de 2 à 4% de la fréquence de fortes précipitations (50 mm en 24 heures) a été enregistrée durant la seconde moitié du 21^{ème} siècle dans l'hémisphère nord. Comme pour la température, ces tendances devraient se confirmer à l'avenir. Il ne faut cependant pas oublier que ces prédictions sont des tendances générales moyennes à l'échelle de la terre. Localement les prédictions peuvent être différentes (EASTERLING *et al.* 2000, PAETH & HENSE 2005, SANCHEZ *et al.* 2004). Par ailleurs, le climat dépend des courants atmosphériques eux-mêmes sous la dépendance des courants à la surface des océans (*e.g.*, *gulf stream*). De faibles modifications de ce système pourraient modifier considérablement les prédictions réalisées (DICKSON *et al.* 2002).

Cette situation n'est pas faite pour se simplifier. Il semble en effet que les phénomènes climatiques associés à des valeurs positives de NAO dans l'hémisphère Nord (Encart V) vont être exacerbés : modification de la saisonnalité des précipitations qui diminuent l'été au profit de l'hiver (WATKINSON *et al.* 2004), favorisant l'occurrence de plus en plus fréquente de phénomènes climatiques extrêmes, et intenses, tels que les sécheresses estivales et les inondations automnales (EASTERLING *et al.* 2000, STENSETH *et al.* 2002, SCHÄR *et al.* 2004, KING 2005). Ces modifications climatiques pourraient affecter en retour la phénologie de la végétation, et notamment les dates de floraison (POST & STENSETH 1999)

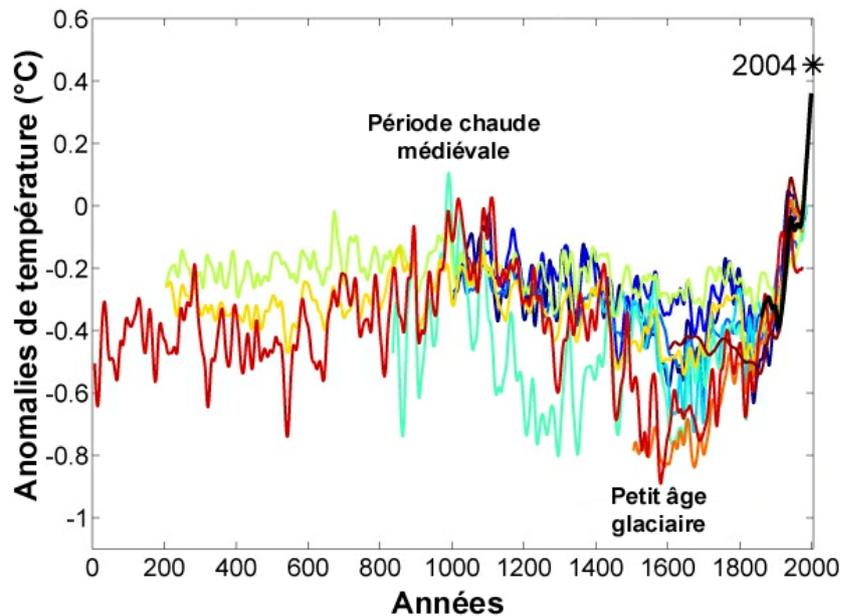


FIG. 6.2 – Différentes reconstructions des changements de températures moyennes depuis 2000 ans. Un historique instrumental de la température est aussi représenté en trait plus foncé après les années 1800. La période chaude médiévale et le petit âge glaciaire sont indiqués grossièrement à la période où ils sont supposés être intervenus historiquement. Pour comparaison la valeur de 2004 est fourni. Adapté de WIKIPÉDIA, l'encyclopédie libre.

et la période de croissance végétale (WALTHER *et al.* 2002). L'augmentation du niveau de précipitations sous forme de pluie ou sous forme de neige suivant les altitudes risque aussi de considérablement contraster le développement végétal en fonction de l'altitude (MYSTERUD *et al.* 2001b). La saisonnalité environnemental serait ainsi à la fois modifiée et exacerbée. C'est ce que nous nous proposons d'illustrer par la suite à travers deux exemples, respectivement chez le mouflon et chez l'élan.

6.3.2 Printemps-été : la pire des périodes ?

Si intuitivement en régions tempérées on serait amené à penser que l'hiver est la saison la plus limitante pour la faune sauvage, KLEIN (1965) a démontré que les besoins énergétiques en relation avec la disponibilité de la nourriture étaient beaucoup plus importants durant le printemps et l'été, *i.e.*, durant la période où le taux métabolique des individus est le plus élevé. Ainsi n'importe quel facteur affectant la disponibilité et la qualité des ressources durant cette période pourraient avoir de profondes conséquences sur la survie et la fécondité des individus. C'est en partie ce que nous confirmons dans **l'Article 7** en démontrant l'importance de la phénologie de la végétation, par rapport aux conditions hivernales, sur le DST de l'élan (mais voir aussi SOLBERG & SÆTHER 1994, SÆTHER *et al.* 1996).

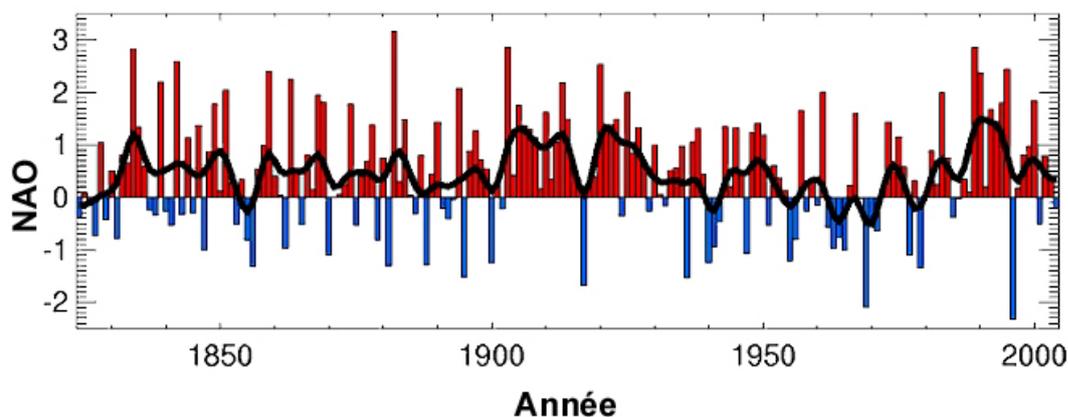


FIG. 6.3 – Valeurs du NAO, calculé entre décembre et mars, sur la période 1825-2004. (Sources : IPCC 2002)

Bien qu'elles n'aient suscité que peu d'intérêt, les conditions estivales peuvent elles aussi s'avérer être particulièrement contraignantes (MILNER-GULLAND 1994). Les résultats obtenus sur la survie des agneaux de mouflon et la masse corporelle des adultes durant la sécheresse 2003 en est un bon exemple (**l'Article 9**). Ils suggèrent, outre l'importance de considérer avec attention les phénomènes climatiques extrêmes, le rôle majeur du printemps et de l'été comme saisons limitantes. Dans la population du Caroux-Espinouse, la sécheresse a entraîné une diminution du poids des adultes (mâle et femelle, moyenne \pm ETM⁶⁶) de $3.4 \text{ kg} \pm 0.8$ (valeur prédite, soit *e.g.*, 17% de la masse des femelles) et une diminution de la survie de 16%, soit une mortalité 3 fois plus forte que celle relevée précédemment dans cette population (CRANSAC *et al.* 1997a). De par la distribution originelle de l'espèce inféodée aux îles méditerranéennes, toutes les populations insulaires de mouflons sont susceptibles de souffrir des mêmes symptômes. Le problème semble même particulièrement important dans le cas du mouflon de Chypre. Chez cette espèce le manque d'eau, accentué par l'utilisation pour l'agriculture de toutes les réserves disponibles, nécessite la mise en place d'abreuvoirs à la fois pour assurer l'alimentation des animaux mais aussi limiter leur extension spatiale vers les cultures (HADJISTERKOTIS 2001).

La baisse de poids des adultes suite à l'épisode de sécheresse peut avoir des conséquences à court et à long termes sur la démographie de la population : en diminuant par exemple la probabilité pour les femelles de se reproduire à l'automne (SAND & CEDERLUND 1996), en décalant la période d'ovulation (LANGVATN *et al.* 2004) et donc la période des naissances, ou encore en diminuant la capacité des individus à faire face aux conditions climatiques hivernales (FESTA-BIANCHET *et al.* 1997). Même si ces dernières ne sont pas forcément limitantes en région méditerranéenne, la dépense énergétique associée au rut pourrait être critique pour certains individus, plus particulièrement les mâles. Le rut correspond aussi à la période de chasse, qui, en dérangeant l'animal et en multipliant

⁶⁶Écart type de la moyenne.

les fuites, constitue un stress énergétique supplémentaire (PARKER *et al.* 1984, HADJISTERKOTIS 2001). Enfin, si les précipitations automnales augmentent au détriment de l'été comme le prévoient certains modèles climatiques établis en zone méditerranéenne (PAETH & HENSE 2005), alors les individus devront composer avec un pelage humide. Or, chez le mouton (MILNER *et al.* 1999), contrairement au cerf, la couche de graisse de l'animal n'est pas suffisante pour que ces derniers ne souffrent pas d'une telle situation.

L'impact climatique sur les populations est évidemment lié au manque de précipitations, à l'augmentation de l'évapotranspiration et à leurs effets combinés sur la végétation. Il ne faut cependant pas négliger l'augmentation du risque d'incendie qui réduit la quantité d'habitats disponibles et peut être une importante source de mortalité (HADJISTERKOTIS 2001). Mais au-delà d'une végétation "grillée" par des étés chauds et secs, CIAIS *et al.* (2005) montrent que la croissance végétale (des forêts comme des plantes cultivées) peut dans les conditions extrêmes rencontrées durant l'été 2003 être réduite de 30% (par rapport à celle de 2002) et être 20 % sous la moyenne de la période 1960-1990. Cette chute serait "sans précédent" à l'échelle du 20^{ème} siècle. La végétation s'est donc elle-aussi, à l'image des animaux, retrouvée face à une situation pour laquelle elle n'était pas adaptée. Face aux fortes températures et au manque d'eau, les plantes ont limité leur croissance et leurs échanges gazeux. Conséquence directe : les écosystèmes européens ont, cette année-là, relâché dans l'air pas moins de 500 millions de tonnes de carbone (CIAIS *et al.* 2005). Ce phénomène a ainsi annulé près de quatre années de captation de ce même carbone de l'air par la végétation européenne. L'équivalent de plus de la moitié des émissions anthropiques annuelles en Europe (CIAIS *et al.* 2005).

La situation de 2003 était exceptionnelle : les températures enregistrées durant l'été à travers une large zone européenne centrée sur le sud de la France (juin-août) ont dépassé les températures enregistrées entre 1961-1990 d'environ 3 ° C (SCHÄR *et al.* 2004, KING 2005). Il est d'ailleurs probable que dans les zones méditerranéennes l'effet de cette sécheresse a été moins important que dans les zones tempérées dans la mesure où les espèces autochtones sont mieux adaptées au manque d'eau et à la chaleur. Si cette adaptation peut être un avantage, tout indique cependant que les zones méditerranéennes vont être le théâtre de sécheresses de plus en plus intenses (HADJISTERKOTIS 2001, PAETH & HENSE 2005) et fréquentes⁶⁷ (SCHÄR *et al.* 2004), en réponse à une variabilité annuelle du climat qui augmenterait sous l'effet des gaz à effet de serre. En retour, à chaque canicule, les teneurs en gaz carbonique de l'air augmenteraient plus vite ; l'effet de serre aussi et le changement de climat serait accéléré d'autant. . . produisant encore plus d'étés caniculaires.

6.3.3 Un printemps plus précoce

Le réchauffement climatique a comme autre conséquence d'avancer aussi bien les dates de pontes des amphibiens que l'arrivée des oiseaux migrateurs (HUGHES 2000, McCARTY

⁶⁷Certaines prédictions donnent une fréquence d'une année sur deux pour un tel phénomène (CIAIS *et al.* 2005).

2001, WALTHER *et al.* 2002). Pour les ongulés, c'est ses effets sur la phénologie de la végétation qui pourront être les plus importants : avancée de la date de floraison (notamment parce que le niveau de précipitations hivernales augmente et la neige fond plus vite) et période de végétation plus longue (POST & STENSETH 1999). Un changement dans la phénologie de la végétation pourrait progressivement conduire à une désynchronisation des interactions entre espèces végétales et animales (*e.g.*, plantes et pollinisateurs) particulièrement lorsque l'un des "partenaires" est déterminé par la longueur du jour (qui évidemment ne change pas) et l'autre par la température (HUGHES 2000). Chez les ongulés, il n'y a pas eu d'études dans ce sens. On sait par contre que chez la mésange charbonnière (*Parus major*) les individus n'ont pas été capables d'adapter la date de ponte aux changements de disponibilité alimentaire (insectes) liés à une précocité croissante du printemps (VISSER *et al.* 1998).

Chez les ongulés, les changements climatiques pourraient avoir des conséquences démographiques d'autant plus importantes que ces changements concernent principalement la phénologie des plantes herbacées et précoces (POST & STENSETH 1999). La question est de savoir si dans ces conditions les ongulés sont capables d'ajuster la date des naissances en fonction de la disponibilité alimentaire pour faire face aux modifications de la phénologie végétale. Il y a deux façons de modifier la date des naissances : modifier la date de conception ou intervenir sur la durée de gestation. Bien que chez les ongulés l'œstrus des femelles soit déterminé par la photopériode (SADLEIR 1969, SANTIAGO-MORENO *et al.* 2001), il existe des variations significatives du patron d'ovulation notamment en fonction de l'âge et du poids des femelles, mais aussi suivant les conditions environnementales rencontrées (BOWYER *et al.* 1998). De même les femelles seraient capables dans une certaine mesure d'ajuster la durée de gestation en réponse aux mêmes facteurs (*e.g.*, 6 jours chez le bison pour les femelles en bonne condition BERGER 1992, voir aussi SÆTHER *et al.* 1996 chez l'élan). Chez certaines espèces les changements proximaux de l'environnement entraînent ainsi des modifications immédiates du patron de reproduction (*e.g.*, chez le caribou ADAMS & DALE 1998, POST *et al.* 2003). Ce n'est cependant pas vrai chez toutes les espèces, comme chez l'élan pour qui la variabilité climatique annuelle n'a aucune influence (SIGOUIN *et al.* 1997, BOWYER *et al.* 1998). Dans ce cas, le patron observé est l'expression d'une adaptation à long terme aux conditions environnementales sous lesquelles l'espèce a évolué lui fournissant le meilleur compromis pour porter et élever ses jeunes (BUNNELL 1982, RUTBERG 1987, POST *et al.* 2003).

A mesure que l'on se rapproche des pôles les changements climatiques observés sont plus importants (Encart VII). La désynchronisation entre une végétation appétente et les besoins alimentaires des jeunes sera donc probablement plus grande. Les conséquences sur leur croissance aussi, d'autant que lorsque l'environnement est très saisonnier la disponibilité de plantes à haute valeur nutritive est restreinte dans le temps. Dans ce sens, nous montrons qu'une sex-ratio biaisée en faveur des femelles a des effets négatifs beaucoup plus forts sur le DST lorsque la saison de végétation est courte (**l'Article 7**), probable-

ment parce que ce déséquilibre des sexes peut être à l'origine d'un retard des naissances. Si à l'image des mésanges bleues (VISSER *et al.* 1998), l'élan n'est pas capable de s'adapter à mesure que les changements climatiques modifient la phénologie de la végétation, alors ces changements pourraient affecter significativement le patron de croissance de l'espèce (**l'Article 7**). De manière plus générale, même si certains individus ou certaines espèces sont capables d'ajuster annuellement leur temps de gestation aux variations de la phénologie végétale (ADAMS & DALE 1998, POST *et al.* 2003), il existe obligatoirement à terme des contraintes bio-mécaniques (*e.g.*, une durée minimale de gestation nécessaire au développement du fœtus). A la vitesse à laquelle interviennent les changements environnementaux, il n'est pas sûr que les ongulés (*via* la sélection naturelle) aient le temps de "trouver des réponses" adaptées pour faire face à ces nouvelles contraintes.

6.4 Les contraintes environnementales vues à travers la notion d'habitat

6.4.1 L'habitat, un concept général aux multiples caractéristiques

La notion d'habitat est un concept largement utilisé en écologie (SOUTHWOOD 1977) sans pour autant qu'il existe un consensus sur la manière de le définir (HALL *et al.* 1997). Il n'était pas de notre propos d'en discuter (voir *e.g.*, CALENGE 2005), et nous nous sommes donc contentés jusqu'ici d'y faire référence de manière générale. Pour fixer les idées, tout en gardant une vision synthétique, nous pouvons définir l'habitat d'une population comme l'ensemble des facteurs environnementaux qui caractérisent la zone occupée, que ce soit le climat, les ressources ou encore la description physico-chimique de l'environnement (*e.g.*, altitude, géologie). Tous ces éléments sont connus pour structurer la démographie des populations (*e.g.*, WAKELYN 1987, PULLIAM & DANIELSON 1991, SMITH *et al.* 1999, CONRADT *et al.* 1999) et sont aussi étroitement liés (HALL *et al.* 1997). Ainsi, le climat interagit avec les conditions édaphiques et structurelle (topographie) rencontrées pour déterminer la composition (biomasse, qualité) et la répartition des communautés végétales.

Derrière cette notion d'interaction il y a aussi l'idée que l'habitat est une entité dynamique qui évolue dans le temps et dans l'espace (SOUTHWOOD 1977, PULLIAM & DANIELSON 1991, PETTORELLI *et al.* 2005a). Les changements de la végétation sur le massif du Caroux-Espinouse présentée en est un bon exemple (**l'Article 8**). Dans ce cas l'habitat a évolué, suite à la déprise pastorale, de conditions plus à moins favorables à cause d'une lignification croissante des milieux. Les pelouses et les landes se sont retrouvées progressivement remplacées par une végétation de ligneux bas (buissons) puis de ligneux hauts (stade forestier). L'évolution est ici à la fois temporelle, fermeture progressive du milieu, et spatiale, certaines zones se ferment plus rapidement que d'autres. La qualité et la quantité de nourriture disponible diminue et participe en retour à affecter la masse

corporelle et la croissance en général des individus (**Article 8**).

Cet exemple permet en outre d'illustrer l'importance de considérer les caractéristiques structurelles du couvert végétal (*e.g.*, hauteur, densité) comme un autre élément caractéristique de l'habitat et susceptible d'influencer la dynamique des populations. Dans le cas de la population du Caroux-Espinouse, la fermeture du milieu par les espèces ligneuses a pour conséquence de limiter le champ visuel et les déplacements des mouflons. Certaines études ont mis en évidence que la réduction d'habitat ouvert, en diminuant la probabilité de détection d'un prédateur et la communication entre les individus, augmente le stress des animaux qui passent alors plus de temps à surveiller leurs alentours (MCARTHUR *et al.* 1979, RISENHOVER & BAILEY 1985, WAKELYN 1987, RISENHOVER *et al.* 1988). L'impact négatif de la fermeture du milieu sur la masse corporelle reporté dans l'**Article 8** pourrait donc très probablement être en partie liée à l'évolution structurelle (fermeture visuelle) du milieu.

Dans le cas de la population du Caroux-Espinouse, nous avons uniquement considéré l'aspect fermé/ouvert de la végétation dans notre étude (**Article 8**). Cette dichotomie a par contre été basée sur les préférences trophiques et physiques de l'espèce en terme d'habitat. La description d'un habitat peut évidemment être plus complexe. On sait notamment que la répartition des zones d'habitats favorables, la présence de corridors entre unités de population ou encore la topographie du milieu sont des facteurs très importants dans le maintien de populations viables (GILPIN 1987, HANSKI 1998).

6.4.2 Quand l'Homme façonne l'habitat et crée de nouvelles contraintes environnementales

Les changements globaux dont nous avons discuté ne se limitent pas au réchauffement climatique (PALUMBI 2001). Les habitats naturels subissent aussi de profonds changements liés aux activités humaines (SKOLE & TUCKER 1993). Ainsi plus de 80% des forêts originelles ont été dégradées, fragmentées voire supprimées (FORMAN 1995). Dans certains cas les changements climatiques interagissent avec les modifications anthropiques pour favoriser la perte d'habitat. Par exemple, la modification des régimes de précipitations et de températures affectent la répartition des communautés végétales conduisant à la disparition de certaines espèces (MCCARTY 2001). La disparition de ces communautés vient s'ajouter comme une contrainte supplémentaire aux problèmes déjà posés par la fragmentation de l'habitat. Les espèces doivent faire face à une pénurie d'habitats favorables et se contenter d'habitats dont les caractéristiques environnementales sont parfois très éloignées de leur optimum écologique. Les échelles temporelles et l'envergure des changements est d'une rapidité incomparable à celle connue jusqu'à alors (BARBAULT & CHEVASSUS-AU LOUIS 2005), comme le suggère la disparition d'un nombre croissant d'espèces (HUGHES 2000, KING 2005, MILLER 2005) qui ont pour beaucoup été incapables de "répondre" à ce type de changement.

Chez les mouflons la perte d'habitat est citée comme l'une des menaces majeures pour

la persistance des populations sauvages (SCHALLER 1977, WAKELYN 1987, SINGER *et al.* 2001) qui nécessitent de larges étendues herbacées, malheureusement incompatibles avec les politiques agricoles. D'autres menaces pèsent évidemment sur les habitats des populations sauvages comme la sur-exploitation des ressources par les espèces domestiques (CAMPOS-ARCEIZ *et al.* 2004). Cette surexploitation peut être à l'origine d'un appauvrissement du milieu auquel il faut parfois de longues années avant de retrouver son état initial (FRISINA 2002). La suppression des feux naturels qui participent au maintien d'habitats ouverts est elle aussi capable de réduire la qualité des ressources disponibles (chez le mouflon des Rocheuses, WAKELYN 1987, SMITH *et al.* 1999).

L'introduction d'espèces dans un nouvel environnement constitue le cas extrême où l'habitat est directement imposé à l'animal. C'est le cas par exemple des mouflons introduits sur l'archipel des Kerguelen dont la population se caractérise par des mortalités massives qui interviennent suite à des pics de densité (BOUSSÈS *et al.* 1994, voir aussi CLUTTON-BROCK *et al.* 1991 sur le mouton de Soay). Pour les populations alpines de mouflons étudiées dans **l'Article 6**, la mortalité enregistrée au moment des naissances est exacerbée à cause d'une inadaptation de l'espèce aux conditions locales (neige) et d'une mauvaise synchronisation entre la date des mises bas et la disponibilité végétale. Dans la population de moutons introduits aux Kerguelen (RÉALE *et al.* 2000), même constat : les animaux ont maintenu un cycle reproductif avec deux mises bas malgré la complète inadaptation de cette stratégie dans son nouvel environnement. Cet exemple suggère d'ailleurs qu'une espèce ayant évolué sous des pressions de sélection artificielle n'est pas forcément capable, même après plusieurs générations, de s'adapter aux nouvelles pressions de sélection (naturelles) qui lui sont imposées (RÉALE *et al.* 2000). La domestication pourrait avoir réduit, dans cet exemple, la variabilité génétique au point de limiter les capacités d'adaptation de l'espèce. On peut d'ailleurs se poser la question si, chez le mouflon, l'origine hybride des individus introduits ne pourrait pas aussi expliquer la persistance⁶⁸ des inadaptations (*e.g.*, populations alpines) aux nouvelles conditions locales. Il serait intéressant de voir si ce phénomène est général chez le mouflon méditerranéen, et absent chez les autres espèces d'*Ovis* de souche pure.

6.5 Lorsque les contraintes deviennent densité-dépendantes

6.5.1 Un sujet de discordance. Définition et historique sur la notion de densité-dépendance

Ce Chapitre ne serait pas complet si nous n'abordions pas le concept de densité-dépendance. En effet, l'idée que les populations sont régulées par des facteurs biotiques

⁶⁸La plupart des populations de mouflons a été introduite dans les années 1950-1960, voir **Chapitre 1**.

endogènes qui dépendent de la densité d'individus est une idée centrale en écologie des populations (NICHOLSON 1933, LACK 1954, 1966, BERRYMAN *et al.* 2002, COULSON *et al.* 2004, WHITE 2004), qui a longtemps été opposée aux rôles des facteurs abiotiques exogènes tels que le climat (ANDREWARTHA & BIRCH 1954). Ce qui a parfois été appelé le "grand débat" (BERRYMAN *et al.* 2002) a démarré avec les travaux de ELTON (1924), LOTKA (1925) et VOLTERRA (1926). C'est NICHOLSON (1933) qui propose par la suite que les populations naturelles sont régulées par des forces dont l'impact négatif sur les performances individuelles est plus fort à mesure que la densité de population augmente, ce qui sera popularisé comme un processus de régulation densité-dépendant (EGERTON 1973, FOWLER 1987, BERRYMAN *et al.* 2002). Un tel processus pourra être défini comme n'importe quelle réponse qui est dépendante, totalement ou en partie, de la densité de population et diminue la performance des individus (mesurée comme leur probabilité de survie, leur condition physique, leur fécondité) et/ou la croissance de la population (BERRYMAN *et al.* 2002). Le principal mécanisme de régulation de la densité est la compétition intra-spécifique (NICHOLSON 1933) alors que les facteurs limitants généralement reconnus sont la quantité et la qualité de nourriture disponible (LACK 1954, SKOGLAND 1985, FOWLER 1987) ou la prédation (BYERS 1997).

ANDREWARTHA & BIRCH (1954) opposèrent à cette conception déterministe leur "théorie de l'environnement" : les populations sont alors limitées par des processus stochastiques, telles que les variations des conditions climatiques. NICHOLSON (1933) est généralement reconnu comme ayant gagné le débat et la plupart des travaux qui suivirent se focalisèrent sur le concept de densité-dépendance (COULSON *et al.* 2004). Lorsque LACK (1966) proposa que la régulation des populations durant la saison favorable dépendait des conditions environnementales et de leurs effets sur la fécondité des femelles (*in* SÆTHER 1997), il proposa aussi qu'en dehors de cette période, la régulation était le fait d'une mortalité densité-dépendante associée au manque de ressource. Cette idée que les populations puissent être limitées aussi bien par des processus densité-dépendants que densité-indépendants est aujourd'hui largement confirmée (PUTMAN *et al.* 1996, SÆTHER 1997, GAILLARD *et al.* 2000b, COULSON *et al.* 2004). L'idée va même plus loin : les deux types de processus prennent place aussi bien durant la saison de végétation qu'en dehors et sans que leurs effets ne soient limités à un THV particulier comme le suggérait LACK (1966). Pour la plupart des espèces, le défi se trouve maintenant à un autre niveau : déterminer l'importance relative de chaque processus et le type de relation (linéaire, non-linéaire) qui les associe aux THV (*e.g.*, PUTMAN *et al.* 1996).

6.5.2 Un rôle fondamental, complémentaire, mais pas toujours évident

Les variations de densité sont aujourd'hui largement reconnues chez les ongulés pour être étroitement liées aux performances individuelles : lorsque la densité augmente la masse corporelle diminue et affecte en retour à la fois le patron de reproduction et de survie des

espèces (pour revue voir *e.g.*, FOWLER 1987). Ces effets ne sont pas forcément indépendants des processus stochastiques. Il semble au contraire qu'ils agissent de concert voire interagissent pour structurer la dynamique des populations (chez le chevreuil GAILLARD *et al.* 1997a, chez le cerf SAUER & BOYCE 1983, LOISON & LANGVATN 1998, POST & STENSETH 1999, chez le cerf à queue blanche PATTERSON & POWER 2002, chez le cerf sika *Cervus nippon* KAJI *et al.* 2004, chez l'élan MECH *et al.* 1987 chez le mouflon des Rocheuses PORTIER *et al.* 1998, chez l'antilope saïga COULSON *et al.* 2000, chez le bouquetin JACOBSON *et al.* 2004, chez le renne AANES *et al.* 2000, SOLBERG *et al.* 2001, chez le grand koudou OWEN-SMITH 1990, chez le mouton de Soay GRENFELL *et al.* 1998, MILNER *et al.* 1999, POST & STENSETH 1999, chez le zèbre *Equus burchelli* GEORGIADIS *et al.* 2003) simplement parce que lorsque les populations sont en fortes densités la compétition pour les ressources rendent les individus plus vulnérables aux effets directs et indirects du climat.

Dans l'**Article 6**, la précocité de l'âge de première reproduction observée chez les populations alpines de mouflons peut servir d'exemple pour illustrer cette interaction. La saisonnalité environnementale marquée s'accompagne dans ces populations d'une saison de croissance courte et intense mais aussi d'une mortalité plus importante due aux conditions hivernales et aux conditions rencontrées au moment des naissances (*e.g.*, neige). Pour les individus capables de survivre à ces facteurs limitants, les conditions deviennent alors très favorables : compétition intra-spécifique réduite et milieu favorable leur permettant d'atteindre dès la première année des masses corporelles significativement supérieures aux individus évoluant en zone méditerranéenne⁶⁹, et leur autorisant ainsi une reproduction plus précoce (**Article 6**). Chez le cerf de l'île de Rum les valeurs positives de NAO associées à un hiver chaud diminuent la mortalité hivernale des animaux (POST & STENSETH 1999) augmentant ainsi la compétition pour les ressources au printemps, alors qu'au même moment la douceur climatique favorise une croissance et une dégénérescence rapide des plantes et du taux de protéine (LANGVATN *et al.* 1996). Ces deux facteurs conjugués vont affecter la prise de masse post-natale des femelles et ainsi leur succès reproducteur (POST & STENSETH 1999).

De manière générale, la densité n'a évidemment d'effet sur la démographie des populations que si le nombre d'animaux atteint une valeur au-delà de laquelle les ressources disponibles par individu diminuent : c'est la notion de densité relative. Dans l'absolu, la densité n'a en effet que peu de sens d'un point de vue écologique : le nombre d'animaux peut très bien varier au cours du temps sans aucune conséquence si l'effectif reste inférieur à la capacité limite écologique du milieu⁷⁰ (CAUGHLEY 1977). Dans l'**Article 8**, bien que la densité dans l'absolu ait globalement été stable durant la période d'étude (voir aussi **Article 3**), la fermeture du milieu a entraîné une diminution des ressources disponibles *per capita* et donc une augmentation de la densité relative qui est probablement à l'origine

⁶⁹Un tel processus est connu sous le nom d'hypothèse d'Ashmole (ASHMOLE 1963) et est souvent considéré comme une explication alternative à l'augmentation du poids des animaux avec la saisonnalité environnementale (LINDSTEDT & BOYCE 1985).

⁷⁰Capacité au-delà de laquelle le milieu n'est plus capable à long terme de supporter une population.

des changements phénotypiques observés.

La densité est ainsi indissociable des caractéristiques du milieu (VAN HORNE 1983), ce qui explique en partie pourquoi il est difficile de rendre compte dans la nature des mécanismes densité-dépendant sans une bonne connaissance des populations étudiées (*e.g.*, le suivi de plusieurs indicateurs de changements écologiques, voir CEDERLUND *et al.* 1998) et des ressources disponibles. C'est notamment un des problèmes des études transversales. La densité augmente avec la productivité de l'habitat (FRETWELL & LUCAS 1970, CONRADT *et al.* 1999, PETTORELLI *et al.* 2001) ce qui nécessite de corriger les estimations de densités obtenues dans chaque population par la qualité de l'habitat pour rendre les densités comparables. Nous avons choisi dans **l'Article 7** de tirer profit du NDVI pour obtenir, à partir du profil phénologique de la végétation des populations étudiées, la productivité de l'habitat. Nous avons alors pu corriger la densité par les variations inter-populationnelles de productivité. Chez l'élan, la densité relative n'a cependant pas permis d'expliquer les variations de DST. Ce résultat n'est pas étonnant chez les grands herbivores pour qui les effets densité-dépendant ne semblent évidents que lorsque les densités sont fortes (*e.g.*, chez l'élan MESSIER 1994, SAND *et al.* 1995, HJELJORD & HISTØL 1999, FERGUSON *et al.* 2000 et voir FOWLER 1981 pour une revue). Or, la chasse maintient dans de nombreuses populations de Norvège des densités relativement faibles. D'autre part, il est probable que notre mesure de la densité relative ne soit pas totalement réaliste puisqu'elle ne prend en compte que la productivité de l'habitat (aspect quantitatif) alors que l'élan est un cueilleur qui sélectionne sa nourriture (aspect qualitatif, ANDERSEN & SÆTHER 1996, RENECKER & SCHWARTZ 1998, **Chapitre 4**). Les problèmes méthodologiques associés à l'étude des processus densité-dépendant sont nombreux, et le niveau de densité peut lui même entraîner des réponses complexes plus ou moins évidentes suivant l'espèce, la classe d'âge ou de sexe. L'environnement module lui-aussi l'occurrence du phénomène : dans un environnement très variable, la stochasticité environnementale peut être telle que les populations sont limitées à de faibles densités et ne sont alors jamais confrontées à des problèmes de compétition pour les ressources. Cependant, même à faible densité, il est possible dans un certain environnement d'observer temporairement des phénomènes densité-dépendant. Ce peut être le cas par exemple en environnement alpin durant la période hivernale où seules certaines zones sont libres de neige, ou alors à l'opposé, en milieu aride où les animaux peuvent rentrer en compétition autour des points d'eau.

6.6 La gestion face aux contraintes environnementales

Comment faire face aux changements climatiques globaux ? Si le nombre d'études qui s'intéressent aux impacts des changements climatiques ne cessent d'augmenter, très peu ont considéré et proposé des applications pratiques pour s'adapter à ces changements (HULME 2005, KING 2005). Il y a pourtant urgence au vu des conséquences du réchauf-

fement climatique sur l'environnement et la société humaine, particulièrement si les événements extrêmes⁷¹ deviennent comme ces prédict de plus en plus fréquents (EASTERLING *et al.* 2000, STENSETH *et al.* 2002, SCHÄR *et al.* 2004, KING 2005). A terme, il nous faudra évidemment réduire les émissions de gaz à effet de serre dans l'atmosphère. Les engagements politiques pris dans la cadre de protocole de Kyoto (Japon, 1997) vont dans ce sens, et 2012 sera l'année d'un bilan préliminaire sur la première période de réduction. L'inertie (environnementale et humaine) du système terrestre impose malgré tout d'être au moins capable de s'adapter aux changements climatiques qui interviendront dans les 30-40 prochaines années (KING 2005). La gestion et la conservation du monde vivant nécessiterait alors de modifier les pressions anthropiques et la flexibilité des méthodes de gestion si l'on veut limiter la vulnérabilité des populations aux variations climatiques (HULME 2005).

Contrairement au climat, il est possible d'intervenir directement sur les modes de chasse et sur l'habitat dans lequel évolue une espèce. Des aménagements du milieu peuvent d'ailleurs avoir des effets immédiats sur la dynamique de la population (SCHALLER 1977, HANSKI 1999), contrairement aux effets génétiques de la chasse qui pourraient être très difficiles à supprimer (LAW 2000, HARRIS *et al.* 2002, COLTMAN *et al.* 2003, FESTA-BIANCHET 2003). La chasse peut cependant être un allié de choix pour la gestion des habitats et la conservation des espèces. La chasse au trophée est capable de générer des revenus importants à partir du prélèvement d'un nombre limité de "beaux" mâles (LEWIS & ALPERT 1997, JORGENSON *et al.* 1998, HARRIS & PLETSCHER 2002). Un régime de chasse basé sur le prélèvement des jeunes et des vieux animaux serait alors une bonne alternative limitant les conséquences génétiques à long terme d'une chasse sélective. Le régime de chasse "mimerait" ainsi un patron de mortalité proche du patron naturel et permettrait aux plus beaux mâles de contribuer activement au patrimoine génétique de la population, avant d'autoriser aux chasseurs leur prélèvement (CRÊTE *et al.* 1981, THELEN 1991, HUNDETMARK *et al.* 1993, 1998). Ce système permettrait notamment de maintenir des flux économiques importants en autorisant le tir des vieux mâles à trophée (tir de "récolte"). Les fonds ainsi générés pourraient être réinvestis dans des actions de restauration des habitats. Chez les mouflons, l'utilisation du brûlage dirigé et du broyage mécanique de la végétation (RIGGS & PEEK 1980, HOBBS & SPOWART 1984, SEIP & BUNNELL 1985, SMITH *et al.* 1999, LOOMIS *et al.* 2002, BABSKI *et al.* 2005), peuvent permettre de répondre aux problèmes de conservation des populations liés à la perte d'habitats favorables (**Article 8**, WAKELYN 1987, RISENHOVER *et al.* 1988, SINGER *et al.* 2001).

Un milieu défavorable, quelle qu'en soit la cause, peut conduire à des situations socialement et économiquement problématiques en créant une compétition entre faune sauvage et activité humaine. Par exemple, l'introduction du mouflon méditerranéen en république Tchèque pose aujourd'hui de sérieux problèmes pour la production forestière et la persistance des espèces d'ongulés autochtones avec lesquelles le mouflon rentre en compétition

⁷¹La sécheresse de l'été 2003 est à l'origine en Europe d'environ 25 000 morts et les coûts directs se chiffrent à environ 11 billions €.

(HEROLDOVA & HOMOLKA 2001). Dans le Caroux-Espinouse, malgré la fermeture du milieu il y a encore peu de preuves tangibles que les essences résineuses soient fortement consommées⁷². Par contre les dégâts provoqués par les mouflons sur les cultures viticoles sont à l'origine de tensions avec une partie de la population locale (LAUDINAS 2004). L'introduction d'une espèce dans un nouvel habitat, la dégradation du milieu par l'Homme, un plan de chasse inadapté qui ne maintient pas les effectifs des populations en adéquation avec leur habitat, tout cela est susceptible de conduire à des interactions négatives entre faune sauvage et société. L'Homme se doit d'agir en conséquence : c'est lui qui est à l'origine des nouvelles contraintes environnementales auxquelles doivent faire face les populations animales et il s'est adjugé le rôle de régulateur en éliminant les prédateurs naturels. Il se doit donc de jouer sur ces deux tableaux, habitat et effectif, pour assurer l'équilibre entre la population et son environnement. Pour reprendre l'exemple des contraintes climatiques, si des situations exceptionnelles comme celles de 2003 se reproduisent, l'Homme devra être capable d'ajuster les plans de chasse, réduction par exemple du nombre de femelles prélevées, afin de permettre à la population de compenser les fortes mortalités juvéniles durant la période estivale.



Faon d'élan en hiver. (Photo : Auteur inconnu)

⁷²Les résineux constituaient au maximum, en 1994/1995, 4.5% du régime alimentaire de l'espèce (CRANSAC *et al.* 1997b).

Chapitre 7

Influence de l'Homme et de l'environnement chez le mouflon et l'élan

Contents

7.1 Comparison of female mouflon reproductive output (Article 6)	177
7.1.1 Introduction	177
7.1.2 Material and Methods	178
7.1.3 Results	182
7.1.4 Discussion	183
7.1.5 Addendum	186
7.2 Sexual size dimorphism in moose (Article 7)	189
7.2.1 Introduction	189
7.2.2 Material and Methods	192
7.2.3 Results	199
7.2.4 Discussion	203
7.2.5 Conclusion	208
7.3 Long-term life-history changes in Mouflon (Article 8)	209
7.3.1 Introduction	209
7.3.2 Study area	213
7.3.3 Methods	213
7.3.4 Results	218
7.3.5 Discussion	225
7.3.6 Addendum	229
7.4 Drought effects on mouflon survival (Article 9)	245
7.4.1 Introduction	245

7.4.2 Material and Methods	246
7.4.3 Results	247
7.4.4 Discussion	248
7.4.5 Addendum	251

7.1 Reproductive output of female mouflon : a comparative analysis (Article 6)

Abstract. Although many mouflon *Ovis gmelini musimon* populations have been introduced to continental southern and central Europe, little is known about their reproductive output. Based on post-mortem analysis of 344 harvested females, the variation in reproductive performance was investigated in three wild populations : two located in the French Alps and one in the south of France. Examination of tracts indicated a high pregnancy rate ($> 80\%$) for females ≥ 1.5 years old. We found that a significant proportion of female lambs were pregnant in the Alps, *c.* 1 year earlier than generally reported for first reproduction in the mouflon, whereas female lambs did not conceive in the southern France population. Pregnant female lambs and yearling females always bore a single foetus. Among pregnant females ≥ 1.5 years old, twinning occurred less often in southern France (2.5%) than in the Alps (10.8% and 20.7%). The data required to relate body mass and reproductive output of ewes at individual level were lacking, but female lamb-ewe body mass ratio was used to test that the population with high reproductive output should have the highest ratio. As expected, the index was higher in the Alps than in southern France, suggesting between-population differences in the quality of the local environment. Differences in growth pattern and birth timing of lambs, or different tactics of maternal care could also have influenced the female lamb-ewe body mass ratio. Crossings between wild and domestic sheep during the recent history of these populations and differences in environmental conditions might have interplayed to shape age at first reproduction and twinning rates.

Garel Mathieu, Cugnasse Jean-Marc, Gaillard Jean-Michel, Loison Anne, Gibert Philippe, Douvre Philippe & Dubray Dominique. 2005. Reproductive output of female mouflon : a comparative analysis. *Journal of Zoology, London* 266, 65-71.

7.1.1 Introduction

To understand population dynamics and fix management programmes, the modelling of demographic processes requires age- and time-specific vital rates such as fecundity, age at first reproduction and survival (GAILLARD *et al.* 1998b). Reproductive parameters are easier to measure than survival, and abundant data on ageand time-related variations in fecundity of females are therefore available in many mammalian populations (see GAILLARD *et al.* 2000b).

In mouflon *Ovis gmelini musimon* (CUGNASSE 1994), ewes are commonly viewed as monotocous and sexually mature from 1.5 years of age (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, CUGNASSE *et al.* 1985, BON *et al.* 1991). Females with two lambs at heel, however, have been observed occasionally, raising the possibility of twinning (DE BEAUFORT 1970, CUGNASSE *et al.* 1985, but see GEIST 1971, ECCLES & SHACKLETON 1979).

Recently, firm evidence of twinning in mouflon has been reported from post-mortem examination in enclosed populations (BRIEDERMANN 1992), in free-living populations given supplemental feed (NAHLIK 2001), and in wild populations (BRIEDERMANN 1992). High twinning rates may even be reached (33.8%; BOUSSÈS & RÉALE 1998). Likewise some cases of early sexual maturation between 6 and 10 months of age (DE BEAUFORT 1970, BRIEDERMANN 1992) have been reported.

During introductions of mouflon to continental Europe from native Corsican and Sardinian populations (BON *et al.* 1991), some crossing occurred with domestic and wild sheep (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, ULOTH 1972, CUGNASSE 1994). Reproductive potential in domestic sheep is controlled by both genetic and environmental components (GEIST 1971, LAND 1978, ECCLES & SHACKLETON 1979, BERGER 1982 and see MICHELS *et al.* 2000), and domestic species are known to be able to produce twins and mature earlier (at 6 months) than their wild counterparts (SCHALLER 1977). Therefore, both genetic factors (see BOUSSÈS & RÉALE 1998) and environmental conditions encountered in mouflon populations (see BRIEDERMANN 1992, NAHLIK 2001) might explain the high reproductive output reported in some populations. However, despite many successful introductions and hunting of these populations, accurate data on reproductive patterns and factors related to the variations are lacking.

From data collected on harvested females in three introduced populations of mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. in France (Tab. 7.1), the twinning rate, the age at first reproduction, the pregnancy rate by age class, and the sex-ratio of fetuses was assessed. We predicted that the twinning rate would be higher in the alpine populations originating from mouflon crossbred with domestic and feral sheep (CUGNASSE & HOUSSIN 1993, CUGNASSE 1994, MONTGELARD *et al.* 1994), than in the southern population partially originating from native Corsican mouflon (CUGNASSE & HOUSSIN 1993) for which there is no evidence of twinning (PFEFFER 1967, DUBRAY 1988).

Ungulate reproductive output is highly sensitive to female body size (GAILLARD *et al.* 1992, BÉRUBÉ *et al.* 1999, HEWISON & GAILLARD 2001, BONENFANT *et al.* 2002). In several ungulates, a weight threshold for breeding has been reported (SADLEIR 1969, SÆTHER & HEIM 1993, HEWISON 1996, SAND 1996, GAILLARD *et al.* 2000b). Because the reproductive status and the body weight of ewes were recorded independently, the female lamb-ewe body mass ratio was used to estimate the proportion of adult female body mass reached by lambs in each population. It was thus predicted that populations with high reproductive output should have the highest female lamb-ewe body mass ratio.

7.1.2 Material and Methods

7.1.2.1 Study areas

Data were collected in 3 free-living populations of mouflon located in France : the Bauges (French Alps, BG), Vercors Drômois (French Alps, VD) and Caroux- Espinouse,

TAB. 7.1 – *Characteristics of study areas and datasets.*

Study area	Environmental characteristics				Reproductive output		
	Coordinates	Altitude (meters)	Climate	Vegetation	Mouflon population origin ^a	Sample size	Hunting seasons
Bauges, French Alps (BG)	45 ° 40'N, 6 ° 13'E	800-2217	Mountain	Coniferous and beech up to 1500 m; cliffs and open grasslands between 1700-2200 m	6 females and 10 males ^b (1954-55; French National Reserve of Chambord)	43	9
Caroux-Espinouse, South of France (CE)	43 ° 40'N, 3 ° 0'E	150-1124	Mediterranean, oceanic and mountain influences	Irregular mosaic of beech, chestnut, coniferous, ever-green oak with open area dominated by moorlands of heather and broom heathlands	2 females and 2 males (1956), and 2 females and 2 males (1959) (French National Reserve of Cararache)	201 ^c	18
Vercors Drôme, French Alps (VD)	44 ° 50'N, 5 ° 17'E	500-1706	Mountain oceanic influences	Beech up to 800 m; mosaic of cliffs, open grasslands and forest (coniferous and beech) above	4 females and 4 males (1956; Chambord)	100	5

^aDate of introduction and origin of founder are reported in brackets.

^bFive males and two females died during winter following their introduction.

^cCombined with data from CUGNASSE *et al.* (1985).

(southern France, CE) populations. These populations are contrasted according to the origin of the founder individuals and environmental characteristics (Tab. 7.1).

BG and VD were founded with mouflon from the French National Reserve of Chambord (CUGNASSE & HOUSSIN 1993). In CE, mouflon initially originated from native Corsican mouflon (French National Reserve of Cadarache : *Ovis gmelini musimon* var *corsicana*; CUGNASSE 1994) introduced 4 years before further groups from Czechoslovakia and Chambord (CUGNASSE & HOUSSIN 1993). Mouflon introduced from Chambord and Czechoslovakia had some ancestors that had been crossbred with other domestic or wild sheep (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, ULOTH 1972, CUGNASSE 1994, MONTGELARD *et al.* 1994, BOUSSÈS & RÉALE 1998). The 3 populations are of uncertain and possibly mixed origin, so the denomination of *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. was used, following the recommendations of CUGNASSE (1994). Domestic sheep were abundant ($n = 8450$ in 2003) in VD and crossbreeding may have occurred with mouflon. In BG and VD animals were located at a higher elevation and a more northern latitude than CE mouflon. They are therefore exposed to low ambient temperature, winters with deep snow and short growing seasons (especially in BG, see LOISON *et al.* 1999c). In CE, mouflon encounter hot dry summers (GAREL *et al.* 2004), wet autumns and fairly cold winters with snow cover lasting only for short periods on hill tops and plateaus (THIEBAUT 1971). None of these populations was given supplemental feed. In the 3 areas studied, hunting takes place from September to February.

7.1.2.2 Data collection

Data were collected on female mouflon killed during the hunting season (Tab. 7.1) and examined by PG. Each female was autopsied to estimate twinning rate, age at first reproduction, pregnancy rate by age class and sex-ratio of the foetuses. Uteri were collected and stored in a freezer at -20°C and ovaries fixed in 10% formalin, and stored in 70% alcohol until analysis. The uterine horns were cut longitudinally and the embryos or foetuses were collected. Culled females were classified as pregnant when at least 1 foetus was present. Foetuses can be sexed only after 45 days of age (BARONE 1978). The crown-rump lengths and mass of embryos and foetus were measured in VD, and age was thus estimated from curves reported for domestic sheep (BARONE 1978).

Teeth eruption and replacement were used in BG and CE to estimate the age of ewes. When performed during the hunting season (September-February) this technique provides a reliable estimation of age until 3.5 years (RIECK 1975, RYDER 1983). Three age classes were used : lamb (non-permanent incisor), yearling (2 permanent incisors, 1.5 years) and ewes > 1.5 years old (more than 2 permanent incisors). Two age classes were used for VD : lamb and adult females because no distinction was made for ewes ≥ 1.5 years old. To compare adult reproductive output among the 3 populations, yearling and > 1.5 years age classes were pooled for BG and CE.

Eviscerated body mass of female lambs and adult females (≥ 1.5 years) was measured

to the nearest 0.5 kg with a spring scale in each population (25, 9 and 5 years of data for BG, CE and VD, respectively). Because the reproductive status and the body weight of ewes were recorded independently, data did not allow us to relate body mass and reproductive output of ewes at the individual level.

7.1.2.3 Chronology of reproduction

7.1.2.3.1 CE

Gestation time of mouflon is *c.* 148-159 days (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, BRIEDERMANN 1992). Mating occurs from the end of October until the beginning of January, with a median date between 7 and 26 November, and most of the matings should have occurred before 15 December (BON *et al.* 1993a). Therefore, the pregnancy rates were calculated for females culled after 15 December.

7.1.2.3.2 BG

Timing of mating is unknown. Field observations reported that most of the lambing occurs from middle to late April (J.-M. JULLIEN, *pers. comm.*). We thus assumed that most of the matings also occurred before 15 December in this population.

7.1.2.3.3 VD

Timing of mating is also unknown, but for most breeding females (93.8%, $n = 61$) the age of the foetus was known. Therefore, the mating period has been estimated as the number of days from first mating to the 80th percentile. This measure is not affected by the timing of a few late fertilizations and has often been used as a measure for birth season in ungulates (RUTBERG 1987, BERGER 1992, GAILLARD *et al.* 1993b, LINNELL & ANDERSEN 1998, CÔTÉ & FESTA-BIANCHET 2001). Timing of parturition was estimated by calculating the median (\pm median absolute deviation) of mating dates.

The lack of strong data on the timing of breeding could lead to underestimating the true pregnancy rate. This bias was limited in our study, however, because : (1) a late date was used for field observations of the end of rut ; (2) for the BG population, for which the estimation was not based on a specific study (BON *et al.* 1993a for CE and current study for VD), only 2 ewes (both pregnant) were killed before 1 January (*i.e.*, an interval of 2 weeks after the end-of-rut date used).

7.1.2.4 Statistical analysis

7.1.2.4.1 Reproductive output

Between 5 and 18 years of data were pooled to increase sample size (Tab. 7.1). A loglikelihood ratio test was used to compare pregnancy and twinning rates among populations,

and Fisher's exact test for 2×2 contingency table analysis (VENABLES & RIPLEY 2002). Sex-ratio (SR) of foetuses was calculated as the number of male foetuses divided by the total number of foetuses. Abias in sex ratio was tested for using a binomial test (CONOVER 1971).

7.1.2.4.2 Body mass

Between 5 and 25 years of data were pooled to increase sample size (see above). The date of kill was accounted for and body mass of females (lambs and adults) killed in the 3 populations compared by using an ANCOVA. All analyses were performed using R 1.8.0 (IHAKA & GENTLEMAN 1996).

7.1.3 Results

7.1.3.1 Mating period in VD

The median date of mating was estimated as 22 October (± 16 days), and 80% of matings took place between 6 July and 4 November, over 17 weeks (Fig. 7.1). The latest mating occurred on 7 January. Therefore, the percentage of pregnant females was calculated from ewes culled after 4 November. During the following 10 days, few females were killed ($n = 10$) and only one was not pregnant, allowing us to avoid including false negatives in the estimation of pregnancy rates.

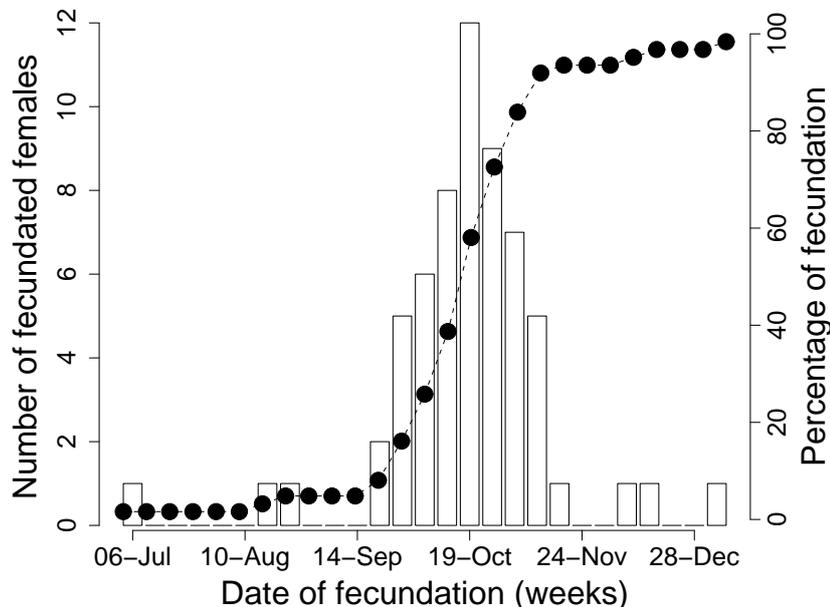


FIG. 7.1 – Dates of fertilization estimated from the age of foetuses of 61 females killed between 1996 and 2001 in the Vercors Drômois population of mouflon, France. Dashed line, cumulative percentage of fertilization; histograms, number of fertilizations every week beginning 6 July.

7.1.3.2 Comparison of reproductive output

The sex ratio of foetuses did not differ from 0.5 in the BG (SR = 0.50; $n_{females} = 12$, $n_{males} = 12$), CE (SR = 0.44; $n_{females} = 55$, $n_{males} = 44$, $P = 0.32$) or VD (SR = 0.59; $n_{females} = 18$, $n_{males} = 26$, $P = 0.29$) populations.

An identical proportion of female lambs were pregnant in BG (41.7%, $n = 12$) and VD (41.7%, $n = 12$) whereas female lambs did not conceive in CE ($n = 39$).

A high and similar proportion ($P = 0.53$) of yearlings were pregnant both in BG (100%, $n = 6$) and CE (81.3%, $n = 16$). For these two populations, more than 90% of ewes > 1.5 years old were pregnant (BG : 95.2%, $n = 21$; CE : 91.0%, $n = 122$; $P = 1$). The proportion of pregnant adult females did not vary significantly among populations (CE = 89.9%, $n = 138$; $G = 4.07$, d.f. = 2, $P = 0.13$), although the estimated pregnancy rate for BG (96.3%, $n = 27$) tended to be greater than for VD (83.3%, $n = 72$; $P = 0.11$). In contrast, the twinning rate was different among populations ($G = 14.83$, d.f. = 2, $P < 0.001$). The proportion of adult females bearing twins was higher in VD (10.8%, $n = 74$) than in CE (2.5%, $n = 198$; $P = 0.008$), but not statistically different from BG (20.7%, $n = 29$; $P = 0.21$). None of the female lambs autopsied in BG ($n = 5$) and VD ($n = 5$), and yearlings autopsied in BG ($n = 7$) and CE ($n = 13$), had twins. Therefore, the twinning rate in ewes > 1.5 years old was higher, and statistically different between the BG (27.3%, $n = 22$) and CE populations (2.7%, $n = 185$; $P < 0.001$).

7.1.3.3 Comparison of body mass

Body mass of adult (≥ 1.5 years) ewes (\pm SE) was similar in the three populations ($F = 0.12$, d.f.=2, 318, $P = 0.89$; BG : 21.8 kg (± 0.3), $n = 188$; CE : 21.7 kg (± 0.3), $n = 79$; VD : 22.0 kg (± 0.5), $n = 55$) and did not change over the hunting season (date effect : $F = 0.38$, d.f. = 1, 318, $P = 0.54$). For female lambs, the best model included interactive effects of the date of kill and population ($F = 3.31$, d.f. = 2, 78, $P = 0.04$). Predicted values (SE) for the median date of kill (30 November) show that female lambs are heavier in the Alps (BG, VD) than in CE (population effect : $F = 6.80$, d.f. = 2, 78, $P = 0.002$; BG : 14.0 kg (± 0.4), $n = 46$; CE : 12.2 kg (± 0.5), $n = 26$; VD : 15.5 kg (± 0.8), $n = 12$). Alpine lambs thus reach a larger proportion of the adult body mass than southern lambs (lamb-ewe body mass ratio : BG = 0.64; CE = 0.56; VD = 0.71).

7.1.4 Discussion

7.1.4.1 Comparison with other populations of sheep

Age at first reproduction as early as found here (pregnant female lambs) was reported from post-mortem examination earlier in Bauges (BG) populations (DE BEAUFORT 1970, $n = 1$) and mentioned in another population in the Alps originating from the Chambord/Bauges stock by CUGNASSE *et al.* (1985). BRIEDERMANN (1992) had also reported

evidence of mouflon giving birth at 1 year of age, with a pregnancy rate (45% and 60%, $n = 38$ and $n = 16$, respectively) similar to populations in the Alps. In other sheep populations, maturity is reached at 1.5 years of age (VALDEZ 1976, HOEFS 1978, NICHOLS 1978, BERGER 1982, HADJISTERKOTIS & BIDER 1993, FESTA-BIANCHET *et al.* 1995, BOUSSÈS & RÉALE 1998) and early reproduction is generally only observed in populations bred in captivity (McCUTHEN 1977, BERGER 1982) or for domestic (LAND 1978) and feral populations of sheep (CLUTTON-BROCK *et al.* 1991, RÉALE *et al.* 2000).

Except for the native Corsican mouflon in which the lamb-ewe ratio is low (36-59%, $n = 54-205$, DUBRAY 1988), the reproductive rate of other mouflon populations is consistently high (enclosed populations : 87.5%, $n = 75$, BRIEDERMANN 1992 ; free-living populations : 91.3%, $n = 396$, BRIEDERMANN 1992 ; population given supplemental feed : 99%, $n = 158$, NAHLIK 2001).

Multiple births are rare in North American bighorn sheep (SPALDING 1966, GEIST 1971, ECCLES & SHACKLETON 1979), although relatively high twinning rates have been reported for California bighorn sheep *Ovis canadensis californiana* (SPALDING 1966, ECCLES & SHACKLETON 1979) in both wild (36.2%, $n = 11$) and captive populations (12.5%, $n = 16$). On the other hand, multiple births are frequent in Asiatic sheep (*Ovis orientalis* 40% and one case of triplets, $n = 120$, VALDEZ 1976 ; *Ovis gmelini anatolica* 70% from visual observations in a captive population, ARIHAN & BILGIN 2001). Twinning rates recorded in the BG and VD populations were among the highest reported for wild and captive populations of mouflon (1-14%, $n = 286$, BRIEDERMANN 1992 ; 8.2%, $n = 158$, NAHLIK 2001). Only the wild population of the Kerguelen Archipelago had a greater rate of twinning (33.8%, $n = 71$) with one case of triplets (BOUSSÈS & RÉALE 1998).

None of the female lambs and yearling females autopsied in the three populations had twins. Though based on a small sample, our results are consistent with those obtained in other mouflon (BRIEDERMANN 1992, BOUSSÈS & RÉALE 1998, NAHLIK 2001) and sheep (VALDEZ 1976, ECCLES & SHACKLETON 1979, CLUTTON-BROCK *et al.* 1991) populations. Sheep thereby fit the general patterns reported for polytocous ungulates with primiparous females usually having a smaller litter size than older ones (*e.g.*, SÆTHER *et al.* 1996, HEWISON & GAILLARD 2001).

7.1.4.2 Reproductive output : environmental and genetic effects

Populations in the Alps matured earlier and had higher twinning rates than in southern France. Sexual development and fecundity are known to be strongly influenced by the level and quality of diet in ungulates (SADLEIR 1969, LAND 1978). Puberty and the reproductive performance of females depend closely on weight thresholds (SÆTHER & HEIM 1993, HEWISON 1996, SAND 1996) and could be related to body mass (GAILLARD *et al.* 1992, FESTA-BIANCHET *et al.* 1995, BÉRUBÉ *et al.* 1999, RÉALE *et al.* 2000, HEWISON & GAILLARD 2001, BONENFANT *et al.* 2002) rather than to age. During the hunting/rutting season, the body mass of female lambs reached a larger proportion of the adult female body mass in

the Alps than in the CE population, which is consistent with the differences in reproductive output observed between these populations (see SAND & CEDERLUND 1996). Such a difference could involve between-population differences in environmental conditions. The reproductive output of female ungulates is known to be highly variable according to environmental conditions (GAILLARD *et al.* 2000b). Under harsh conditions, females decrease their reproductive effort to avoid jeopardizing their own survival (FESTA-BIANCHET *et al.* 1998, GAILLARD & YOCOZ 2003). Female lamb-ewe body mass ratio could thus be positively related to the quality of the local environment. The possible effect of differences in growth patterns and birth timing of lambs, and in tactics of maternal care on variation in female lamb-ewe body mass ratio cannot, however, be disregarded.

The earlier age at maturity in the Alps (VE, BG) compared to CE was in contradiction with the first assessment of habitat suitability for mouflon in France (GINDRE 1979), which assumed that Mediterranean habitats, such as the Caroux-Espinouse massif, were more suitable for mouflon than Alpine habitats, where snow cover may be limiting for this species. Indeed, snow cover may have a negative impact on mouflon condition, because mouflon do not scrape through deep snow to obtain food as do other mountain ungulates (PFEFFER 1967, HEROLDOVA 1988a, NAHLIK 2001). The relationship between habitat suitability and abundance of snow cover during winter, however, may not be so simple. For example, the CE population faces annual summer droughts that limit food availability and quality (BAUDIÈRE 1970, GAREL *et al.* 2004), during the period of lamb and yearling growth, while no such drought occurs at higher altitudes in the Alps (LOISON *et al.* 1999c). This summer difference may partly account for the accelerated maturation rates in Alpine populations.

Habitat characteristics may not be sufficient to explain the high twinning rate in the two populations in the Alps. In Dall sheep *Ovis dalli dalli* (HOEFS 1978), supplemental feeding during ovulation did not result in twinning. Soay sheep (*Ovis aries* CLUTTON-BROCK *et al.* 1991) and mouflon in the Kerguelen Archipelago (BOUSSÈS & RÉALE 1998) have a high twinning rate (23% and 33.8%, respectively) despite periodic food shortages, as shown by the death of > 50% of the individuals. Because reproductive potential in domestic sheep is controlled by both environmental and genetic components (GEIST 1971, LAND 1978, ECCLES & SHACKLETON 1979, BERGER 1982), animals could have inherited their twinning capability from ancestors crossbred from domestic and wild sheep (see BOUSSÈS & RÉALE 1998).

Because twins are extremely rare in the native mouflon populations of Corsica, Cyprus and Sardinia (PFEFFER 1967, DUBRAY 1988), the twinning capability of our populations could thus be linked to the mixed origin of mouflon introduced from the French National Reserve of Chambord and Czechoslovakia (TÜRCKE & SCHMINCKE 1965, PFEFFER 1967, ULOTH 1972, CUGNASSE 1994, MONTGELARD *et al.* 1994, Tab. 7.1). The alleles responsible for twinning may have been introduced from the Chambord and/or Czechoslovakia stocks (BOUSSÈS & RÉALE 1998) and therefore, some mouflon may have inherited the twinning

capability from these crosses. The CE population grew initially from native Corsican mouflon introduced 4 years before crossbred animals (Chambord and Czechoslovakia stocks). Thus, mouflon in CE could have maintained their twinning capability at a relatively low frequency, in contrast to the mouflon of BG and VD native only from Chambord stock.

Genetic origin and environmental conditions are not independent and particular attention should be given to the interactions between these factors (LAND 1978, BERGER 1982, HARVEY & ZAMMUTO 1985). In Soay sheep, ewes first lamb at 1 year of age despite periodic die-offs resulting from a shortage of food when the population density is high. The rate of twinning and the proportion of females breeding as lambs declined, however, with rising population size, *i.e.*, owing to reduced food availability (CLUTTON-BROCK *et al.* 1991). Thus, sexual maturation at an early age may not be restricted by intrinsic capability, but could rather be the result of the interaction of genetic origins and environmental characteristics (BERGER 1982, HARVEY & ZAMMUTO 1985). Genetic and environmental factors could interplay to shape the age at first reproduction and twinning rates of mouflon ewes : genetic origin confers phenotypical reproductive plasticity, and environmental conditions influence its expression. This plasticity of mouflon is reported elsewhere, especially in relation to diet (HOMOLKA 1991, CRANSAC *et al.* 1997b, CHAPUIS *et al.* 2001) and allows an exceptional adaptation of the species to several habitats (WELLER 2001).

7.1.5 Addendum

7.1.5.1 Variabilité des THV dans les populations de mouflons

Pour deux des populations étudiées (BG et CE)⁷³, ainsi que pour une troisième population, celle du massif de Gap-Chaudun (Hautes-Alpes, 1025-2709 m, influences alpine et méditerranéenne) dont l'origine des animaux est comparable à celle des Bauges⁷⁴, nous sommes allés plus loin dans la comparaison de la variabilités des THV. Toujours sur la base des données récoltées sur les animaux tués à la chasse, nous avons comparé les caractéristiques morphologiques de chaque population. Quels que soient le sexe et la population, le poids éviscéré des adultes est équivalent ($F_{2,607} = 0.09$, $P = 0.92$), alors que les animaux ont tendance à être plus grands dans la population de Gap-Chaudun que dans celle du Caroux-Espinouse (taille : $F_{1,517} = 10.22$, $P = 0.002$; garrot : $F_{1,517} = 29.04$, $P < 0.001$, Tab. 7.2). Ceci est conforme aux prédictions que la taille des animaux augmente lorsque la saisonnalité environnementale est plus forte (loi de Bergmann), probablement en réponse à un environnement de meilleure qualité durant la période de croissance des animaux (**Article 7**, BERGMANN 1847, LANGVATN & ALBON 1986). Cela conforte aussi le rôle de l'environnement comme facteur structurant les différences de THV entre populations alpines et méditerranéennes.

⁷³Il n'y a pas de données autres que le poids qui ont été recueillies dans la population VD.

⁷⁴En 1958, 5 mâles et 5 femelles de Chambord, puis en 1961, 1 mâle et 1 femelle des Bauges, ont été introduits (CHAUVIÈRE 1978).

TAB. 7.2 – Caractéristiques ($\pm ET$ (n)) morphologiques de trois populations de mouflons. Les mesures ont été effectuées sur les animaux adultes ($\geq 3\frac{1}{2}$ ans) prélevés durant la saison de chasse (du 1^{er} septembre au 28 février).

	Caroux		Gap-Chaudun (05)		Bauges (73/74)	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
Poids ^a	37.3 \pm 0.3 (211)	23.0 \pm 0.3 (81)	37.1 \pm 0.5 (70)	22.3 \pm 0.4 (50)	37.5 \pm 0.7 (81)	22.7 \pm 0.3 (118)
Hauteur au garrot	76.8 \pm 0.3 (268)	69.6 \pm 0.6 (74)	79.5 \pm 0.5 (85)	71.5 \pm 0.4 (93)	-	-
Longueur	130.9 \pm 0.6 (268)	117.4 \pm 1.2 (75)	133.9 \pm 0.7 (84)	119.9 \pm 0.6 (93)	-	-

^aIl s'agit du poids éviscéré. Pour les mâles, le poids est ajusté au premier octobre afin de corriger pour les dépenses énergétiques liées au rut. Une telle correction n'a pas été nécessaire pour les femelles (voir **Article 6**).

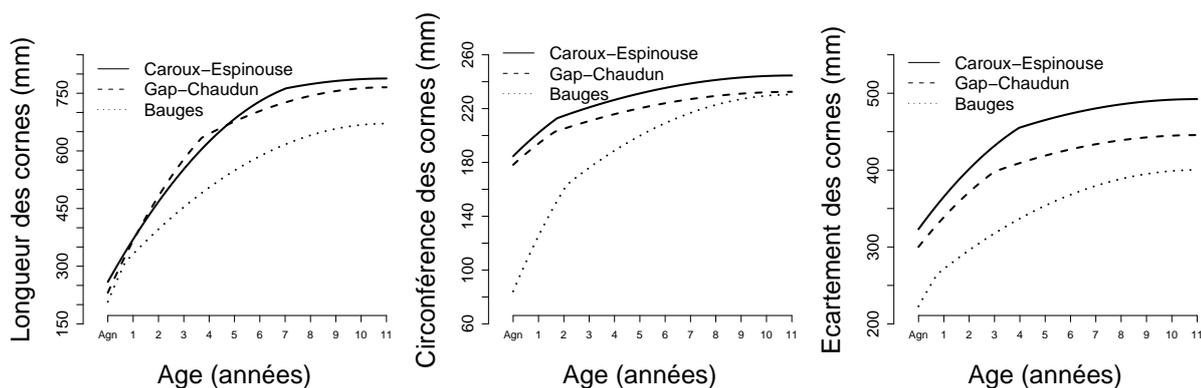


FIG. 7.2 – Variations inter-populationnelles des patrons de croissance de trois mesures utilisées dans la cotation officielle des trophées de mouflons mâles ($n > 66$ quelles que soient la population et la mesure). Pour la longueur et la circonférence, nous avons utilisé la plus grande des mesures des deux cornes. Le patron de croissance représente une simple relation quadratique entre la mesure considérée et l'âge. Les mesures ont été effectuées sur les mâles prélevés durant la saison de chasse (du 1^{er} septembre au 28 février).

Les différences sont plus marquées lorsque l'on considère chez les mâles la croissance des cornes (Fig. 7.2). Les mouflons des Bauges ont, quelle que soit la caractéristique mesurée, des valeurs bien inférieures à celles des deux autres populations. Même si à Gap-Chaudun le patron de croissance de la circonférence et de la longueur des cornes est proche de celui du Caroux-Espinouse, l'écartement est, comme pour la population des Bauges, bien inférieur. Dans les populations les plus hybridées, les trophées sont ainsi de manière générale plus petits, avec un écartement beaucoup moins important (Fig. 7.2, voir aussi **Article 8** et CHAUVIÈRE 1978).

Nous ne sommes pas rentrés dans une comparaison trop détaillée. La chasse est par définition sélective, et nos mesures pourraient être influencées par cette sélection. De plus, d'autres facteurs environnementaux, comme la densité, peuvent aussi expliquer les différences observées. En effet, chez les mouflons de l'archipel subantarctique des Kerguelen le développement morphologique est beaucoup moins important que pour les populations continentales probablement à cause d'une intense compétition pour l'accès aux ressources (voir Tab. 1 & Fig. 1, BOUSSÈS & RÉALE 1996). Or, nous n'avons aucune mesure de densité relative ni les moyens de nous assurer que le type de sélection pratiquée à la chasse est le même dans chaque population.

Quoiqu'il en soit, les populations de mouflons alpines étudiées nous apparaissent avoir des caractéristiques biologiques (patron de reproduction, absence de cornes chez les femelles et chez certains mâles, ... DE BEAUFORT 1970, CHAUVIÈRE 1978, LÜPS *et al.* 2003) plus proches d'espèces férales comme le mouton de Soay (maturité sexuelle à 6 mois, taux de géminité entre 3 et 23%, taux de reproduction $>80\%$, CLUTTON-BROCK *et al.* 1991) que du mouflon de Corse.

7.2 The length of growing season and adult sex ratio shape sexual size dimorphism in moose (Article 7)

Abstract. While factors affecting body growth have been extensively studied, very little is known about the factors likely to affect the sexual size dimorphism (SSD) in polygynous mammals. Based on the carcass mass of 24 420 male and female moose recorded in 14 Norwegian populations, we examine three hypotheses to explain geographical variation in SSD. First, SSD is expected to decrease when the relative density of animals (for a given habitat quality) increases, because resource limitation at high population densities is assumed to affect body growth of males more than females. Second, because males are selected to invest in growth more than females, environmental seasonality and related improvement of the forage quality during the short and intense growing season are expected to increase SSD. Third, by decreasing the proportion of adult males in the population, resulting in start of rutting earlier in life, hunting may decrease the SSD by increasing the reproductive cost of young males. We found that males grew faster and for a longer time of their life than did females and thus were heavier (24%) when they reached adulthood. Sexual size dimorphism was independent of density, but was higher in areas with short growing seasons. The low SSD in populations with largely adult female-biased sex ratios (males per female) shows that male body growth decreases with a decreasing proportion of adult males in the population. Our results indicate that geographical variation in moose SSD is influenced by divergent responses in the sexes to ecological factors affecting body growth.

Garel Mathieu, Solberg Erling Johan, Sæther Bernt-Erik, Herfindal Ivar & Høgda Kjell-Arild. The length of growing season and adult sex ratio shape sexual size dimorphism in moose. *Ecology*, 87, 745-758.

7.2.1 Introduction

In sexually dimorphic species adult males and females differ consistently in size, coloring, shape or adornment, and dimorphism can also imply differences in smell, calls and aspects of behavior (DARWIN 1871, RALLS 1977, JARMAN 1983, SHINE 1989). However, in most vertebrate species, sexual size dimorphism (SSD) is the most common form (RALLS 1977, FAIRBAIRN 1997, LOISON *et al.* 1999b, PEREZ-BARBERIA *et al.* 2002). In birds (WILEY 1974) and mammals (RALLS 1976, JARMAN 1983, LOISON *et al.* 1999b), male-biased SSD predominates, reaching its greatest extreme in larger species of the mammalian orders Primates, Pinnipedia, Proboscidea and Artiodactyla (RALLS 1977, ALEXANDER *et al.* 1979, WECKERLY 1998), in which males may weigh two to eight times as much as females (RALLS 1977, FAIRBAIRN 1997, WECKERLY 1998). Several hypotheses have been proposed to account for the SSD (DARWIN 1871, TRIVERS 1972, RALLS 1977, HEDRICK

& TEMELES 1989, SHINE 1989, FAIRBAIRN 1997, WECKERLY 1998, LOISON *et al.* 1999b, PEREZ-BARBERIA *et al.* 2002), most suggesting the extensive role of sexual selection for the evolution of SSD.

The strength of selection for SSD would depend on the intensity of competition among males and, accordingly, studies have shown that SSD among vertebrates is closely associated with the level of polygyny (WILEY 1974, RALLS 1977, JARMAN 1983, LOISON *et al.* 1999b, PEREZ-BARBERIA *et al.* 2002). In polygynous mammals, SSD results from different selection pressure on male and female growth tactics in relation to reproduction (TRIVERS 1972, RALLS 1977, CLUTTON-BROCK *et al.* 1988, ANDERSSON 1994, POST *et al.* 1999b). Such tactics reflect sexual selection on males for access to females and competitive selection on females for access to food. Consequently, sexual selection favors large male size through rapid early growth to large adult body size and delayed maturation, whereas females are selected to invest in improved body condition and early sexual maturity at the expense of structural size (TRIVERS 1972, RALLS 1977, CLUTTON-BROCK *et al.* 1988, ANDERSSON 1994). Under such a trade-off between growth and reproduction, factors affecting animal growth are expected to elicit divergent responses in the sexes that exacerbate or constrain SSD (TRIVERS 1972, CLUTTON-BROCK *et al.* 1982, SÆTHER & HAAGENRUD 1985a, LEBERG & SMITH 1993, STAMPS 1993, POST *et al.* 1999b, LEBLANC *et al.* 2001).

Despite the importance of sex-specific body growth for variation in different life history characters (STAMPS 1993, GAILLARD *et al.* 2000b), very little is known about the factors likely to affect SSD (LEBLANC *et al.* 2001). However, long-term individual-based population studies have increased our understanding of factors affecting body mass in ungulates (SÆTHER 1997, GAILLARD *et al.* 2000b), and thereby providing a suitable framework for an understanding of the mechanisms that influence SSD. Body masses of large ungulates are known to vary according to density-dependent food limitation and stochastic environmental variation (SÆTHER 1997) and indirectly to hunting as a response to changes in density or structural composition of the population (CLUTTON-BROCK & LONERGAN 1994, GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994, SOLBERG & SÆTHER 1994, LANGVATN & LOISON 1999, SOLBERG *et al.* 1999, 2000, LAURIAN *et al.* 2000, COLTMAN *et al.* 2003, SÆTHER *et al.* 2003). Based on sex-specific effects of such factors on body growth, and by mainly focusing on ungulates living in seasonal environments and which breed seasonally, we propose three hypotheses to explain variation in SSD.

First, density dependence in growth and body mass has long been recognized in several ungulate species (for a review see FOWLER 1987). For a given habitat quality (VAN HORNE 1983), a high population density affects body mass by increasing intraspecific competition for food and by decreasing resource quality and availability (*e.g.*, SKOGLAND 1985). In highly dimorphic ungulates (SSD > 20%, RUCKSTUHL & NEUHAUS 2000), males have greater absolute energy requirements than females due to allometric constraints (FAIRBAIRN 1997), higher basic metabolic rates (DEMMENT & VAN SOEST 1985) and higher energy expenditure during the rut (CLUTTON-BROCK *et al.* 1982). Accordingly, males have been

found to be more sensitive to food limitation than females (CLUTTON-BROCK *et al.* 1982, CLUTTON-BROCK & ALBON 1985, OWEN-SMITH 1993, ROSE *et al.* 1998, LOISON *et al.* 1999d, RÉALE & BOUSSÈS 1999). We thus expect that SSD decreases when relative (to the habitat quality) density (VAN HORNE 1983) increases.

Second, geographical patterns of variation in body mass of many species have been reported to be closely related to temperature (*e.g.*, in ungulates LANGVATN & ALBON 1986, SAND *et al.* 1995). To explain such a pattern, BERGMANN (1847) proposed that larger phenotypes should be favored as the ambient temperature decreases due to their superior ability to store heat and/or fat reserves. However, this hypothesis has been widely debated (for a review see ASHTON *et al.* 2000, MEIRI & DAYAN 2003) leading to other ecological and evolutionary hypotheses to supplement or replace the Bergmann's original explanation (MCNAB 1971, BOYCE 1979, LINDSTEDT & BOYCE 1985, GEIST 1987). One alternative explanation (LANGVATN & ALBON 1986) is that body mass increases with increasing latitude or altitude because forage quality improves along these gradients (KLEIN 1964, ALBON & LANGVATN 1992, VAN SOEST 1994). Indeed, short growing seasons in higher latitudes and altitudes are related to fast-growing plants with higher nutritional quality and digestibility (BLISS 1962, 1971, KLEIN 1965, 1970, VAN SOEST 1994). Increasing the seasonality of the environment may thus either constrain the SSD by increasing the environmental harshness (CLUTTON-BROCK *et al.* 1982, CLUTTON-BROCK & ALBON 1985, RÉALE & BOUSSÈS 1999), or, due to the improvement of the forage quality, have the opposite effect since males are selected to invest more in growth than females (TRIVERS 1972, RALLS 1977, CLUTTON-BROCK *et al.* 1988, ANDERSSON 1994).

Third, several ungulate populations are subject to intense harvesting, predominantly on juveniles and adult males (SUTHERLAND 2001), to maximize the annual harvesting yield (SUTHERLAND 2001, SÆTHER *et al.* 2001). An indirect effect of such a strategy is that the proportion of adult males in the populations decreases, with several potential life history consequences (GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994, SOLBERG & SÆTHER 1994, NOYES *et al.* 1996, MYSTERUD *et al.* 2002a, 2003, SOLBERG *et al.* 2002, FESTA-BIANCHET 2003, HOLAND *et al.* 2003, MILNER-GULLAND *et al.* 2003b, SÆTHER *et al.* 2003, BONENFANT *et al.* 2004, SÆTHER *et al.* 2004). One suggested effect is that young males increase their reproductive investment during the rut due to reduced competition from older males (SOLBERG & SÆTHER 1994, MYSTERUD *et al.* 2002a, 2003, SÆTHER *et al.* 2003, BONENFANT *et al.* 2004). Because rutting is energetically expensive due to higher activity and reduced feeding (CLUTTON-BROCK *et al.* 1982, MIQUELLE 1990), early breeding may decrease further body growth (STEVENSON & BANCROFT 1995). Thus, we predict that the SSD should be lower in populations with low adult male/adult female ratios.

In this study, we analysed geographical variations in sexual size dimorphism of 14 Norwegian moose (*Alces alces*) populations experiencing varying degrees of male-biased harvesting and density. We examined the effect of environmental seasonality by relating the variation in SSD with the variation in climatic harshness and plant phenology.

We used the Normalised Difference Vegetation Index (NDVI) derived from satellite data (REED *et al.* 1994, KERR & OSTROVSKY 2003, TURNER *et al.* 2003) to assess geographical variation in plant phenology, and winter temperature and snow depth as measures of winter harshness. In addition, we compared the variation in SSD with the variation in latitude and altitude, two other proxies of environmental conditions commonly used in such studies (LANGVATN & ALBON 1986, HJELJORD & HISTØL 1999, ERICSSON *et al.* 2002). Because birth weight is approximately the same among sexes (ANDERSEN & SÆTHER 1996, SCHWARTZ 1998), SSD can arise when males grow faster, for a longer time, or both, than females (JARMAN 1983, SOUTHWOOD 1988). Therefore, within each population we fitted a sex-specific growth curve to estimate the adult body size, the decay rate and the time of active body growth for each sex. Such an approach was made possible by taking the advantage of a large number of carcass mass measurements ($n = 24\ 420$) collected from harvested moose ranging from calves to 21 years of age.

7.2.2 Material and Methods

7.2.2.1 Study areas

Moose data were collected from 14 municipalities along a north-south gradient covering the most important regions with moose harvest in Norway (Fig. 7.3; Tab. 7.3). These moose populations have been monitored annually since 1991 as part of the National Monitoring of Cervids in Norway. All study areas are situated within the boreal vegetation zones. The study areas in Nordland ($n = 3$ municipalities), Nord-Trøndelag ($n = 1$) and Hedmark ($n = 2$) regions are located mainly in coniferous forests of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and Norway spruce (*Picea abies*), whereas in Troms ($n = 1$) and Oppland ($n = 4$), a large part of the study area are covered by birch (*Betula pubescens*) in addition to Scots pine. Forests in Vestfold ($n = 3$) consist mainly of Scots pine, Norway spruce and birch in the interior, and coniferous trees mixed with birch, oak (*Qercus robur*) and to some extent beech (*Fagus sylvatica*) along the coast. For further information on the study areas, see SÆTHER & HEIM (1993), SOLBERG & SÆTHER (1994), SÆTHER *et al.* (1996) and HJELJORD & HISTØL (1999).

7.2.2.2 Population data

7.2.2.2.1 Environmental characteristics

We used 8 phenology variables (Tab. 7.3 and Tab. 7.4; Fig. 7.4a) computed from the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) to assess variation in vegetation phenology among populations (REED *et al.* 1994). The NDVI is derived from the ratio of red to near-infrared reflectance ($NDVI = (NIR-RED)/(NIR+RED)$), where NIR and RED are the amounts of near infrared and red light reflected by the vegetation). Data were generated from the Global Inventory Modelling & Mapping Studies (GIMMS) data set.

TAB. 7.3 – Environmental and population characteristics recorded during the study period, 1991-2003, for 14 Norwegian moose populations.

Region ^a	Hedmark				Oppland				Vestfold				Trøndelag				Nordland		Troms
	425	426	501	516	522	538	709	728	811	1714	1824	1825	1826	1826	1922				
Municipality no. ^b	425	426	501	516	522	538	709	728	811	1714	1824	1825	1826	1826	1922				
Latitude (° N)	60.5	60.6	61.1	61.5	61.2	60.9	59.0	59.3	59.3	63.3	65.8	65.3	65.3	65.3	68.6				
Altitude (m)	325	380	581	895	828	682	94	284	330	298	315	425	562	562	468				
Adjusted altitude	0.33	0.38	0.53	0.81	0.75	0.62	0.12	0.36	0.41	0.43	0.53	0.71	0.70	0.70	0.67				
Population density (moose harvested/km ²)	0.47	0.51	0.20	0.24	0.28	0.30	0.62	1.11	0.68	0.54	0.21	0.13	0.13	0.13	0.23				
Relative population density	-0.01	0.15	-0.18	0.01	-0.004	-0.11	0.02	0.51	0.14	0.19	-0.04	-0.10	-0.12	-0.12	0.03				
sex ratio (male/female)	0.65	0.51	0.58	0.50	0.55	0.54	0.44	0.47	0.52	0.31	0.53	0.54	0.40	0.40	0.37				
Winter temperature (° C)	-4.8	-4.8	-6.7	-7.6	-7.6	-6.7	-1.7	-5.1	-5.1	-1.0	-1.7	-3.7	-3.7	-3.7	-7.4				
Snow depth (cm)	20.9	20.9	43.8	49.3	49.3	43.8	9.1	45.8	45.8	20.5	25.3	69.2	69.2	69.2	47.8				
Phenology ^c																			
Onset of spring	19.1	19.5	21.2	22.1	22.1	21.2	19.1	19.8	19.8	20.9	23.2	24.1	24.7	24.7	24.8				
Onset of autumn	40.8	40.2	40.2	39.4	39.5	40.1	39.9	40.0	40.6	40.3	39.5	39.4	39.5	39.5	38.8				
Length of growing season	21.7	20.7	19.0	17.3	17.5	18.9	20.8	20.3	20.8	19.4	16.2	15.2	14.7	14.7	14.0				
Peak time	29.7	29.4	29.7	30.1	30.2	29.5	27.1	27.6	27.9	30.0	31.1	32.1	31.9	31.9	31.3				
Peak value	0.74	0.75	0.75	0.66	0.73	0.75	0.77	0.81	0.79	0.76	0.70	0.66	0.69	0.69	0.60				
Length of spring	10.6	9.9	8.5	8.0	8.1	8.3	8.0	7.9	8.1	9.2	7.9	7.9	7.2	7.2	6.5				
Derived spring NDVI	0.10	0.11	0.15	0.13	0.15	0.14	0.09	0.12	0.12	0.12	0.13	0.12	0.13	0.13	0.12				
Integrated NDVI	7.1	6.9	6.4	5.1	5.7	6.3	7.1	7.2	7.3	6.4	5.0	4.4	4.5	4.5	3.8				
Seasonality index	-2.2	-1.6	-0.5	1.5	0.7	-0.5	-2.5	-2.4	-2.7	-0.9	1.7	2.8	2.6	2.6	3.9				

^asee Fig 7.3^bsee text for details on variables^csee Tab. 7.4 for description of variables



FIG. 7.3 – Location of the 6 Norwegian regions from which moose data were collected in 14 municipalities.

This data set includes the maximum value NDVI composite for 15-days periods covering July 1981 through 2002, computed from the Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) onboard the afternoon-viewing NOAA satellite series (TURNER *et al.* 2003). Spatial resolution was approximately 8×8 km.

Variation in the NDVI is known to be strongly correlated with aboveground net primary productivity, leaf area in canopy and absorbed photosynthetic active radiation (*e.g.*, KERR & OSTROVSKY 2003). Therefore NDVI is assumed to reflect variation in plant phenology. For instance, in Northern hemisphere, NDVI-values will be low during winter, and rise rapidly during spring to a high summer level, and then fall during autumn (Fig. 7.4b). We described the shape of the NDVI curve by using the 8 following variables (see also REED *et al.* 1994) : onset of spring (os), onset of autumn (oa), length of growing season

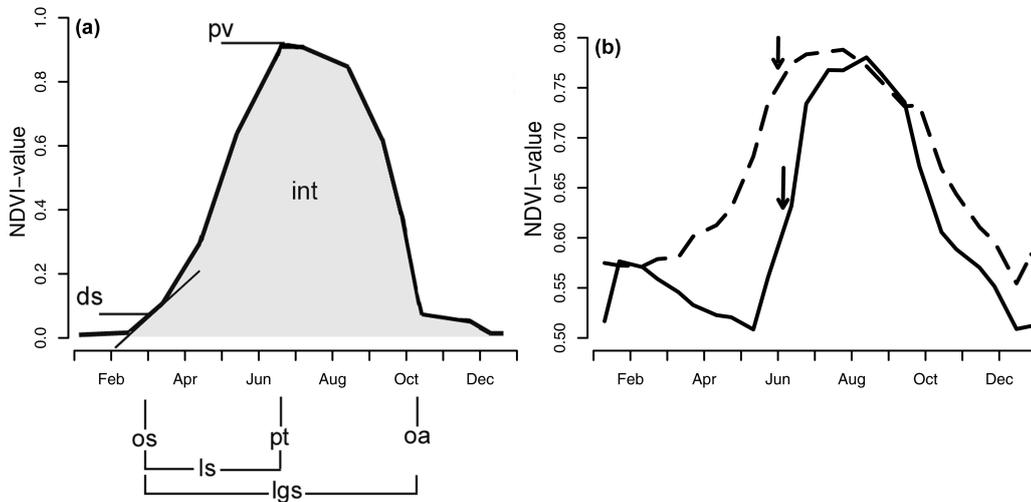


FIG. 7.4 – (a) Schematic presentation of phenology variables derived from annual NDVI-curves (see Tab. 7.4). (b) Changes in NDVI-values through the year for a northern (solid line, Troms), and southern (dashed line, Vestfold) area of Norway (see Fig. 7.3). Arrows indicate mean date of birth for moose in corresponding areas (SÆTHER *et al.* 1996)

TAB. 7.4 – Description of phenology variables used in the analyses (see Fig. 7.4a).

Phenology variables (abbreviation)	Description
Onset of spring (os)	Week number on spring where the NDVI-value represent birch leaf burst
Onset of autumn (oa)	Week number in autumn where NDVI-values fall below the same value as used to calculate onset of spring
Length of growing season (lgs)	Number of weeks between onset of spring and onset of autumn
Peak time (pt)	Week number in summer where NDVI-values reach their highest value
Peak value (pv)	NDVI-value at peak time
Length of spring (ls)	number of weeks between onset of spring and peak time
Derived spring NDVI (ds)	NDVI-value at onset of spring minus NDVI-value the previous orbit of NOAA (15 days earlier). Used as a measure of the spring flush of vegetation
Integrated NDVI (int)	Sum of all NDVI-values for one growing season. Used as a measure of habitat productivity
Seasonality index (si)	First axis of a Principal Component Analysis based on os, oa, pt, pv, ds and int (see above)

(lgs), peak time (pt), peak value (pv), length of spring (ls), derived spring NDVI (ds) and integrated NDVI (Tab. 7.4 and Fig. 7.4a). In the following, we used integrated NDVI (int) as a measure of habitat productivity (see section “sex ratio and density” below). All parameters were calculated annually for each pixel in the GIMMS data set, and mean values were calculated for municipalities, using pixels with centre inside the municipality and below tree limit. For further details on the GIMMS data set and processing, especially concerning treatment of noise caused by cloud cover and other atmospheric conditions, see *e.g.*, TUCKER *et al.* (2001).

We used both the average of the monthly mean temperature and mean snow depth from December to February as a measure of winter severity (Tab. 7.3). For municipalities with no weather station, we used values from the closest weather station that was located in a similar climate type (*e.g.*, coastal, continental).

In each municipality, we computed mean altitude for areas below the tree limit only (Tab. 7.3). However, because the tree limit varies extensively between study areas due to large variation in climate, we adjusted the altitude (MOEN 1999) by dividing the tree line with mean altitude for the municipality. The estimated altitude then refers to altitude relative to the climatic tree line and not the absolute altitude in each municipality.

7.2.2.2.2 sex ratio and density

The adult sex ratio was estimated based on hunters observations of moose recorded during the hunting season (SOLBERG & SÆTHER 1999; Tab. 7.3) that usually reflects the variation in population sex ratio quite well (SOLBERG *et al.* 2002). In accordance with SOLBERG *et al.* (2002, 2005), we assumed that males and females were equally observable. We estimated the yearly population sex ratio as the observed number of adult (≥ 1 -year-old) males divided by the observed number of adult females. Variation in population absolute density was estimated by the number of moose harvested per km² of moose inhabitable habitat (*i.e.*, below tree limit, but see SOLBERG *et al.* 2004; Tab. 7.3). During the study period, the harvest per km² has been quite stable, indicating that the harvest approximately equals the annual production of moose. Under such conditions, annual harvest is assumed to constitute between 33% and 44% of the absolute moose winter density, depending on the local age and sex-structure (SOLBERG *et al.* 2005). Accordingly, absolute winter moose density was assumed to vary between 2.3 and 3.0 times the annual harvest per km².

Theoretical analyses based on the Ideal Free Distribution have suggested that density should increase with habitat productivity (FRETWELL & LUCAS 1970). To assess the density effects on SSD, we adjusted the population density estimates (the annual harvest per km²) for the inter-population variations in habitat quality (VAN HORNE 1983). We estimated the relative density in each population as the residuals from the regression of population density against integrated NDVI (Tab. 7.3). We used in the regression all populations in Norway for which we had density and integrated NDVI estimates. In the following,

density thus refers to the density relative to habitat productivity.

7.2.2.3 Moose data

We used data from 12 421 males and 11 999 females killed during the hunting seasons for the period 1991-2003. Hunters recorded date, locality, sex and carcass mass, and collected the lower jawbone for age determination. Carcass mass was equal to body mass minus head, skin, metapodials, bleedable blood and viscera, and was weighted to the nearest kilogram. Carcass mass constitutes on average 50% of total body mass (WALLIN *et al.* 1996). For calves and yearlings, the ontogenic development and the pattern of tooth replacement in the lower jawbone determined age, whereas for older animals (from $2\frac{1}{2}$ to $21\frac{1}{2}$ years old in our study), age was estimated in the laboratory by counting the number of layers in the secondary dentine of the incisor (HAAGENRUD 1978, HAMLIN *et al.* 2000).

7.2.2.4 Statistical analysis

7.2.2.4.1 Growth pattern

To model body growth, we used a monomolecular curve (*i.e.*, a monotonic concave increase, see *e.g.*, Fig. 2 in FRANCE *et al.* 1996), that accounts for a rapid initial growth followed by a levelling off without inflection point. This growth pattern is typical of precocious mammals such as moose (GAILLARD *et al.* 1997b). We characterized sex-specific differences in each municipality by the equation (FRANCE *et al.* 1996)

$$W_t = \gamma - (\gamma - W_0)e^{-\beta t}, \quad (7.1)$$

where W_t is the carcass mass (kg) at time t (year), γ is the asymptotic value equal to adult carcass mass, W_0 is the carcass mass at $t = 0$ (carcass mass at birth), which was set to a fixed value of 6.5 kg (50% of the live birth weight; ANDERSEN & SÆTHER 1996, WALLIN *et al.* 1996), whereas β describes the decay in the growth rate. The parameters of the curves were estimated by using nonlinear least-square estimates (BATES & WATTS 1988). We used the age when 99% of γ was achieved ($\text{age}_{99\%}$) as an estimate of the length of the period of active body growth (similar approach, see SAND *et al.* 1995).

Before estimating body growth, we first adjusted for variation in killing date because body mass of moose changed during the hunting season (from 25 September to 31 October). The decrease was stronger in males than in females (SOLBERG *et al.* 2004), probably because of higher activity and feeding suppression in males during the rut (SCHWARTZ *et al.* 1987, MIQUELLE 1990). Similarly, adults ($\geq 2\frac{1}{2}$ -years-old) tend to loose more mass than yearlings. Calves are mainly found to increase in body mass during the hunting season. We calculated relative body mass from the regression of carcass mass on killing date after splitting the data on municipality, age and sex, and adjusted the mass to 1 October (four months after mean birth date, SÆTHER *et al.* 1996).

7.2.2.4.2 Analysis procedure

First, we used the residuals from the regression of male estimates on female estimates as a measure of SSD (RANTA *et al.* 1994). We thus obtained for each parameter (γ and β) two indices of relative SSD (SSD γ and SSD β). Positive values of SSD γ and negative values of SSD β indicated males with relatively higher carcass mass and lower decay rate. We did not compute such an index for age_{99%}, as this parameter was highly correlated with β (for males : $r = 0.99$, d.f. = 12, $P < 0.001$; for females : $r = 1$, d.f. = 12, $P < 0.001$) and would not supply additional biological information to our study.

Second, we analysed the variation in SSD indices in relation to inter-population variation in density, sex ratio, and environmental variables (Tab. 7.3). Because the environmental variables were highly correlated (I. HERFINDAL, *unpublished data*), we first introduced the effects of sex ratio and density in the models (see hypotheses 1 and 3 in the Introduction), and then, either the effects of latitude and altitude, the effects of temperature and snow depth (environmental harshness), or the effects of plant phenology (hypothesis 2). We introduced one phenology variable at a time because these variables were also highly inter-correlated. We did not use integrated NDVI because we included this variable into our estimate of density (see “Methods, Population data, sex ratio and density”). We accounted for the interaction between density and sex ratio, and for the first order interactions between these two variables and the environmental variables. Higher order interactions were excluded due to small number of study sites ($n = 14$).

We also performed a Principal Component Analysis (PCA) based on the os, oa, pt, pv, ds and int (Tab. 7.4). We did not use lgs and ls that were completely included, respectively, in os and oa, and in os and pt (see Fig. 7.4a). In addition to the phenology variables, we also used the coordinates of each population along the first axis of the PCA as a measure of seasonality (seasonality index, Tab. 7.4 and Tab. 7.3). The first axis explained 74.2% of the variability among population in plant phenology. Positive coordinates indicated a highly seasonal environment with short growing season and low productivity (correlation coefficients with os = 0.98, d.f. = 12, $P < 0.001$; oa = -0.88, $P < 0.001$; pt = 0.89, $P < 0.001$; pv = -0.93, $P < 0.001$; ds = 0.27, $P = 0.35$; int = -1, $P < 0.001$). The second axis referred only to the spring flush of vegetation (correlation coefficient with ds = -0.96, d.f. = 12, $P < 0.001$), and was therefore not included in the analysis.

Finally, environmental factors influencing SSD γ and SSD β are expected to elicit divergent growth response in the sexes. We accounted for this hypothesis by regressing γ and β against the best explanatory variables selected in the SSD analysis. We included sex as a fixed factor in the regressions and used an ANCOVA to test for the interaction between males and females.

7.2.2.4.3 Model selection

Model selection was based on Akaike Information Criterion (AIC) with second order adjustment of the AIC (AICc) to correct for small-sample bias (BURNHAM & ANDERSON

1998). This criterion is based on the principle of parsimony and is well-adapted when performing multiple comparisons between non-nested models. The most parsimonious model (*i.e.*, lowest AICc) was selected as the best model. We computed Akaike weights (AICc weights) to compare the relative performance of models rather than only their absolute AICc value (BURNHAM & ANDERSON 2001). Weights can be interpreted as the probability that a model is the best model given the data and the set of candidate models. Thus, the strength of evidence in favor of one model (M1) over another (M2) is simply the ratio of their Akaike weights ($AICcw_{ratio} = AICcw_{M1}/AICcw_{M2}$). When the difference in AICc ($\Delta AICc$) is greater than 2, there is considerable support for a real difference between models (BURNHAM & ANDERSON 1998). We thus reported only models that differed in AICc from the best model by ≤ 2 , which can be considered as the set of the most likely models (models with $\Delta AICc > 2$ are at least more than 3 times less supported by the data than the best model).

Parameters were weighted by the sample size within municipality at each step of the analysis (SSD estimation, SSD analysis and parameter-specific regressions). All analyses were performed using R 1.9.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2005).

7.2.3 Results

7.2.3.1 Growth pattern

Variation in γ and β among populations was 23.9% (range 204.6–268.9 kg) and 40.4% (0.56–0.94), respectively, for males and 18.9% (172.7–212.9 kg) and 23.3% (0.92–1.20) for females (Tab. 7.5). Males were heavier ($F = 88.1$, d.f. = 1,26, $P < 0.001$), grew faster ($F = 73.8$, d.f. = 1, 26, $P < 0.001$) and had active body growth for longer time ($F = 95.4$, d.f. = 1, 26, $P < 0.001$) than females. On average, adult males weighted approximately 24% more than adult females and reached 99% of their adult body mass approximately 2 years later than females (Tab. 7.5).

7.2.3.2 Sexual size dimorphism

7.2.3.2.1 Sexual size dimorphism analysis

Among the set of most likely models (*i.e.*, $\Delta AICc \leq 2$ with the best model), all models included the effect of sex ratio (Tab. 7.6). Similarly, all models accounted independently either for an effect of three phenology variables (the length of growing season, the onset of autumn and the onset of spring) or for an effect of the seasonality index. These four environmental variables were highly correlated (correlation coefficients ranged from 0.84 to 0.99), that explained why they were both included in the selected models. Our results suggested, however, that the length of the growing season was probably the best explanatory variable. Indeed, models with an effect of the length of growing season were ≥ 1.7 times (*e.g.*, SSD β $AICcw_{ratio} = 0.17/0.10$) more supported by the data than models

TABLE 7.5 – Sex-specific adult body mass (γ , kg \pm SE) and decay rate (β) estimated from monomolecular growth curves fitted to carcass mass data from 14 Norwegian moose populations (1991-2003 period). Age at which 99 % of γ is reached (age_{99%}) was also computed based on the growth curves.

Sex	Municipality	Males				Females			
		γ	β	age _{99%}	n	γ	β	age _{99%}	n
no.									
425		239.08 \pm 2.10	0.77 \pm 0.02	5.94	1037	185.59 \pm 1.20	1.20 \pm 0.03	3.80	742
426		245.35 \pm 2.67	0.75 \pm 0.02	6.13	726	187.20 \pm 1.54	1.11 \pm 0.03	4.12	567
501		237.80 \pm 4.99	0.64 \pm 0.03	7.13	186	180.11 \pm 2.18	1.02 \pm 0.05	4.49	195
516		233.86 \pm 4.29	0.64 \pm 0.02	7.17	675	172.95 \pm 1.22	1.02 \pm 0.02	4.46	910
522		245.85 \pm 1.95	0.61 \pm 0.01	7.57	1798	172.72 \pm 0.84	1.02 \pm 0.02	4.47	1505
538		240.30 \pm 4.42	0.67 \pm 0.03	6.82	418	178.76 \pm 1.41	1.05 \pm 0.03	4.34	518
709		221.10 \pm 2.69	0.75 \pm 0.02	6.11	717	178.26 \pm 1.00	1.00 \pm 0.02	4.55	955
728		225.26 \pm 2.17	0.73 \pm 0.02	6.30	942	177.83 \pm 0.84	0.94 \pm 0.02	4.84	1344
811		215.16 \pm 2.24	0.77 \pm 0.02	5.96	556	173.42 \pm 1.05	0.98 \pm 0.02	4.65	769
1714		204.58 \pm 1.84	0.94 \pm 0.02	4.85	1845	179.53 \pm 0.91	1.08 \pm 0.01	4.25	1732
1824		268.88 \pm 2.45	0.60 \pm 0.01	7.66	1164	193.62 \pm 1.28	0.98 \pm 0.02	4.67	852
1825		267.88 \pm 3.16	0.56 \pm 0.01	8.14	757	190.22 \pm 1.72	0.92 \pm 0.02	4.99	475
1826		264.37 \pm 2.80	0.59 \pm 0.01	7.80	833	190.64 \pm 1.58	0.98 \pm 0.02	4.67	623
1922		260.28 \pm 3.35	0.72 \pm 0.02	6.38	767	212.90 \pm 1.25	0.97 \pm 0.02	4.70	812
mean (\pm SE)		240.70 \pm 5.33	0.70 \pm 0.03	6.71 \pm 0.24	887.2 \pm 124.1	183.84 \pm 2.89	1.02 \pm 0.02	4.50 \pm 0.08	857.1 \pm 112.3

TABLE 7.6 – Modeling the variation in 2 indices of sexual size dimorphism (SSD) in 14 Norwegian moose populations in relation to sex ratio, relative density, adjusted altitude, latitude, snow depth, winter temperature and phenology variables (Tab. 7.3, Tab. 7.4). “+” corresponds to additive effects and “x” to interactions between factors. Only models with $\Delta AICc \leq 2$ compared to the best model are reported, together with their parameter estimates ($\pm SE$). Null models had a $\Delta AICc$ of 16.69 and 19.53 for SSD γ and SSD β , respectively.

Models ^a	$\Delta AICc$	AICc weights	intercept	first term	second term	third term	interaction
SSD γ							
sex ratio + lgs	0.00	0.22	15.42 \pm 18.97	136.99 \pm 22.73	-4.39 \pm 0.94	-	-
sex ratio + lgs + sex ratio \times lgs	0.05	0.22	-143.79 \pm 78.55	478.02 \pm 165.63	4.00 \pm 4.13	-	-17.92 \pm 8.64
sex ratio + os	1.28	0.12	-179.82 \pm 30.46	137.13 \pm 23.82	5.33 \pm 1.23	-	-
sex ratio + os + sex ratio \times os	1.79	0.09	56.52 \pm 123.60	-369.63 \pm 259.40	-5.84 \pm 5.80	-	24.01 \pm 12.25
SSD β							
sex ratio + si	0.00	0.20	0.42 \pm 0.06	-0.89 \pm 0.12	-0.03 \pm 0.006	-	-
sex ratio + lgs	0.35	0.17	0.03 \pm 0.10	-0.91 \pm 0.12	0.02 \pm 0.005	-	-
sex ratio + os	1.33	0.10	1.01 \pm 0.16	-0.91 \pm 0.13	-0.03 \pm 0.007	-	-
density + sex ratio + oa	1.72	0.09	-2.45 \pm 0.90	0.17 \pm 0.07	-0.78 \pm 0.12	0.07 \pm 0.02	-

^asee Tab. 7.4 for abbreviation

including onset of spring or onset of autumn (Tab. 7.6). A model including the seasonality index as a replacement for the length of growing season had the same weight in the data only for SSD β . Environmental seasonality seems thus better accounted for by the length of the growing season than by any other measure of the phenology pattern. For SSD β , the two best models accounted for additive effects of sex ratio and the seasonality index or for additive effects of sex ratio and the length of growing season, whereas for SSD γ data supported both a model with an additive effect and a model with an interaction between sex ratio and the length of growing season.

Models that considered only sex ratio or a phenology variable, such as length of growing season, had no support in the data compared to the best models (*e.g.*, sex ratio + lgs) emphasising that both sex ratio and environmental seasonality strongly affected SSD (models with only sex ratio or with only lgs compared to a model with sex ratio + lgs : $AICcw_{ratios} < 0.005$ both for SSD γ and SSD β). Altitude, latitude, temperature and snow depth were never selected as the best explanatory variables (Tab. 7.6). Models that included one of these variables as a replacement for the length of the growing season obtained little support (*e.g.*, model with sex ratio + altitude compared to a model with sex ratio + lgs, for SSD γ : $AICcw_{ratio} = 0.07$, for SSD β : $AICcw_{ratio} = 0.10$; $AICcw_{ratios}$ were lower with the three other variables both for SSD γ and SSD β). Similarly, models including derived spring values were not supported compared to a model that included the length of the growing season (for SSD γ and SSD β $AICcw_{ratios} < 0.005$). This indicates that spring flush of vegetation also explained poorly the variation in SSD.

The models predicted that SSD γ decreases and SSD β increases in municipalities with low proportions of males (Tab. 7.6). Under such conditions, males relative to females were smaller and had higher decay rates. Similarly, the relative male body size and decay rate were higher and lower, respectively, in areas with short growing seasons, late onset of spring and early onset of autumn. The interaction between sex ratio and the length of the growing season indicated that SSD γ was more affected by the sex ratio in areas with short growing season (Fig. 7.5).

Among models selected, no density effect was recorded on SSD γ and only one model supported such an effect on SSD β (Tab. 7.6). Coefficients indicated that males relative to females had higher decay rate in municipalities with high density. Such a model, however, was more than 2 times less supported than the best model ($AICcw_{ratio} = 2.3$; Tab. 7.6). Moreover, including a density effect in the best models (*e.g.*, model with sex ratio + lgs) resulted in a decrease of AICc of 5.1 for SSD γ and of 2.6 for SSD β .

7.2.3.2.2 Regression analysis

sex ratio affected the growth parameters of males, whereas no such effect was recorded on female parameter estimates (Fig. 7.6a, b ; interaction between sex ratio and sex for β : $F = 5.3$, d.f. = 1, 24, $P = 0.03$). Although not significant ($F = 3.5$, d.f. = 1, 24, $P = 0.08$), possibly due to the low sample size ($n = 14$), the same pattern was recorded for γ .

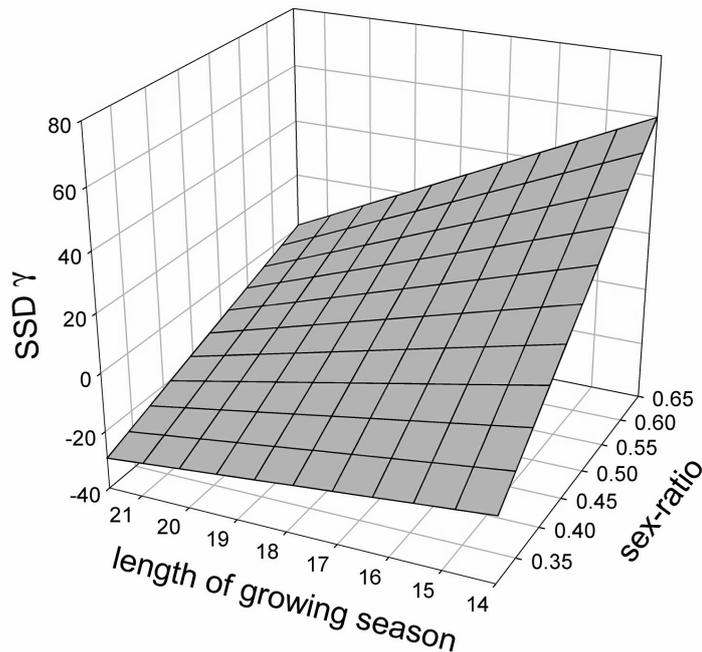


FIG. 7.5 – Predicted values of sexual size dimorphism of adult carcass mass from a model including an interaction between sex ratio (adulte male : adulte female) and the length of growing season (see Tab. 7.6). Predictions were made from the range of observed values for each variable (Tab. 7.3).

For the analyses regarding the effect of plant phenology, γ tended to decrease more for males than for females when the length of the growing season increased (Fig. 7.6c, interaction term for γ : $F = 3.05$, d.f. = 1, 24, $P = 0.09$). The decay rate increased with the length of growing season ($F = 13.00$, d.f. = 1, 25, $P = 0.001$) in a similar way for both sexes (interaction term for β : $F = 1.38$, d.f. = 1, 24, $P = 0.25$; Fig. 7.6d). Corresponding patterns were observed in analyses including the onset of spring, the onset of autumn and the seasonality index, but these results are not presented.

7.2.4 Discussion

7.2.4.1 SSD in Norwegian moose

Most studies recognize the extensive evidence of the importance of sexual selection in explaining the evolution of SSD (DARWIN 1871, TRIVERS 1972, RALLS 1977, HEDRICK & TEMELES 1989, SHINE 1989, FAIRBAIRN 1997), whereas the relative contribution of ecological factors to variation in SSD is still unclear (*e.g.*, SHINE 1989). In our study, adult males were heavier (*ca.* 24%), grew faster and for a longer time than did adult females. This growth pattern is consistent with earlier findings in this species (SÆTHER & HAAGENRUD 1985b, SCHWARTZ *et al.* 1987, SAND *et al.* 1995), and confirms that SSD results from sex-

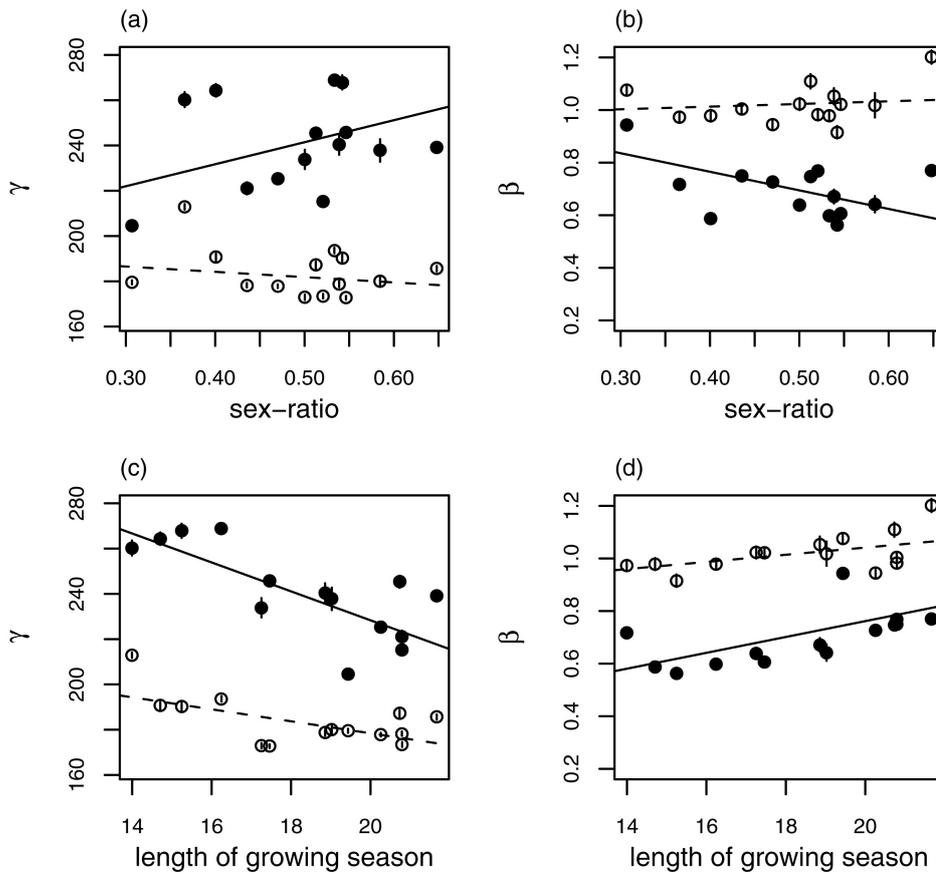


FIG. 7.6 – Regression between the best explanatory variables selected in the sexual size dimorphism analysis (see Tab. 7.6) and the growth parameters (γ , the adult (asymptotic) carcass mass, and β , the decay in growth rate) for males (solid circles, solide line) and females (open circles, dashed line) (mean \pm SE). The regression analyses were weighted by sample size.

specific differences in body growth (TRIVERS 1972, RALLS 1977, CLUTTON-BROCK *et al.* 1982, ANDERSSON 1994). However, we also found (Tab. 7.6 and Fig. 7.6) that variations in sex ratio and plant phenology were able to elicit divergent growth responses of males and females. Accordingly, our results support that SSD results from a combination of sexual selection and sex-specific responses to variation in environmental conditions. Thus, sex differences in strategies of body growth due to sexual selection promote divergent responses to ecological factors that ultimately affect SSD (SÆTHER & HAAGENRUD 1985b, STAMPS 1993, SAND *et al.* 1995, LOISON *et al.* 1999b, POST *et al.* 1999b, LEBLANC *et al.* 2001).

7.2.4.2 Density effects

Our results suggested that population density explained only a small proportion of the variance in the data (Tab. 7.6). Except for the three municipalities in Vestfold (Fig 7.3),

the data set used in the present analysis are from areas north of the 'high density' municipalities, and could therefore be less affected by density dependence. Based on the harvest statistics (Tab. 7.3) and the proportion of calves in the populations (see "*Population data, Sex ratio and density*" above), the absolute winter density of moose was less than 1.62 moose/km² (median = 0.72) in study areas north of Vestfold (in Vestfold : range 1.42–3.33; median with all municipality = 0.87), that is probably, regardless the habitat productivity, well below the ecological carrying capacity (MESSIER 1994, SÆTHER *et al.* 1996). Accordingly, SAND *et al.* (1995) reported no density dependent effects on the geographical variation in moose body mass in 14 Swedish populations experiencing quite similar environmental conditions as in our study and varying in absolute density from 0.31 to 1.32 moose/km² (median = 0.92). More generally, several studies have suggested that density-dependence in moose body mass is likely to occur only at high population densities (MESSIER & CRÉTE 1984, SÆTHER *et al.* 1996, HJELJORD & HISTØL 1999, FERGUSON *et al.* 2000).

Part of the reason for the lack of any strong effect of density may also be that relative density estimates remain rough measures of density. By scaling density (harvest per km²) with primary production (Tab. 7.3), we tried to account for spatial variation in resource availability. However, this supposes that primary production correlate with availability of moose forage. Moose is a selective browser, and therefore not all trees and bushes are as attractive as forage (ANDERSEN & SÆTHER 1996, RENECKER & SCHWARTZ 1998). For instance, some trees are almost never eaten (*e.g.*, Norway spruce), but may still constitute the most common tree species in many areas. This problem with confounding variables is present in all comparative studies of inter-population variation in life history characteristics and population dynamics. We still conclude that density did not seem to explain a large proportion of the geographical variation in SSD, at least at the range of density that we observed. However more information is needed on factors limiting the density of Norwegian moose populations.

7.2.4.3 Environmental seasonality

Environmental seasonality appears to be more important than density dependent food limitation in explaining geographical variation in SSD (Tab. 7.6). Despite the environmental harshness, seasonality exacerbates the SSD probably due to the improvement of the forage quality related to short growing seasons (LANGVATN & ALBON 1986, ALBON & LANGVATN 1992, VAN SOEST 1994). Such results may be sought in the sex-specific differences in resource allocation to growth and reproduction. In both sexes, natural and sexual selection are expected to favor rapid development to sexual maturity (FISHER 1930, ANDERSSON 1994), and males and females should therefore grow faster in populations living under favorable conditions. However, because maturity in ungulate females depends closely on a weight threshold (SADLEIR 1969, SÆTHER & HEIM 1993, HEWISON 1996, SAND 1996, GAILLARD *et al.* 2000a), females may invest in their life time reproductive success rather

than body growth once this threshold is achieved (TRIVERS 1972, CLUTTON-BROCK *et al.* 1982, ALBON *et al.* 1987). In contrast, males will, under good environmental condition, benefit by growing as large as possible to ensure access to females (TRIVERS 1972) and to increase their survival probability (*e.g.*, FESTA-BIANCHET *et al.* 1997, CÔTÉ & FESTA-BIANCHET 2001), both of which are important components of the reproductive success in male ungulates (OWEN-SMITH 1993, McELLIGOTT *et al.* 2001). Accordingly, moose living in areas with short and intense summers grew faster, for a longer time and to a larger body mass than moose living in areas with long growing seasons, and these differences in forage quality affected the growth of males more than the growth of females (Tab. 7.6).

Such differences of growth among sexes did not appear in the same clear way when we considered the growth parameters of each sex independently (see Fig. 7.6c, d). This is probably because high environmental seasonality not only involves better forage quality, but also a longer period of food shortage during winter. Therefore, the two sexes may also be selected to invest in growth in order to increase their fasting endurance (BOYCE 1978, 1979, LINDSTEDT & BOYCE 1985). By considering growth parameters independently of the population (Fig. 7.6), such a selection may react simultaneously to the divergent effects between sexes of forage quality, which in turn may explain why the sex difference in growth pattern supported by SSD analysis (Tab. 7.6) did not appear more clearly in the regression analysis (Fig. 7.6c, d).

Several mechanisms have been invoked to explain how altitudinal or latitudinal gradients in environmental seasonality affects the quality of vegetation during the growing season (KLEIN 1965, 1970, LANGVATN & ALBON 1986, ALBON & LANGVATN 1992, SÆTHER & HEIM 1993, VAN SOEST 1994). First, cooler weather and long daylight enhance diet quality by reducing the catabolic night time metabolism. Under such conditions the stem :leaf ratios and the proportion of fibrous tissue of low digestibility increase more slowly (BLISS 1962, 1971, KLEIN 1970, VAN SOEST 1994, LANGVATN *et al.* 1996). Second, areas with short growing season are often associated with more snow rich winters. This leads to extended periods of snowmelt in spring, which in turn extend the period with available food plants at an early phenological stage. At such a stage, plants are rich in nitrogen and digestible energy and often low in structural and defence compounds (KLEIN 1970, ALBON & LANGVATN 1992). Third, long daylight hours allow for a higher photosynthetic activity and, thus, rapid growth rates that improve the quality of vegetation (BLISS 1962, 1971, KLEIN 1970). Finally, it is suggested that even small differences in digestibility and quality of forage plants have large effects on body mass gain due to a 'multiplier' effect (WHITE 1983, SÆTHER *et al.* 1996, MYSTERUD *et al.* 2001a). Indeed, high forage digestibility increases both the relative metabolically energy intake and the absolute herbage intake (VAN SOEST 1994, LANGVATN *et al.* 1996), probably because animals use less time for rumination when eating high-quality/digestible forage (SÆTHER & ANDERSEN 1990, VAN SOEST 1994, MYSTERUD *et al.* 2001a).

The timing of birth in relation to the vegetation phenology may also contribute to

explain the difference in SSD among populations. The nutritional and digestible qualities of plants are usually higher at an early stage of the growing season (BLISS 1962, 1971, KLEIN 1965, 1970, SÆTHER & ANDERSEN 1990, ALBON & LANGVATN 1992). Because the difference in birth date between areas with short and long growing season is quite small, while the variation in advancement of spring is large (Fig. 7.4b), calves born in localities with short growing season therefore may take more advantage of the good feeding conditions during their first summer. This might also explain why a skewed sex ratio, which may lead to delayed calving date (see “Discussion, Sex ratio effects” below), may have more profound effects in SSD when the growing season is short (Fig. 7.5). Calves born under such conditions will have less time to compensate for a poor fit between the birth date and the good feeding conditions.

7.2.4.4 Sex ratio effects

Several studies have suggested that a female-biased sex ratio could affect male growth (SOLBERG & SÆTHER 1994, SINGER & ZEIGENFUSS 2002, FESTA-BIANCHET 2003, MYSTERUD *et al.* 2003, SÆTHER *et al.* 2003, MYSTERUD *et al.* 2005), but so far few studies have successfully investigated this hypothesis. For instance, SOLBERG & SÆTHER (1994) showed that adult males were smaller when population density was high and sex ratio low, but were unable to separate the effect of density and sex ratio on body mass variation. Indeed, a covariation between sex ratio and density is commonly encountered in ungulate populations (CLUTTON-BROCK & LONERGAN 1994, CLUTTON-BROCK *et al.* 2002), limiting the possibility to disentangle the effect of each factor on the variation of young body mass. In the present study, however, no such strong correlation existed between density and sex ratio ($r = -0.31$, $n = 14$, $P = 0.28$).

In addition to the increasing rutting cost of young males when the proportion of males decreases, variation in sex ratio may also have other biological consequences that can explain variation in SSD. In a number of studies, breeding and/or calving have been found to be delayed and less synchronous in populations with female biased sex ratio and a young male age structure (NOYES *et al.* 1996, HOLAND *et al.* 2003, SÆTHER *et al.* 2003), possibly due to a lack of acceptable males during the rut (BALLARD *et al.* 1991, KOMERS *et al.* 1999). In turn, delayed birth is known to affect offspring body size in ungulates (ALBON *et al.* 1987, SÆTHER *et al.* 2003), which is closely related to the subsequent body growth (ALBON *et al.* 1987, CLUTTON-BROCK *et al.* 1992a, LINDSTRÖM 1999). As males are often found to be less able to compensate for a bad start in life than females (TOÏGO *et al.* 1999, FESTA-BIANCHET *et al.* 2000, LEBLANC *et al.* 2001, SOLBERG *et al.* 2004), a female-biased sex ratio may thus affect SSD not only through male reproductive investments, but more generally by affecting the behavioral ecology of rutting (NOYES *et al.* 1996, MYSTERUD *et al.* 2002a, HOLAND *et al.* 2003, SÆTHER *et al.* 2003).

By affecting the growth pattern and body mass, female-biased sex ratio could have both short and long-term demographic effects on the population dynamics. Indeed many

life history traits of ungulates, such as survival (GUINNESS *et al.* 1978, CLUTTON-BROCK *et al.* 1992a, GAILLARD *et al.* 1998a, ROSE *et al.* 1998, LINDSTRÖM 1999) and reproduction (ALBON *et al.* 1987, SÆTHER & HEIM 1993, LINDSTRÖM 1999, FESTA-BIANCHET *et al.* 2000), are closely related to body growth (see GAILLARD *et al.* 2000b for a review). So far, effects of sex ratio variation on body growth have received little attention (but see MYSTERUD *et al.* 2003). Our results suggest that such studies should strongly be encouraged.

7.2.5 Conclusion

Our results support the hypotheses (*i*) that SSD is influenced by sexual differences in the response to variation in factors affecting body growth (SÆTHER & HAAGENRUD 1985b, SAND *et al.* 1995, LOISON *et al.* 1999b, POST *et al.* 1999b, LEBLANC *et al.* 2001), and (*ii*) that sexual dimorphism in polygynous ungulates vary according to the environmental quality (CLUTTON-BROCK *et al.* 1982, LEBERG & SMITH 1993, RÉALE & BOUSSÈS 1999). Moreover, absence of strong density effects is in line with the expectation that density dependence in large mammals mainly occur at high density (FOWLER 1987, SÆTHER *et al.* 1996).

We also call attention to the use of satellite derived environmental data in studies of large-scale variations in body mass of ungulates. Such studies have usually focused on latitude (GEIST 1987, SAND *et al.* 1995), climate (SÆTHER 1985, LANGVATN & ALBON 1986, SAND *et al.* 1995, LANGVATN *et al.* 1996) and/or altitude effects (HJELJORD & HISTØL 1999, ERICSSON *et al.* 2002) as proxies of environmental conditions. In the present study, however, the phenology variables derived from annual NDVI-curves gave by far a better fit to the data, indicating that such variables are more able to assess large scale variation in forage quality. Few ecological studies have yet taken the advantage of such data to examine how population processes are affected by vegetation patterns (but see PETTORELLI *et al.* 2005c). This is unfortunate as they are easy and freely available, and cover all terrestrial areas of the world with a relatively high temporal resolution (REED *et al.* 1994, KERR & OSTROVSKY 2003, TURNER *et al.* 2003). We argue that researchers should consider carefully large-scale variables which seem able to partly reflect some ecological processes that local variables fail to capture (HALLETT *et al.* 2004).

7.3 Selective harvesting and habitat loss produce long-term life-history changes in a mouflon population (Article 8)

Abstract. We examined the long-term effects (28 years) of habitat loss and phenotype-based selective harvest on body mass, horn size and horn shape of mouflon in southern France. This population has experienced habitat deterioration (loss of 50.8% of open area) since its introduction in 1956 and unrestricted selective hunting of the largest horned males since 1973. Both processes are predicted to lead to a decrease in phenotype quality by decreasing habitat quality and by reducing the reproductive contribution of individuals carrying traits that are targeted by hunters. Body mass and body size of both sexes and horn measurements of males markedly decreased (by 10.7% to 46.3%) in all age classes from the 1970's. Lamb body mass varied in relation to the spatio-temporal variation of habitat closure within the hunting-free reserve, suggesting that habitat closure explains part of these changes. However, the fact that there was no significant spatial variation in body mass in the early part of the study, when a decline in phenotypic quality already had occurred, provided support for the influence of selective harvesting. We also found that the allometric relationship between horn breadth and horn length changed over the study period. For a given horn length, horn breadth was lower during the second part of the study. This result, as well as changes in horn curve diameter, support the interpretation that selective harvesting of males based on their horn configuration had evolutionary consequences for horn shape, since this phenotypic trait is less likely to be affected by changes in habitat characteristics. Moreover, males required more time (*ca.* 4 years) to develop a desirable trophy, suggesting that trophy hunting favours the reproductive contribution of animals with slow-growing horns. Managers should exploit hunters' desire for trophy males to finance management strategies which ensure a balance between the population and its environment. However, for long-term sustainable exploitation, harvest strategy should also ensure that selectively targeted males are allowed to contribute genetically to the next generations.

Garel Mathieu, Cugnasse Jean-Marc, Maillard Daniel, Gaillard Jean-Michel, Hewison A. J. Mark & Dubray Dominique. Long-term life-history changes in a population of mouflon : the role of habitat loss and selective harvesting. *Ecological Applications*, soumis.

7.3.1 Introduction

Disentangling human effects from natural processes is a challenging task for population biologists (ASHLEY *et al.* 2003). Human activities influence habitat fragmentation (HANSKI 1999), climate changes (IPCC 2002), and markedly increase evolutionary changes in animal species (PALUMBI 2001).

Research on harvested populations has traditionally placed great emphasis on the demographic consequences of exploitation (*e.g.*, GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994). The hunting of large vertebrates usually leads to lower population density, a female skewed adult sex ratio, and a younger age distribution, all of which are known to influence markedly life-history traits such as body mass, reproductive allocation and survivorship (CLUTTON-BROCK & LONERGAN 1994, LANGVATN & LOISON 1999, SINGER & ZEIGENFUSS 2002, SOLBERG *et al.* 2002, GAREL *et al.* 2006).

While fishery studies have shown that selective harvests may elicit an evolutionary response in wild stocks (SUTHERLAND 2001, LAW 2000, RATNER & LANDE 2001, CONOVER & MUNCH 2002), the potential selective effects of sport hunting on wild ungulates in which large-horned or large-antlered males are selectively targeted by hunters have only been recently highlighted (see HARRIS *et al.* 2002, FESTA-BIANCHET 2003). Both body size and horn or antler size have high heritabilities (WILLIAMS *et al.* 1994, RÉALE *et al.* 1999b, KRUK *et al.* 2002, COLTMAN *et al.* 2003), so that selective harvests may select against large males and produce morphological changes in the opposite direction of the harvest bias (*e.g.*, COLTMAN *et al.* 2003 in bighorn sheep *Ovis canadensis*). Such changes might then have indirect effects on population dynamics, since genetic correlations may exist between the selectively targeted morphological characteristics and fitness related-traits (HARTL *et al.* 2003 in red deer *Cervus elaphus*, COLTMAN *et al.* 2005 in bighorn sheep).

Wild sheep are likely to be highly susceptible to the effects of selective hunting because (*i*) there is usually no limit on the maximum horn size which can be harvested (*e.g.*, SINGER & ZEIGENFUSS 2002, WHITFIELD 2003), (*ii*) horn size differences among males are very obvious to hunters and (*iii*) rams with fast-growing horns may become “desirable” as trophies before their large horns help them to achieve high reproductive success (*e.g.*, COLTMAN *et al.* 2002), hence before they have contributed significantly in genetic terms to the next generation (COLTMAN *et al.* 2003). However, studies aimed at assessing the effect of selective hunting on animal morphology are still scarce (FESTA-BIANCHET 2003).

Habitat loss is also a major threat to wild sheep populations (*e.g.*, WAKELYN 1987). Wild sheep are grazers (HOFMANN 1989), selecting grass-rich open areas and high-visibility habitats near escape terrain (RISENHOVER & BAILEY 1985, WAKELYN 1987). The reduction of controlled burning during the last century has caused forest and shrubs to invade wild sheep ranges (*e.g.*, WAKELYN 1987), causing a decrease in resource availability and quality that is likely to have detrimental effects on individual performance, and hence on population dynamics.

Here, we explore the long-term changes in phenotypic traits of a wild population of mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) that experienced unrestricted selective hunting from 1973 onwards, and that has faced habitat loss since its introduction in 1956. We used monitoring spanning 28 years in the Caroux-Espinouse population (southern France). We studied two zones (Fig. 7.7) : the wildlife reserve (WR), situated in the central part of the massif, where hunting was prohibited, and the surrounding harvesting area

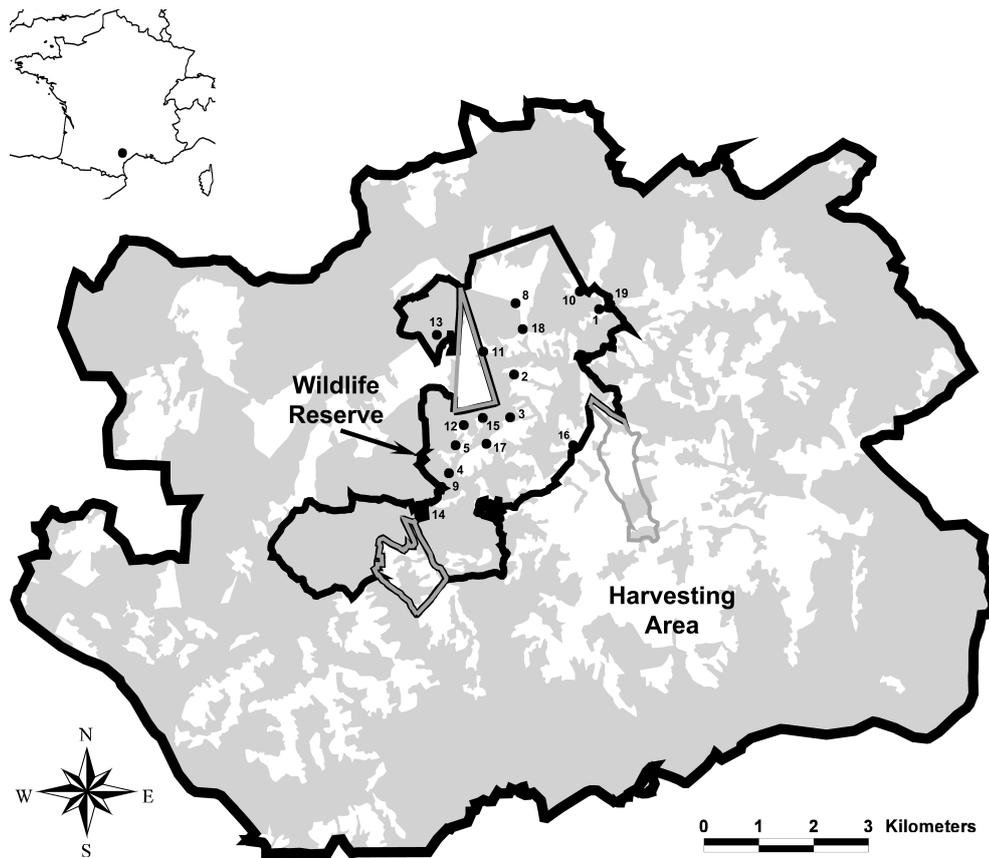


FIG. 7.7 – Location of the study area in southern France and population range recorded in 2000. Open and closed habitats (see Tab. 7.7) recorded in 1992 are represented in white and gray, respectively. Plots correspond to traps located in the wildlife reserve (WR), labeled with their identification number. Thin polygons ($n = 3$) correspond to 318 ha adjacent areas to the WR with no hunting.

(HA) where large-horned rams were selectively targeted. In both areas, habitat closure began late in the 19th century with the reduction of pastoral activity and controlled burning (BOUSQUEL 1999). Consequently open areas (Tab. 7.7) markedly decreased, from 4830 ha (67.2%) in 1955 to 2378 ha (33.1%) in 1992, mainly because of increasing invasion by dense broom moorlands, as well as various woody species (BOUSQUEL 1999).

We tested three hypotheses. First, we expected a general decrease in body size, horn size and body mass due to both a decrease in habitat quality (WR and HA) and unrestricted selective harvesting of large-horned males (HA only). Second, we expected that body mass should vary positively with the proportion of open area in the WR in the absence of direct selective hunting. Finally, we expected that horn shape should change over the study period because selective harvesting (HA) focused on animals with horn characteristics resembling the original Corsican mouflon (*Ovis gmelini musimon* var *corsicana*; CUGNASSE 1994), *i.e.*, animals with widely flaring horns (Fig. 7.8). We thus predicted that horn breadth should become narrower over time for a given horn length.



FIG. 7.8 – (©Pascal Arnaud/ONCFS) Difference in horn configuration between two males of the Caroux-Espinouse population (France) : the male on the right has a trophy with wide horn breadth and curve diameter very similar to the “Corsican” horn type in comparison to the male on the left.

TAB. 7.7 – Classification of open and closed habitats in the Caroux-Espinouse massif in relation to the cover of three species groups and the corresponding habitat types (adapted from AUVRAY 1983).

Habitat characteristics	Vegetation cover (%)			Habitat type
	High Ligneous ^a	Low Ligneous	Herbaceous	
Open	0-25	0-25	0-25	Lithosols, rock cover
	0-25	0-25	25-100	Culture, meadow, turf, pasture, peat bog
	0-25	25-100	25-100	Heather moorland
	25-50	0-25	25-100	Broom moorland
	0-25	25-100	0-25	Heather and broom moorlands
Closed	25-50	25-100	25-100	Wood and grassy woodland
	25-50	25-100	0-25	Woodland
	25-50	0-25	0-25	Pine forest
	50-75	0-100	0-100	Chestnut forest
	75-100	0-100	0-100	Beech and oak forests

^aHigh Ligneous = *Sorbus aria*, *Abies alba*, *Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Q. ilex*, *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies*, *P. sitchensis*, *P. uncinata*, *P. sylvestris*, *P. nigra laricio*, , *Fraxinus excelsior*, *Castanea sativa*, *Fagus sylvatica*, *Acer monspessulanum*, *Populus sp.*, *Salix sp.* ; Low Ligneous = *Erica scoparia*, *E. cinerea*, *Calluna vulgaris*, *Juniperus communis*, *Vaccinium myrtillus*, *Cytisus oromediterraneus*, *C. scoparius*, *Rubus sp.*, *Buxus sempervirens* ; Herbaceous = *Agrostis capillaris*, *Festuca paniculata*, *F. spadicea*, *F. ovina*, *Deschampsia flexuosa*, *Pteridium aquilinum*

7.3.2 Study area

7.3.2.1 Population characteristics

We studied mouflon in the Caroux-Espinouse massif (43° 38'N, 2° 58'E, 150–1124 meters) situated on the southern border of the Massif Central, in southern France (17 000 ha, Fig. 7.7). Environmental characteristics of this site have been presented elsewhere (GAREL *et al.* 2005a, see also Tab. 7.7 on vegetation types).

The population has been monitored by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage since 1974. This population grew from 19 individuals (9 males and 10 females) released between 1956 and 1960 in the wildlife reserve (WR, 1704 ha), situated in the central part of the massif (Fig. 7.7). Mouflon released in 1956 ($n = 4$) and 1959 ($n = 4$) originated from native Corsican mouflon, whereas those released in 1960 ($n = 11$) came from continental populations which have a mixed origin (see GAREL *et al.* 2005a for more information about mouflon releases and life history consequences of a mixed origin).

7.3.2.2 Hunting practice

Except in the protected areas (WR and three 318 ha adjacent areas, Fig. 7.7), hunting occurred from 1st September to the end of February from 1973. Hunting was based on quotas. A total of 5879 mouflon (2838 males, 2882 females and 159 mouflon of unknown sex) were harvested from 1973 to 2003. Hunters harvested the same number of females as males in order to control population size. In addition, 786 mouflon (417 males and 369 females) chosen at random were removed from the WR during spring from 1974 to 1999 through scientific culls and live exportation of trapped animals.

Stalking is the most common hunting practice in our population. Hunters are accompanied by a guide, generally spending two days in the field. A hunter may observe more than 5 large-horned males during a single hunting-day. There is no limitation on the number and the quality of mouflon harvested, although a given hunter never shoots more than 3 mouflon per trip. Hunters preferentially target the largest-horned males observed. Only the trophy fee, which increases with trophy size, might be a limiting factor. However, in our population, trophy fees are low compared to other populations of ovids in Europe and North America. These hunting conditions are thus likely to promote the selective effect of hunting.

7.3.3 Methods

7.3.3.1 Data collection

7.3.3.1.1 Body mass

In the HA, eviscerated body mass was recorded from males and females harvested during the hunting seasons of 1977-1984 and 2000-2002. In the WR, males and females were

trapped during spring-summer from 1976 onwards (from 29 April to 27 September) and weighed. Mouflon were trapped in 17 traps distributed across the WR and its periphery (Fig. 7.7). Body mass was measured to the nearest 0.5 kg with a spring scale.

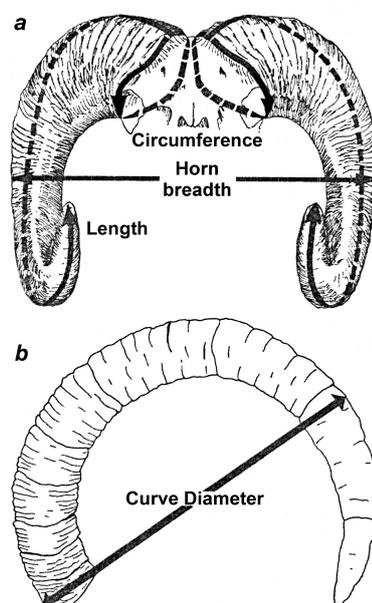


FIG. 7.9 – Measurements of trophy characteristics recorded for mouflon harvested in the Caroux-Espinouse population (France), during hunting seasons 1977-1984 and 1996-2002. (a) Horn length was measured from the base to the tip of the horn, along the external side; Horn circumference was measured at the base of the horn; Horn breadth corresponds to the widest distance between external horn sides, horn tips included; (b) Horn curve diameter corresponds to the distance between the anterior side of the horn base and the diametrically opposed external side.

7.3.3.1.2 Morphological characteristics

Official measurements for trophy point evaluation including horn length, horn circumference and horn breadth (Fig. 7.9a) were available for the hunting seasons of 1977-1984 and 1996-2002 in the HA. Horn curve diameter of males (Fig. 7.9b) and shoulder height of both sexes (along the perpendicular line from the middle of the hoof to the withers) were also recorded during the hunting seasons of 1977-1984. Six people performed most of the measurements over the course of the study. No specific protocol was implemented to account for observer effects, but these effects should be limited because horns are easy to measure, and because horn measurements determine trophy value. The measurements were taken with a flexible steel tape (to the nearest 0.5 cm for horn length and circumference, and to the nearest 1 cm for shoulder height) or vernier calipers (to the nearest 0.5 cm for horn breadth and to the nearest 1 cm for curve diameter). The mean values of the circumference, curve diameter and length of the left and right horns were used.

Tooth eruption and replacement were the only reliable criteria available to estimate the age of females (PIEGERT & ULOTH 2005). Age determination of males was based on counts of horn growth annuli (GEIST 1966).

7.3.3.1.3 Habitat characteristics

Vegetation maps were available for 1955, 1971, 1982 and 1992, respectively, covering the population range (7182 ha) recorded in 1982 (the map available in 1992 also covered the population range in 2000, see Fig. 7.7). Maps were stored in a Geographical Information System. We used vegetation cover of three groups of species to define open and closed habitats (Tab. 7.7). This classification took into account the presence of escape terrain, habitat visibility, food availability and quality based on observed diet in the population (FALIU *et al.* 1990, CRANSAC *et al.* 1997b) known to be important factors in determining habitat suitability for wild sheep (RISENHOVER & BAILEY 1985, WAKELYN 1987, CRANSAC & HEWISON 1997).

7.3.3.2 Statistical analyses

7.3.3.2.1 Changes in mouflon phenotypic traits over time

We used a linear model to describe changes in body mass of lambs trapped within WR from 1976 to 2003. We used the mass recorded at first capture because few recaptures occurred (17%). We fitted models including capture date as a covariable to account for mass gain during the capture season. We also looked for between-sex (*i.e.*, interaction between date and sex) and among-year (*i.e.*, interaction between date and year) differences in growth, and between-sex differences in body mass changes over years (*i.e.*, interaction between sex and year).

In HA, we also used linear models for analyzing both changes in dressed mass and morphological characteristics. To assess mass changes between the two periods (*i.e.*, hunting seasons of 1977-1984 and 2000-2002) for males and females, we pooled mouflon of $\geq 3 \frac{1}{2}$ years of age due to the low sample size for some years and age classes. We used log-transformed dressed mass to make mass changes comparable between males and females. We looked for changes in horn length, circumference, and breadth of males harvested during the two periods of study (1977-1984 and 1996-2002). We also tested for a decrease in horn curve diameter of males and in the height at shoulder of both sexes from data recorded during the hunting seasons of 1977-1984. Models for dressed mass included the date of shooting as a covariable to account for a decrease of mass during the rut and winter. No such correction for date was necessary for morphological measurements for which there is no growth during the harvesting/rutting and winter periods (HOEFS 1982). Models of morphological characteristics included age class and year of birth, except for females for which exact age was unknown beyond $2 \frac{1}{2}$ years of age (in this case we included year of shooting and tooth eruption classes).

7.3.3.2.2 Spatio-temporal variation in body mass of mouflon trapped in the WR

We assessed more specifically the impact of habitat loss on phenotypic traits by looking for spatial differences in body mass among population units within the WR where there was no direct selective harvesting. Previous studies have shown that females and lambs form population units (MARTINS *et al.* 2002). Because body mass of lambs should depend on the quality of the habitat used by them with their mother (*e.g.*, on moose *Alces alces* SÆTHER & HEIM 1993), we looked for variation in lamb body mass among spatial units in relation to habitat openness. We also tested whether temporal variation in habitat closure among spatial units could explain temporal variation in body mass.

We first identified trap groups for which trapped adult females ($n = 19$) and lambs (male or female, $n = 42$) shared a similar home range by : (i) computing for each trap the arithmetic center of the radio-locations ($n = 4\ 775$) of animals caught in that trap from 1988 to 1998 (see MARTINS *et al.* 2002 for further details) and (ii) performing a hierarchical cluster analysis based on the dissimilarities among arithmetic centers to identify relevant trap clusters. We used the Unweighted Pair Group Method of Aggregation, using the average linkage as a measure of distance between arithmetic centers. The distance between nodes of the dendrogram was used to identify four trap clusters (see MARTINS *et al.* 2002). To compute trap clusters, we only used those traps with > 30 locations of radio-tagged mouflon. For each cluster, we then estimated a “home range” (Kernel method, 95%, KENWARD 1987) by using radio-locations of trapped females and lambs. Then, we computed the level of habitat openness for the two periods for which data on body mass were available. We used the 1982 and the 1992 maps for the 1976-1984 period and the 1995-2003 period, respectively. The change in habitat openness between periods for a given spatial unit was then related to the temporal variation in body mass of lambs trapped in that unit.

7.3.3.2.3 Changes in horn shape of males harvested in HA

We regressed the horn breadth on the horn length (after log-transformation) of a given animal to look for changes in the allometric relationship between these two horn characteristics. We expected that, for a given horn length, horn breadth should be narrower during 1996-2002 than during 1977-1984 as a result of selective harvesting. We removed age classes with less than 20 data points for each study period (1977-1984 and 1996-2002) or for which data were not available each year within a given period from these morphological analyses.

7.3.3.2.4 Controlling for possible confounding effects of population density and climate

Although no measure of population abundance was available for the first 15 years of the study, available evidence indicates that the mouflon population size was quite constant

over time, at least between 1986 and the end of the study period (GAREL *et al.* 2005c).

Likewise data on temperature were only available from 1987 onwards. Therefore, it was not possible to take these effects into account in our analyses. Rainfall data were available from 1976 onwards. We thus compared average rainfall in April-May (important for vegetation and animal growth, ALBON *et al.* 1987) and in June-July (when summer drought may occur, GAREL *et al.* 2004) between study periods (*e.g.*, 1976-1985 *vs.* 1995-2003). We did not find any significant difference (average \pm SEM rainfall, mm) between the two periods (April-May : 241.9 (\pm 6.5) *vs.* 247.5 (\pm 12.3) , $P = 0.90$; June-July : 116.1 (\pm 8.1) *vs.* 114.7 (\pm 7.4), $P = 0.97$).

TAB. 7.8 – Effects of date, sex and time (year or period of study) on body mass of lambs trapped in the Wildlife Reserve (WR) from 1976-1984 ($n_{females} = 105$, $n_{males} = 117$) and 1995-2003 ($n_{females} = 139$, $n_{males} = 167$) in the Caroux-Espinouse massif (France).

Biological hypotheses	Models ^a	AICc
No effect	null	2742.6
Spring-summer growth	date	2514.3
Sexual dimorphism	date + sex	2477.7
Differences in growth pattern between sexes	date + sex + date \times sex	2475.9
Period (1976-1984 <i>vs.</i> 1995-2003) effects	date + sex + date \times sex + periods	2424.5
Linear changes from 1976 to 2003	date + sex + date \times sex + linear(year)	2404.3
Annual effect (year as factor)	date + sex + date \times sex + year	2381.8
Difference between year in annual growth pattern	date + sex + date \times sex + year + date \times year	2359.7
Sex effect in annual changes	date + sex + date \times sex + year + date \times year + sex \times year	2378.0

^a"+" corresponds to an additive effect and " \times " to an interaction between factors. The selected model (lowest AICc) is in bold

7.3.3.2.5 Model selection

Model selection was based on the Akaike Information Criterion (AIC) with second order adjustment (AICc) to correct for small-sample bias (BURNHAM & ANDERSON 1998). The most parsimonious model (*i.e.*, lowest AICc) was selected as the best model. We followed BURNHAM & ANDERSON (1998) in concluding that models were different when the difference in AICc was > 2 . When the difference was ≤ 2 , we selected among competing

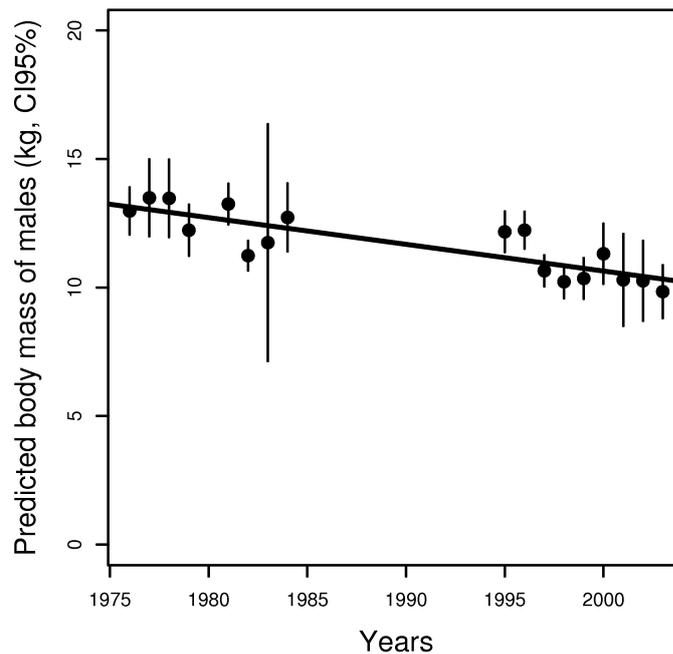


FIG. 7.10 – Annual variations in lamb body mass of males predicted from the selected model (see Tab. 7.8) for the median date of capture (24 June). Because the effect of sex was additive, we do not present values for females for the sake of clarity. The solid line describes the linear regression.

models in relation to their biological significance. All statistical analyses were performed using R 2.4.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2005). Spatial analyses were performed using ArcView 3.2TM, with the spatial analyst and the animal movement extensions (HOOGE & EICHENLAUB 2000).

7.3.4 Results

7.3.4.1 Changes in mouflon phenotypic traits over time

The body mass of lambs trapped in the WR in the periods 1976-1984 and 1995-2003 increased with trap date ($74.4 \text{ gr/day} \pm 14.1$), but not significantly in all years (*e.g.*, in 1982 from 10 May to 8 September, $r = 0.69$, $P < 0.001$, whereas in 1997 from 4 June to 25 August : $r = 0.19$, $P = 0.21$, Tab. 7.8). Between-sex differences in lamb mass at the start of the trapping season were $624.4 \text{ gr} (\pm 461.1)$ and increased over time ($13.0 \text{ gr/day} \pm 7.3$). The effect of year on lamb body mass was best modeled as a categorical variable rather than as a continuous one (difference in AICc = 22.5, Tab. 7.8). Body mass variation from year to year was similar for lambs of both sexes. Over years (Fig. 7.10), body mass decreased (model with linear(year) : slope of -0.106 ± 0.012 , $P < 0.001$). From the model including the two periods of study, lambs were 1.6 kg lighter in the second period as compared to the first one (males : $12.3 \pm 0.2 \text{ kg}$ *vs.* $10.7 \pm 0.2 \text{ kg}$, -12.8% ; females : 11.0

± 0.2 kg vs. 9.4 ± 0.2 kg, -14.3%) at the median trapping date (24 June).

In HA, the model including an effect of date on dressed body mass did not outperform the null model (Tab. 7.9). Dressed body mass of both sexes decreased similarly (males : -17.8% ; females : -18.3%) between the harvesting periods 1977-1984 and 2000-2002 (males : from 37.0 ± 0.3 kg to 30.4 ± 0.5 kg; females : from 22.3 ± 0.5 kg to 18.3 ± 0.5 kg), despite the increase reported in the average age of harvested adults (see below in “Changes in horn shape and selective hunting in HA” section).

TAB. 7.9 – Effects of date, sex and period of study on the logarithm of adult dressed body mass of males and females harvested during the hunting seasons of 1977-1984 ($n_{females} = 49$, $n_{males} = 205$) and 2000-2002 ($n_{females} = 47$, $n_{males} = 82$) in the Caroux-Espinouse massif (France).

Biological hypotheses	Models ^a	AICc
No effect	null	166.6
Decrease of dressed mass throughout hunting seasons	date	167.0
Sexual dimorphism	sex	-222.0
Period (1977-1984 vs. 2000-2002) effects	sex + periods	-351.2
Difference in period effects between sexes	sex + periods + sex × periods	-349.2

^asee Tab. 7.8 for notations

Over the 28-year study period, all horn measurements recorded on males harvested decreased with increasing year of birth (Tab. 7.10). Horn length decreased by 14.8 cm (18.3–20.1%, percentage based on prediction of the selected model for each age class; see Fig. 7.11) and horn breadth by 5.0 cm (10.7%) for all age classes. The decrease in horn circumference (3.6 cm, 13.6–14.1%) was similar for 5- and 6- year old animals (difference of slope : 0.004 ± 0.024 , $P = 0.87$), and lower for 7 year olds (difference of slope : 0.063 ± 0.022 , $P = 0.005$; -7.4%) and 8 year olds (difference of slope : 0.101 ± 0.024 , $P < 0.001$; -3.4%). A decrease of 19.1 cm (33.8–38.3%) in the horn curve diameter of males born between 1972 and 1982 was also recorded. Similarly, height at shoulder decreased by 10.8 cm (12.1–12.5%) for males born between 1972 and 1983, and by 10.3 cm (12.1–13.6%) for females harvested between 1977 and 1984.

7.3.4.2 Spatio-temporal variation in body mass of mouflon trapped in the WR (Tab. 7.11)

From the hierarchical cluster analysis on the 10 arithmetic centres of radio-locations (10 traps), 4 distinct clusters of branches were identified (3 groups of 2 traps and 1 group

TABLE 7.10 – Effects of age and cohort on horn measurements and physical characteristics of mouflon harvested in the Carroux-Espinouse massif.

Cohort-Sex (age)	Sample size	Parameters	Mean value (cm, \pm SE)	Models	AICc	Slope of cohort effect (cm, \pm SE)
1970-1997 Males (5-8yr)	321	Horn length	66.34 \pm 0.42	null	2211.2	
				cohort	2093.3	
				age	2201.6	
				cohort + age	2044.1	-0.53 \pm 0.04
				cohort (factor) + age	2055.5	
				cohort + age + age \times cohort	2046.1	
				null	1189.3	
				cohort	1092.5	
				age	1189.6	
				cohort + age	1098.3	
252	Horn breadth	47.05 \pm 0.21	null	cohort (factor) + age	1114.8	
				cohort+age+age \times cohort	1080.0	-0.13 \pm 0.02 (for 5 year olds)
				cohort	1388.7	
				cohort	1346.8	-0.18 \pm 0.03
				age	1391.7	
				cohort + age	1348.9	
				cohort (factor) + age	1370.0	
				cohort + age + age \times cohort	1350.3	

Suite page suivante ...

... suite de la page précédente						
Cohort-Sex (age)	Sample size	Parameters	Mean value (cm, \pm SE)	Models	AICc	Slope of cohort effect (cm, \pm SE)
1972-1982						
Males (1-9yr)	246	Horn curve diameter	41.23 \pm 0.41	null cohort age cohort + age cohort (factor) + age cohort + age + age \times cohort	1618.5 1515.2 1587.6 1507.4 1511.7 1521.1	-1.74 \pm 0.18
1972-1983						
Males (Lamb-9yr)	329	Height at shoulder	74.60 \pm 0.31	null cohort age cohort + age cohort (factor) + age cohort + age + age \times cohort	2073.3 1928.0 1881.5 1823.0 1840.8 1837.9	-0.90 \pm 0.11
1977-1984 ^a						
Females (1-3 and 5) ^b	159	Height at shoulder	66.95 \pm 0.52	null season age season + age season (factor) + age season+age+age \times season	1052.5 1020.6 1014.4 958.6 968.2 964.3	-1.29 \pm 0.16
FIN						

^aWe used harvest season instead of year of birth since exact age was not available beyond 2 $\frac{1}{2}$ years old for females. The year reported corresponds to the start of the hunting season (*i.e.*, 1977 corresponds to the 1977/1978 hunting season).

^bTooth eruption class (see Methods)

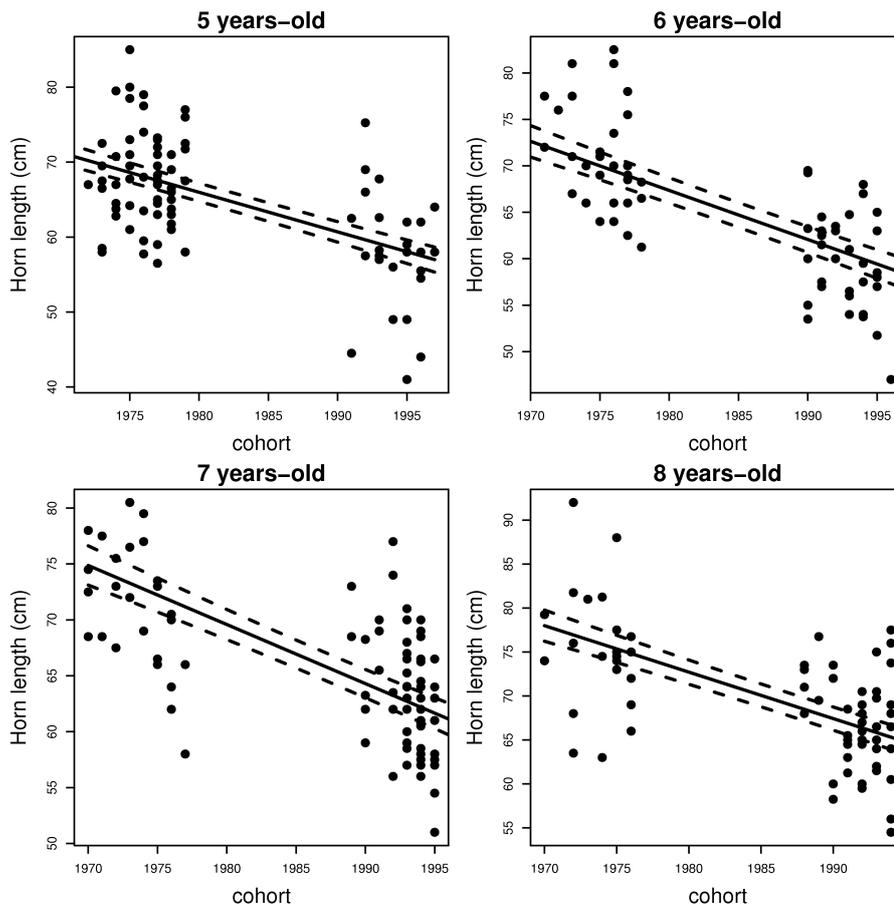


FIG. 7.11 – Decrease in horn length among cohorts born in the 1970-1997 period and in relation to age at harvesting. The points correspond to observed values of horn length, the solid line corresponds to the age-specific predictions from the best model (see Tab. 7.10) and the dashed lines to the 95% confidence intervals.

of 4 traps, Fig. 7.12). The proportion of closed habitat among the 4 clusters ranged from 38.4% to 76.5% (Fig. 7.13). We found a significant interaction between the proportion of closed habitat and the study period. The decrease in lamb body mass in relation to habitat closure was not significant during the first study period when the proportion of closed habitat ranged from 38.4% to 59.8% (slope = -1.42 ± 1.82 , $P = 0.44$). However, during the second period, lamb body mass was significantly lower when the proportion of closed habitat was higher (between period difference in slope (interaction term) = -4.86 ± 2.30 , $P = 0.04$). For a similar level of closed habitat (*e.g.*, unit 4 for the first period and unit 1 for the second period), the body mass of lambs was lower during the second period compared to the first one (Fig. 7.13). The magnitude of mass loss was related to the proportion of closed habitat : in unit 2, with 51% of closed habitat (during the second period), mass loss was less marked than in unit 4 with 77% of closed habitat (Fig. 7.13). The effect of habitat closure was similar for both sexes.

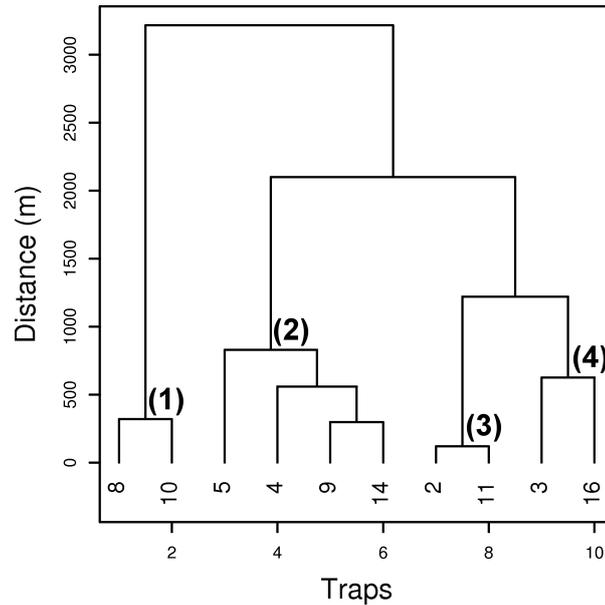


FIG. 7.12 – Hierarchical cluster analysis to distinguish 4 clusters of traps (numbers in brackets) used to analyze the effect of habitat closure on lamb body mass within the WR (see Tab. 7.11). The dendrogram was based on the 10 arithmetic centers computed from radio-locations of mouflon trapped in the 10 traps located in the WR (see Fig. 7.7). For each cluster, between 1020 and 1536 radio-locations and between 11 and 19 animals were used in the hierarchical analysis.

TAB. 7.11 – Effects of habitat closure on body mass of lambs trapped in the WR in 1976-1984 and 1995-2003 periods (for sample sizes, see Fig. 7.13) in the Caroux-Espinouse massif (France).

Biological hypotheses	Models ^a	AICc
Best model including a period effect and without spatial structure (see Tab. 7.8)	date + sex + date × sex + periods + date × periods	2027.9
Difference in lamb body mass according to the proportion of closed habitat	date + sex + date × sex + periods + date × periods + closure	2014.1
Difference in habitat effect on lamb body mass between periods	date + sex + date × sex + periods + date × periods + closure + closure × periods	2011.6
Difference in habitat effect on lamb body mass between sexes	date + sex + date × sex + periods + date × periods + closure + closure × periods + closure × sex	2013.7

^asee Tab. 7.8 for notations

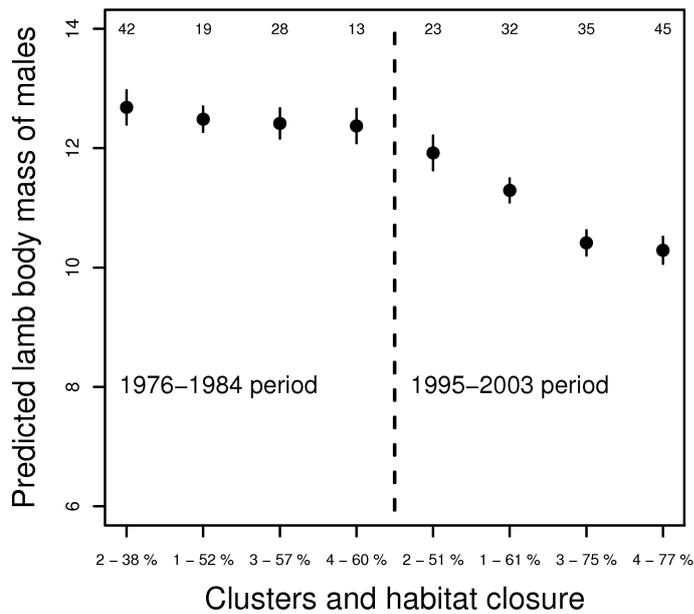


FIG. 7.13 – Variations in average (\pm SE) body mass of male lambs predicted from the selected model (see Tab. 7.11) for the median date of capture (26 June), the two periods of study (1976-1984 and 1995-2003), and in relation to trap cluster (Fig. 7.12) as a function of the proportion of closed habitat. Because the effect of sex was additive, we do not provide values for females for the sake of clarity. The sample size is given above the corresponding plot.

7.3.4.3 Changes in horn shape and selective hunting in HA

Horn breadth increased with horn length ($F = 47.65$, $d.f. = 1$, 249, $P < 0.001$; Fig. 7.14) and this relationship did not depend on male age (age class 5-8 years : additive effect of age, $F = 0.84$, $d.f. = 3$, 246, $P = 0.48$, interaction between age and horn length : $F = 0.29$, $d.f. = 3$, 243, $P = 0.83$). While the slope of the allometric relationship did not differ between the two periods of study ($F = 0.23$, $d.f. = 1$, 247, $P = 0.63$), the intercept was significantly higher during the first period than during the second one ($F = 14.50$, $d.f. = 1$, 248, $P < 0.001$; see equation on Fig. 7.14). Thus, for the average horn length (66 cm), horn breadth decreased by 1.85 [1.73; 1.97]_{95%} cm (back transformed values) between the two study periods.

Both the number of males culled (slope = 4.09 ± 0.38 , $P < 0.001$) and the proportion of largest-horned males harvested (defined as trophies > 184 points (see INTERNATIONAL COUNCIL FOR GAME & WILDLIFE CONSERVATION 1977, 1981); slope (logit scale) = 0.08 ± 0.01 , $P < 0.001$) increased over time. This increase resulted from an increase in commercial hunting (G. DALERY, *pers. comm.*). In particular, the notoriety of the population for hunting, as well as the hunting organisation, much improved over the study period, allowing hunters to cull more and more large-horned males. At the same time, the age of males shot increased strongly (28.6% [$n = 426$] of males older than 5 years of age during the 1977-1984 period *vs.* 81.1% [$n = 350$] during the 1996-2002 period, $\chi^2 = 210.2$, $d.f.$

= 1, $P < 0.001$), as did the average age of the largest-horned males harvested (6.6 years, $n = 142$, in 1977-1984, *vs.* 10.2 years, $n = 289$, in 1996-2002 $t = -19.16$, $P < 0.001$). Likewise, the age of harvested females increased (average tooth eruption class of 3.0 [$n = 148$] and 4.5 [$n = 77$] in the periods 1977-1984 and 2000-2002, respectively, $\chi^2 = 50.8$, *d.f.* = 4, $P < 0.001$). Given that there are no reliable age criteria for hunters to distinguish among adult females (GAREL *et al.* 2005d), this increase is probably due to the cessation of culling young females, particularly lambs (after 1984).

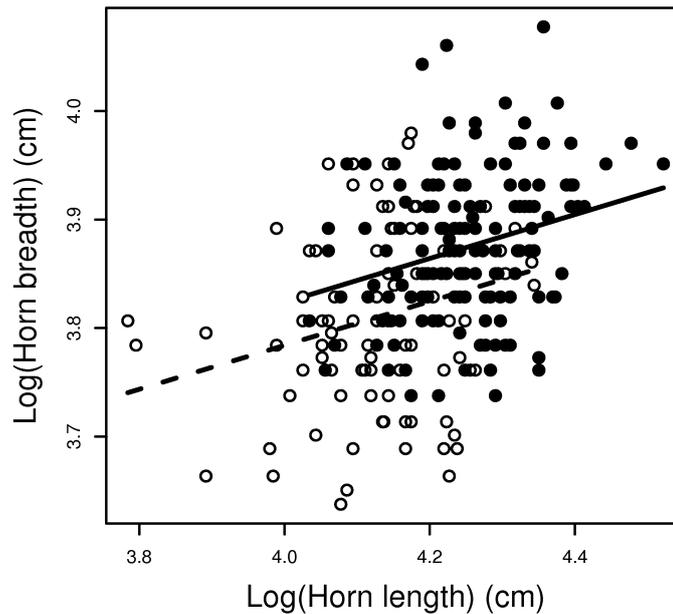


FIG. 7.14 – Change in the allometric relationship between horn breadth and horn length during the two periods of study (1977-1984, solid circles, solid line; 1996-2002, open circles, dashed line). Lines correspond to the predicted values from the equations (coefficients \pm SE) : period 1, “ $\log(\text{horn breadth}) = 3.01 [0.20] + 0.202 [0.046] \times \log(\text{horn length})$ ” and period 2, “ $\log(\text{horn breadth}) = 2.97 [0.19] + 0.202 [0.046] \times \log(\text{horn length})$ ”, for the range of horn length measures recorded in each period.

7.3.5 Discussion

7.3.5.1 Changes in mouflon phenotypic traits over time

Live and dressed body mass of males and females decreased by between 12.8% and 18.3% in all age classes from the 1970’s, both in the WR and in the HA. Changes in other phenotypic characteristics were also recorded over the same period, namely a change in horn shape, a decrease in horn size of males and in height at shoulder. We also performed an independent analysis (not reported here) only based on trophies that scored more than 184 points (medal trophies, see INTERNATIONAL COUNCIL FOR GAME & WILDLIFE CONSERVATION 1977, 1981) and still found that horn measurements decreased by 3.3%

(horn breadth) and 11.4% (horn length) over the 20 year study period. This decrease was similar for all ages (from 5 to 13-years of age).

All these analyses are very conservative given that, during the study period, hunter selection of medal males increased (see above in “Changes in horn shape and selective hunting in HA” section) and, thereby, the data recorded during the second period came from a much more selective hunting focused on trophy males as compared to the first period of study. As predicted, these long-term changes likely occurred due to both selective harvesting and the habitat loss experienced by our population.

7.3.5.2 Selective hunting effects

The unrestricted selective harvesting in our population likely contributed to the production of small-horned rams (HARRIS *et al.* 2002, COLTMAN *et al.* 2003, FESTA-BIANCHET 2003), but also small-sized animals, since there is probably a high genetic correlation between horn and body size (see *e.g.*, in bighorn sheep, COLTMAN *et al.* 2003). Further, it is quite unlikely that horn shape can be affected by changes in habitat characteristics. The decrease in horn breadth for a given horn length (Fig. 7.14), as well as other changes recorded in horn configuration (horn curve diameter, see Tab. 7.10), support the hypothesis that by selectively targeting males with widely flaring horns (*e.g.*, Fig. 7.8, animal on the right), corresponding to the Corsican phenotype (see MAUDET & DUBRAY 2002), hunters have increased the frequency of horns with small curve diameter and breadth (*e.g.*, Fig. 7.8, animal on the left) and thus elicited a decline in the traits that determine trophy quality.

Under these conditions, males with fast-growing horns were at greater risk of being shot young than rams with slow-growing horns. Males attain over 70% of their final horn size by 3 years of age in our population (GAREL *et al.* 2005d), becoming desirable trophies for hunters early. Thus, selective hunting reduces the reproductive contribution of high quality males and provides a selective advantage for males with slow-growing horns (COLTMAN *et al.* 2003, FESTA-BIANCHET *et al.* 2004). As illustrated by the marked increase in age of males shot over our study period, males then required more time to develop a desirable trophy (6.6 yr *vs.* 10.2 yr), indicating that they have slow growing horns compared to males shot in the first study period. Habitat loss is less likely to explain these changes in horn growth pattern since it would need that male compensate for a low early horn growth until almost 10 yr of age which seems quite unlikely (*e.g.*, TOÏGO *et al.* 1999 in ibex, FESTA-BIANCHET *et al.* 2004 in bighorn). By shooting animals with large horns at an early age during the first study period (1977-1984), the impact of hunting on male phenotype is likely to have been stronger during that time. This could thus account for the marked decrease over this period in horn curve diameter and height at shoulder (Tab. 7.10) that we reported here.

Such declines in the early part of the study period also provide strong support for the effect of selective harvesting. Indeed, spatial variability in habitat closure within WR

(Fig. 7.13) had almost no effect on body mass before 1985, despite the fact that most morphological characteristics had already decreased (see above and *e.g.*, for horn length, cohort 1970-1979, best model including additive effects of cohort and age ; cohort effect : slope = $-0.56 \text{ cm} \pm 0.26$, $P = 0.03$; decrease by 6.5-7%). Moreover, independently of any spatial variation in habitat closure, even lamb body mass tended to decrease over this period (best model including additive effects of date, sex and year ; year effect : slope = $-0.310 \text{ gr} \pm 0.170$, $P = 0.11$).

7.3.5.3 Effects of habitat closure

The changes in quality and availability of food over the study period also contributed to the decline in phenotypic quality of mouflon. Although the diet of mouflon may include a wide variety of plant species (*e.g.*, 48 species in HEROLDOVA 1996), the bulk of food intake is normally made up of only a few species (less than 15, *e.g.*, CRANSAC *et al.* 1997b). Between 1977 and 1979, FALIU *et al.* (1990) reported that mouflon fed essentially on grasses (56.4%) and supplemented their diet with forbs, shrubs and fruits in approximately equal amounts. Probably linked to the loss of open areas, mouflon have recently changed the composition of their diet (CRANSAC *et al.* 1997b), feeding on grasses (35.4%) and shrubs in equal proportions, and supplementing their diet with forbs and fruits. This diet shift could have caused the observed decrease in body growth. This might indicate that a threshold at *ca.* 50% of closed habitat exists beyond which mouflon cannot compensate for the reduction in forage availability/quality (see Fig. 7.13). In addition, the reduction of high-visibility habitats might also likely contributed to affect mouflon growth by increasing forage competition and social interactions (RISENHOOVER & BAILEY 1985), as well as the level of stress (MCARTHUR *et al.* 1979), as animals must spend more time surveying their surroundings.

Within the WR, our results support the interpretation that habitat modification probably explains a large part of the observed body mass changes. However, we believe that mouflon in the WR could also have been influenced by the selective hunting that occurred outside this area, because about 30.0% of home ranges (26.2% [$n = 1565$] and 34.0% [$n = 1499$] for ≥ 2 years old females and males, respectively) of mouflon trapped in the WR were located in the HA during the hunting season.

7.3.5.4 Biological consequences of changes in body mass and horn characteristics

A decrease in mouflon body mass may lead to both short and long-term demographic effects on population dynamics, because most fitness components of large herbivores are closely related to body mass (GAILLARD *et al.* 2000b). There might also be unexpected effects on genetically correlated traits that could result in further deterioration (COLTMAN *et al.* 2003). For example, in Soay sheep, a significant positive genetic correlation occurs between body mass and parasite resistance (gastrointestinal nematodes) in both sexes (COLTMAN *et al.* 2001). A decrease in body mass might also result in lower immunity,

increasing the likelihood of epidemic outbreaks (JORGENSEN *et al.* 1997, COLTMAN *et al.* 2001) such as the keratoconjunctivitis experienced by our population in autumn 1993 (CRANSAC *et al.* 1997a).

Changes in horn size and horn configuration could also act negatively on individual fitness (HARTL *et al.* 2003). First, some authors (SCRIBNER *et al.* 1989, FITZSIMMONS *et al.* 1995) have suggested that horn size is positively correlated with genetic variability, at least among adult males (> 5-year-old bighorn sheep rams in Fitzsimmons *et al.* 1995). Second, a change in horn shape may lead to a non-adaptative horn configuration, as shown by the presence in our population of males with wounds in their neck caused by the excessive growth of their horns (CUGNASSE 1988), increasing the risk of infection and, thereby, the probability of death.

7.3.5.5 Management implications

Trophy hunting is a major economic activity in the Caroux-Espinouse massif, as well as in numerous other wild sheep areas (*e.g.*, LEWIS & ALPERT 1997, SINGER & ZEIGENFUSS 2002, WHITFIELD 2003), generating large income. However, the fee for a trophy male in our study site (*e.g.*, from 500 € to 1300 € in 2004, G. DALERY *pers. comm.*) remains well below fees in other European populations of mouflon (from 153 € to 7740 €, G. DALERY *pers. comm.*). Wildlife managers could take advantage of the fact that a large income may be generated from the harvest of a small number of trophy males (LEWIS & ALPERT 1997, WHITFIELD 2003) to finance action plans for mouflon range improvements, including clear-cutting and range burning which are known to be effective for restoring wildlife habitat (*e.g.*, SMITH *et al.* 1999). For instance, a split hunting regime which consists of harvesting young (mostly lambs) and old animals, *i.e.*, a mortality pattern close to that of an ungulate population experiencing only non-hunting mortality (GAILLARD *et al.* 2000b, HARRIS *et al.* 2002), may be a good trade-off between hunter satisfaction, income and long-term evolutionary concerns (CRÊTE *et al.* 1981, THELEN 1991).

Indeed, while the consequences of habitat loss are often immediate and easily recognized (HANSKI 1999), selective harvesting could have long-term evolutionary consequences which could be extremely difficult to reverse (COLTMAN *et al.* 2003). By provoking an evolution towards smaller-trophy males, and by reducing the frequency of the desired horns type (*e.g.*, “Corsican” horns in our case), selective harvests may limit future opportunities for trophy hunting and thus lead to an unsustainable situation. More generally, by altering allele frequency, selective hunting may have a detrimental effect on population performance since targeted alleles may be linked to life history traits (*e.g.*, HARTL *et al.* 2003, COLTMAN *et al.* 2005).

Research on the genetic consequences of selective hunting has been much less common than research on demographic and behavioural consequences of hunting in ungulate populations. However, to assess long-term consequences of hunting, the effects of selective hunting on population genetics need to be quantified (HARRIS *et al.* 2002, FESTA-BIANCHET

2003). For this task, long-term studies are badly needed. We have shown that long-term information on horn measurements collected from hunter associations may be used to assess the effects of selective harvest. We encourage wildlife managers to use this kind of data, given that they can be easily obtained from culled animals. Such data could allow us to better understand the population dynamics of Corsican mouflon, a species classified as vulnerable, which is poorly studied and for which the Caroux-Espinouse population is probably one of the closest populations, both genetically (MONTGELARD *et al.* 1994) and phenotypically (our study, GAREL *et al.* 2005a). Finally experimentation may also be of use (FESTA-BIANCHET 2003) : in our population, a test of the hypothesis that decreases in body and horn size were due to selective hunting would be to lower population density through greater culling of adult females.

7.3.6 Addendum

7.3.6.1 Une population en mutation : d'autres indications sur les effets de la chasse

Une autre spécificité des individus natifs de la population de mouflons corse de Bavella est la présence d'une forte proportion de femelles cornues (> 60%, PFEFFER 1967, PFEFFER & GENEST 1969, MAUDET & DUBRAY 2002). Alors que ce phénotype est absent de la plupart des populations du continent (PFEFFER 1967, DE BEAUFORT 1970, CHAUVIÈRE 1978 et voir **Chapitre 1**), sa fréquence sur le massif du Caroux-Espinouse a depuis longtemps été considérée comme une indication supplémentaire quant à la "pureté" des mouflons introduits (voir **Article 6** pour l'origine des individus).

Comme pour les mâles, il n'a jamais existé de restriction sur le tir des femelles, et bien que nous ne disposions pas d'information sur le phénotype des animaux prélevés, il est évident que les chasseurs ont toujours privilégié le tir des femelles cornues (J.-M. CUGNASSE & G. DALERY, *comm. pers.*). Nous avons cherché à voir si cette sélection, comme pour les mâles, a une incidence sur l'évolution du phénotype cornu dans la population. Nous disposons de deux types d'information : la présence de cornes sur les femelles capturées depuis 1974 et la proportion de femelles notées cornues à l'observation entre 1977 et 2004. Nous avons vu précédemment (**addendum de l'Article 2**) qu'il n'est pas forcément évident de détecter la présence de cornes lors d'observations à distance. Nous utiliserons donc ces données en complément des données de captures. Les données recueillies à l'observation ont en effet le mérite d'échantillonner l'ensemble du massif contrairement aux captures qui ne concernent que la réserve.

Nous avons étudié grâce à un modèle linéaire généralisé (erreur binomiale) l'évolution du nombre d'agnelles cornues, pour travailler à l'échelle de la cohorte, et l'évolution du nombre total de femelles cornues, pour pouvoir comparer cette proportion avec les observations visuelles durant lesquelles il n'est pas possible de travailler par classe d'âge (voir **Articles 1 et 2**). Chez les agnelles capturées, la détection des cornes est en théorie possible sans erreur, car les pivots osseux apparaissent dès le développement embryonnaire.

TAB. 7.12 – Effets de l'année sur le taux de femelles cornues (agneaux et toutes classes d'âge confondu) capturées dans la RNCFS, 1974-2004.

Classe d'âge (<i>n</i>)	Hypothèse biologique	Modèle ^a	AICc
Agneau(190)	Pas d'effet	nul	192.2
	Diminution linéaire	année	168.4
	Variations inter-annuelles	facteur(années)	190.1
Toutes (499)	Pas d'effet	nul	592.4
	Diminution linéaire	année	580.7
	Variations inter-annuelles	facteur(années)	594.4

^aVoir Tab. 7.8 pour les notations.

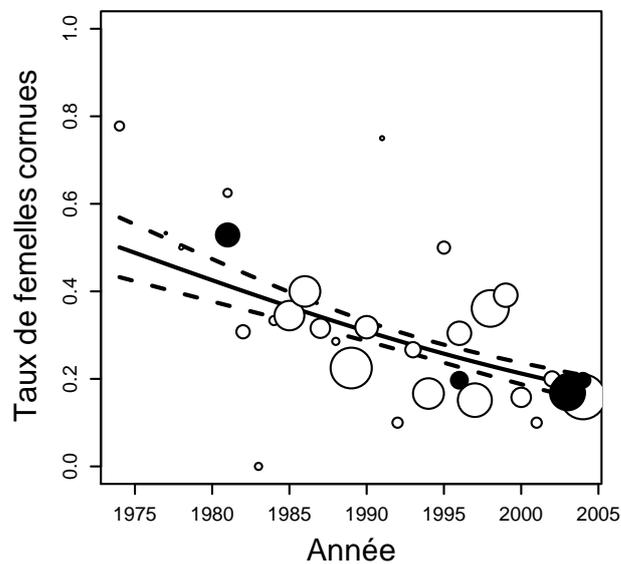


FIG. 7.15 – Variations annuelles de la proportion de femelles cornues capturées dans la RNCFS entre 1974 et 2004. La ligne pleine correspond aux valeurs prédites à partir du modèle incluant un effet de l'année (Tab. 7.12), les lignes en pointillées correspondent à l'écart type, les cercles vides correspondent aux proportions de femelles cornues capturées, les cercles pleins correspondent aux estimations visuelles de la proportion de femelles cornues (voir Tab. 7.13). Les cercles sont proportionnels à la taille de l'échantillon (de 4 - en 1978 - à 44 - en 2004- pour les données capture, et de 107 - en 1977 - à 1469 - en 2003 - pour les observations visuelles).

Le taux d'erreur, estimé à partir des femelles recapturées à l'âge adulte, est cependant non négligeable (12%, $n = 25$) et suggèrent donc de considérer avec une certaine précaution les résultats obtenus.

A la fois chez les agneaux (pente = -0.13 ± 0.03) et pour toutes les classes d'âge confondues (pente = -0.05 ± 0.014), la proportion de femelles cornues capturées diminue significativement au cours du temps (Tab. 7.12, Fig. 7.15). A l'observation cette proportion varie de 16.9% à 53.3% et diminue aussi bien en réserve que dans les zones chassées

(Tab. 7.13). En 1968, avant que la population ne soit chassée, la proportion de femelles cornues était de 60% à l'intérieur de la réserve (PFEFFER & GENEST 1969). La réserve et la zone du Caroux (zone soumise à une forte pression de chasse, MARTINETTO *et al.* 1998), montrent une diminution identique au cours des années ($\chi^2 = 1.65$, *d.f.* = 2, $P = 0.44$) et la même proportion de femelles cornues ($\chi^2 = 1.76$, *d.f.* = 1, $P = 0.18$). Dans la réserve, les proportions estimées à l'observation montrent les mêmes tendances que les valeurs prédites selon le meilleur modèle incluant toutes les classes d'âge capturées (Fig. 7.15). En 2003, lorsque le nombre d'observations est le plus important, la proportion de femelles cornues estimée à l'observation est identique à celle estimée selon le modèle de capture. Ainsi, malgré les difficultés de détection de ce caractère (voir **addendum de l'Article 2**), il est possible de détecter les grandes tendances biologiques lorsque le nombre d'observations est suffisant.

TAB. 7.13 – Proportion de femelles cornues estimée à partir d'observations visuelles, dans la RNCFS et hors réserve, durant la période 1977-2004.

	RNCFS				Zones chassées			
	Vialais		Caroux		Caisseuols		Colombières	
Année	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>
1977 ^a	53.3	107	-	-	-	-	-	-
1981 ^b	52.9	981	52.2	184	-	-	-	-
1996 ^c	19.7	711	22.2	153	31.4	331	35.0	460
2003 ^d	16.8	1469	19.6	419	22.2	690	30.7	276
2004 ^e	19.7	623	-	-	-	-	-	-

^aCUGNASSE données non publiées

^bAUVRAY (1983)

^cMARTINETTO *et al.* (1998)

^dGAREL *et al.* données non publiées

^eGAREL *et al.* données non publiées

Le tir sélectif des femelles cornues combiné à une augmentation des prélèvements depuis que la population est chassée, aurait ainsi favorisé une diminution importante (2 fois moins) de la proportion de femelles cornues dans la population. Cette diminution concerne cependant toutes les zones : chassées et non chassées. Comme nous en avons déjà discuté, il est probable que la chasse pratiquée à l'extérieur de la réserve ait une influence à l'intérieur de celle-ci (voir cependant TENHUMBERG *et al.* 2004). Pour tenter de voir l'effet de la fermeture du milieu sur les variations du poids des agneaux, nous avons précédemment différencié au sein de la réserve différentes sous-unités ($n = 4$) regroupant un ensemble de trappes pour lesquelles les animaux capturés et suivis par radio-pistage utilisaient le même espace (analyse en cluster hiérarchique). Les mêmes sous-unités peuvent être reconsidérées non plus en fonction de leur différence milieu ouvert/milieu fermé et son effet sur le poids, mais en fonction de la proportion de l'habitat hors réserve utilisé par les animaux durant la période de chasse et son effet sur la proportion de femelles cornues (Tab. 7.14). Cette

analyse n'a été possible qu'en considérant la proportion de femelles cornues toutes classes d'âge confondues. Comme pour l'analyse globale (sans distinction entre sous-unité), cette proportion diminue au cours du temps (pente = -0.049 ± 0.015 , $\chi^2 = 10.74$, *d.f.* = 1, $P = 0.001$) et de la même manière quelle que soit l'unité considérée (interaction unité \times année : $\chi^2 = 0.18$, *d.f.* = 3, $P = 0.98$). Ainsi, même pour les secteurs où l'effet direct de la chasse est probablement nul (*e.g.*, unité 3, Tab. 7.14), la proportion de femelles cornues est en diminution depuis 30 ans.

TAB. 7.14 – Caractéristiques de chaque cluster de trappes utilisé pour étudier l'effet de la chasse sur la proportion de femelles cornues capturées dans la RNCFS entre 1974 et 2004.

Clusters ^a (trappes cor- respondantes ^b)	Données radio-pistage		Proportion de femelle cornue (%)	Domaine vital hors réserve durant la période de chasse (%)	
	Localisations	Animaux radio-pistés	Adultes (<i>n</i>)	Valeur sur la période 1988-1998	moyenne sur la période
1 (1)	295	3	25.6 (43)	49.5	
2 (2, 3, 16)	1135	14	31.9 (210)	15.8	
3 (4, 5, 9, 14)	730	11	27.3 (44)	6.7	
4 (8, 10)	611	11	26.3 (126)	29.6	

^abasé sur une analyse en cluster hiérarchique

^bvoir Fig. 7.7

Nous pouvons proposer une explication. L'origine génétique des animaux (trois souches différentes : deux souches hybridées et une souche "pure" originaire de Bavella, voir Tab. 7.1, **Article 6**) pourrait être en cause. Nous montrons dans l'**Article 6** que les populations originaires uniquement de souches hybrides auraient une meilleure performance reproductive (notamment un taux de gémellité) que la population du Caroux-Espinouse, probablement liée à leurs origines génétiques. Or, cette population est en partie originaire des souches de Chambord et de Tchecoslovaquie où le phénotype cornu est quasi absent (ces souches sont principalement originaires de mouflons sardes dont les femelles sont acères (PFEFFER & GENEST 1969)). Une meilleure performance reproductive des animaux dont les caractéristiques génétiques se rapprochent des souches hybrides pourrait ainsi expliquer la diminution générale de la proportion de femelles cornues, même en réserve. En outre, le déterminisme génétique de ce caractère pourrait très bien dépendre de la contribution génétique des mâles. Dans la mesure où les mâles aux phénotypes corses sont contre-sélectionnés par la chasse, c'est une nouvelle fois la transmission d'un patrimoine génétique plus proche des populations hybrides qui sera favorisé. Or, contrairement aux femelles, les mâles sont beaucoup moins philopatrics (DUBOIS *et al.* 1993, 1996, MARTINS *et al.* 2002), connus pour naviguer entre zones chassées et réserve, diffusant ainsi à l'intérieur de celle-ci les conséquences d'une chasse sélective effectuée à l'extérieur.

7.3.6.2 Fermeture des habitats

7.3.6.2.1 Historique

Les données concernant la fermeture de l'habitat présentées au cours de cet Article reposent sur un travail mené en 1999 dans la cadre du programme Life de "gestion conservatoire des pelouses et landes en région méditerranéenne" (BOUSQUEL 1999). Ce travail est basé sur une analyse diachronique de la végétation du massif à l'aide de photos aériennes de 1955 (IGN), 1971 (IFN), 1982 (IFN) et 1992 (IFN). Au cours de cette étude, il a été nécessaire de trouver un niveau de précision commun aux sources et aux supports disponibles, dans la mesure où la photo-interprétation ne permettait pas de distinguer précisément les différentes formations végétales sans une visite sur le terrain (impossible d'un point de vue historique). Dans ces conditions, 5 grands ensembles ont été définis (voir Fig. 7.16). Pour notre analyse nous avons considéré, sur la base des caractéristiques structurelles de ces ensembles (voir Tab. 7.7), les habitats "lithosols et formations de végétation claire ou nulle" et "milieu ouvert" comme des zones ouvertes pour le mouflon, aussi bien d'un point de vue trophique que physique, et les 3 autres habitats comme des milieux fermés. La réalité est évidemment plus complexe, une châtaigneraie étant par exemple un habitat favorable pour le mouflon pendant la période de fructification. Or dans notre étude il apparaît comme un milieu fermé, notamment parce que la distinction au niveau des feuillus et résineux n'avait pas été faite lors de la photo-interprétation.

Il n'en demeure pas moins que les changements observés résultent d'un phénomène sans équivoque caractérisé par une lignification croissante des habitats (Fig. 7.16). Suivant les zones considérées ces changements sont plus ou moins rapides d'une année sur l'autre. L'ouest du massif, par exemple, où d'importants reboisements ont été effectués au cours du demi-siècle passé, c'est fermé beaucoup plus. Ailleurs, par contre, la fermeture est principalement d'origine naturelle (BOUSQUEL 1999).

Pour comprendre ce phénomène il faut revenir à l'évolution démographique contrastée des populations présentes sur le massif :

1. Vers le premier tiers du 19^{ème} siècle le massif fait l'objet d'une forte conquête territoriale conséquence de la révolution française et de l'abolition du droit féodal (*e.g.*, de 459 habitants en 1794, le hameau de Rosis (au coeur du massif) est passé à 990 habitants en 1836). La mise en place de cultures (céréales sur les plateaux et châtaigneraie sur les versants) et l'élevage augmente alors, ainsi que toutes les pratiques associées (*e.g.* brûlage, déforestation) ;
2. Au contraire, une émigration brutale intervient un siècle plus tard (le hameau de Rosis ne comptait plus en 1960 que 144 habitants et actuellement simplement 7) entraînant une régression de toutes les pratiques agricoles. L'élevage ovin, spécificité du massif, disparaît : alors qu'en 1794 on recensait 62 bergeries à Rosis et 5894 ovins en 1863, le manque de main d'oeuvre et l'importation des laines d'Amérique du sud verront ce chiffre tomber à 2806 en 1906 et aujourd'hui à seulement 214. L'exode

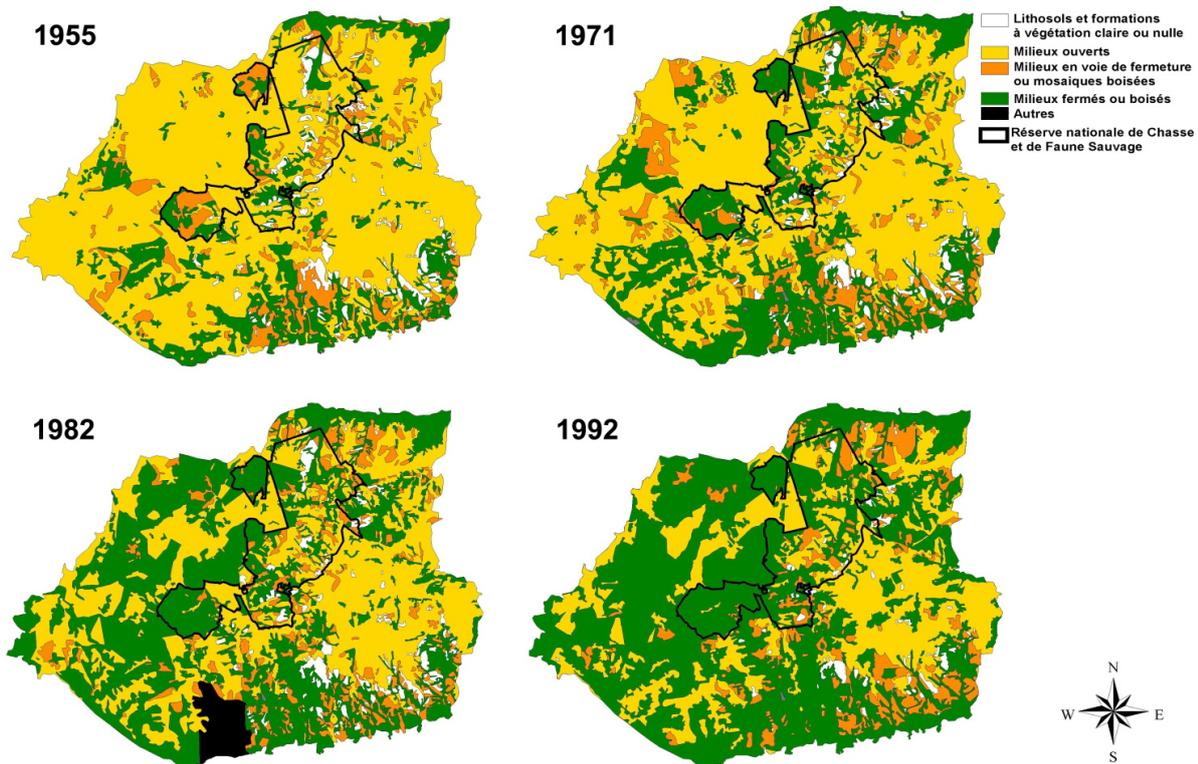


FIG. 7.16 – Changements de la végétation sur le massif du Caroux-Espinouse entre 1955 et 1992, sur la base d'une analyse diachronique des photos aériennes de 1955, 1971, 1982 et 1992 (BOUSQUEL 1999, SOURIE 2004). La zone en noir (zone "Autres") sur la carte de 1982 correspond à une zone non cartographiée. La superficie totale est d'environ 11 550 ha.

rural entamé au 19^{ème} siècle est aggravé par les déclin démographiques succédant aux guerres de 14-18 et 39-45. Parallèlement, les inondations catastrophiques de 1859 et 1875 amènent à reconsidérer le rôle des forêts : c'est le début des premières lois sur la restauration des terrains de montagne, puis le reboisement des terres abandonnées suite à l'exode rural par l'administration forestière et l'état qui aide les propriétaires privés ou publics par le biais des fonds forestiers nationaux à replanter les vastes terrains laissés en friche (SOURIE 2004). La deuxième partie du 20^{ème} siècle verra un exode des agriculteurs des cultures de montagne vers les cultures de plaine, comme la vigne, moins pénible et plus rémunératrice.

L'abandon des cultures et du pâturage a alors conduit à un changement *progressif* du paysage, se traduisant par une augmentation de la complexité et de la structure de la formation végétale, et plus concrètement à une lignification. Les pelouses et les landes méditerranéennes ont vu se développer différentes successions végétales : envahissement dans un premier temps par les ligneux bas (< 2 mètres, callune, bruyère, genêt pileux), qui sont ensuite progressivement recouverts par le genêt purgatif, le genêt à balais et/ou la fougère

aigle préfigurant le stade forestier puis le boisement en lui même par différentes essences forestières (*e.g.*, hêtre et pin, BAUDIÈRE 1970). En outre les zones déboisées/reboisées successivement au cours de l'histoire du massif, tout comme l'abandon des terres fauchées et cultivées, n'ont pas toujours permis à la végétation originelle de se réinstaller et ont laissé place à des landes dites secondaires, peu diversifiées.

7.3.6.2.2 Actions

Les méthodes employées aujourd'hui pour faire face aux problèmes de fermeture des habitats sont principalement de deux types (*e.g.*, LEGRAND 1992, BOTELHO 2000, NOVOA *et al.* 2002) : broyage mécanique de la végétation (gyrobroyage) et brûlage dirigé (ou éco-buage). Si l'état des connaissances des effets du feu sur la faune et la flore est bien avancé (BOTELHO 2000), ce n'est pas le cas du gyrobroyage dont les études ne se sont intéressées le plus souvent qu'aux effets sur la végétation (BABSKI 2004). Contrairement aux brûlages qui possèdent tout un historique dans la gestion des habitats et comme méthode de référence pour gérer l'embroussaillage sur de grandes surfaces, le gyrobroyage est principalement utilisé dans la lutte contre les incendies. Quoiqu'il en soit, les conséquences de ces deux approches sur les ongulés sauvages, au moins en France (voir EASTERLY & JENKINS 1991, SMITH *et al.* 1999 sur le mouflon des Rocheuses), n'ont fait l'objet que de peu d'attention. En 2002, nous avons étudié l'impact de ces méthodes sur une lande à bruyère et callune âgée d'environ 40 ans, représentative des anciens milieux pastoraux en voie de fermeture (BABSKI *et al.* 2005). Sur la base d'un doublon de trois parcelles (gyrobroyée, témoin, brûlée - total de 17.3 ha, Fig. 7.17) accolées les unes aux autres pour des raisons pratiques d'homogénéité de la végétation de départ (Fig. 7.18, avant modification), nous avons suivi les changements de végétation par la méthode des lignes d'échantillonnage fixes (méthode des "points-transects", DAGET & POISSONET 1969) et la fréquentation des parcelles par les mouflons à partir de *scan sampling* (ALTMAN 1974).

Comme attendu, il y a plus de mouflons au cours des deux premières années sur les parcelles traitées que sur les parcelles témoins ($P < 0.001$, Fig. 7.19). De manière générale, les zones ayant subi un brûlage dirigé sont plus fréquentées que celles ayant été débroussaillées mécaniquement ($P < 0.001$). Il existe par contre des différences significatives entre les dupliqua de chaque type de traitement (entre parcelles brûlées : $P = 0.03$, entre parcelles gyrobroyées : $P < 0.001$). Lorsque l'on compare ces différences aux relevés de végétation (Fig. 7.18, après modification), on constate que la parcelle G1, presque autant fréquentée que les parcelles brûlées (et en particulier B6), a une composition floristique très proche de celles-ci. Les parcelles témoins sont pour leur part semblables, la plus grande variabilité de T2 étant simplement due à la présence (comme pour B3) d'une petite zone humide sur cette parcelle. La parcelle G4 est quant à elle dans une position intermédiaire, tout à fait en rapport avec sa fréquentation, plus faible que G1, B3 et B6 et comparable aux témoins.

Des analyses sont en cours sur la qualité de la végétation, mais les résultats prélimi-

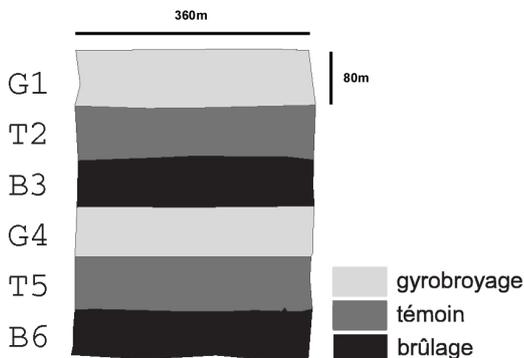


FIG. 7.17 – Représentation schématique des parcelles d'études.

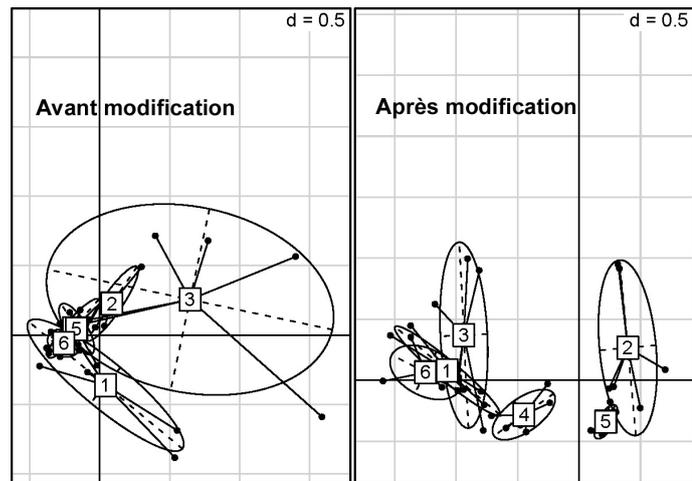


FIG. 7.18 – Analyse factorielle des correspondances de la composition floristique des parcelles d'expérimentation en 2003 et 2004. Chaque point représente le profil moyen de composition floristique obtenu sur chaque ligne d'échantillonnage. Les ellipses regroupent les lignes d'échantillonnages présentes sur la même parcelle.

naires semblent d'ores et déjà indiquer une réponse positive des animaux⁷⁵. L'autre résultat intéressant, est la différence entre traitements identiques (G1 et G4) et au contraire la ressemblance entre traitements différents (G1 et B6). Sachant que les caractéristiques de la végétation étaient similaires à l'origine sur chaque parcelle (Fig. 7.18, avant modification), il sera particulièrement important à terme de déterminer la cause de ces différences/ressemblance afin de pouvoir conseiller les gestionnaires dans l'utilisation et la mise en place de ces méthodes.

Cette approche est expérimentale et ne peut (et ne doit) en rien être reproduite à grande échelle sans de plus amples considérations. Le message ici n'est pas "brûlez le massif et la population ira mieux", mais plutôt "le gyrobroyage et le brûlage dirigé sont capables de créer des habitats de qualité pour le mouflon". En outre il faudra voir à moyen et long terme les effets de telles pratiques tout en évitant de tomber dans une dynamique régressive : des perturbations trop fréquentes et importantes pouvant conduire à l'effet inverse avec un appauvrissement de la biocénose et une réduction de la biomasse (BAUDIÈRE 1970, BOUSQUEL 1999, SOURIE 2004). La mise en place de culture faunistique (sans toutefois tendre vers une artificialisation trop poussée) et de pâturages extensifs bovins ou équins pourront intervenir en complément, avec toujours l'objectif d'éviter l'écueil d'un surpâturage/surpiétinement pouvant conduire à une dynamique régressive. Enfin, l'amélioration de l'habitat ne doit pas se limiter à la création et au maintien d'une

⁷⁵Voir même immédiate, les premiers mouflons étant observés deux semaines après le brûlage dirigé.

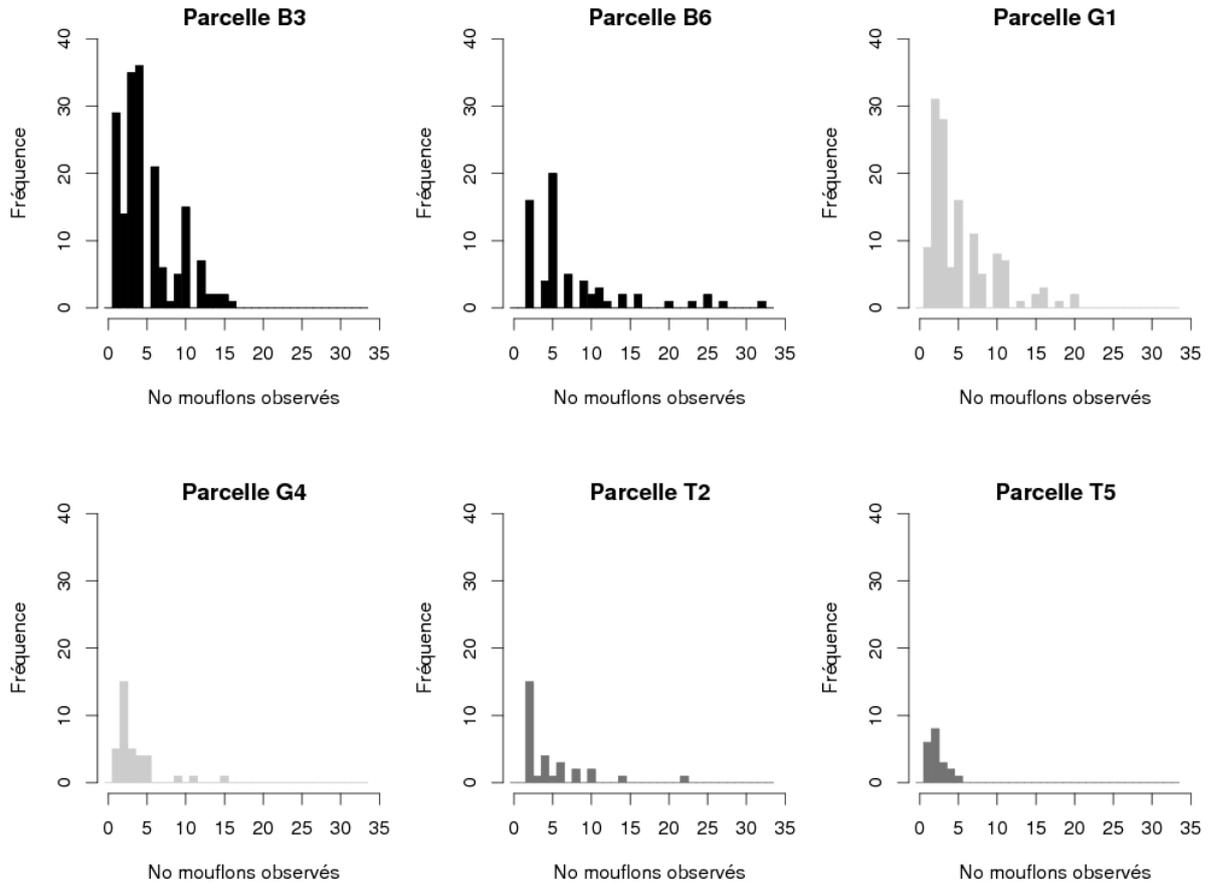


FIG. 7.19 – Distribution du nombre d’animaux observés par scan sur chaque parcelle (143 séances, 4647 animaux observés, années 2004-2005). Les scans pour lesquels aucun mouflon n’a été observé ont été enlevés.

végétation diversifiée à dominante herbacée mais doit inclure l’aspect structurel du milieu. A l’heure où les prédateurs font leur retour en France (*e.g.*, le loup POULLE 1995) et que le mouflon semble être l’une des proies de prédilection, les gestionnaires doivent intégrer l’éthologie de l’espèce gérée : le mouflon fonctionne à la vue, la création de grands habitats ouverts à proximité de versants rocheux est probablement la meilleure alternative pour lui face au prédateur.

7.3.6.3 Une réserve, des mouflons, des Hommes, des gestionnaires et des scientifiques : un exemple d’approche concertée

POJAR (1981) insiste sur la nécessité d’interactions continues entre ceux produisant les analyses et le “client” ultime de ce travail. Ces interactions sont importantes aussi bien

durant la phase conceptuelle, que durant le développement, l'obtention des résultats et leur interprétation. Ce sont ces interactions qui permettront aux gestionnaires de comprendre et donc d'accepter les résultats obtenus et c'est dans cet esprit que nous avons tenté de faire évoluer notre travail au cours des trois années passées. Cela n'aurait évidemment pas été possible sans un travail de longue haleine (depuis 1974), à l'origine de l'établissement des bases de données nécessaires à la compréhension du système population-environnement. Grâce à l'analyse de ces données, il a été possible de mettre en évidence les changements vécus par la population et son environnement ces 30 dernières années suite à la fermeture du milieu et au mode de chasse pratiqué. Il est d'ailleurs possible de faire le lien entre ces changements et la baisse d'effectif enregistrée depuis 1996 (**Article 3**). La diminution du poids pourrait avoir affecté la performance reproductive et la survie des individus au point de diminuer l'effectif. Le bilan démographique n'est donc pas très positif. Tous les voyants sont au rouge et les gestionnaires se devaient d'agir. Après avoir fourni un bilan démographique, nous avons alors interagi ensemble pour mettre au point et décider de mesures de gestion adaptées.

Ce travail a été l'occasion de mesurer la côte de popularité du mouflon sur le massif. Bilan bien négatif, puisque le mouflon apparaît, aussi bien pour les chasseurs locaux qui ne s'y intéressent pas, que pour les agriculteurs victimes de dégâts, comme une espèce "nuisible" (LAUDINAS 2004). Pourtant, durant la saison 2003-2004, le montant des dégâts occasionnés par le mouflon était de 3000 € contre 300 000 € pour le sanglier (O. MELAC, *comm. pers.*)... Il semble que ce soit donc principalement un problème d'intégration. N'oublions pas que l'espèce a été introduite, peut-être pas suffisamment en concertation avec les populations locales (MASSOL 1991). L'aspect exotique, doublé par une espèce largement hybridée, ne favorise pas non plus son acceptation au niveau des forestiers qui voient dans le mouflon une source de perte de profit par les dégâts qu'ils pourraient occasionner sur les peuplements de résineux. Plus récemment, dans le cadre de la mise en place du DOCOB (DOCument d'OBjectif) pour Natura 2000, le mouflon est une nouvelle fois apparu comme une espèce "nuisible" : le mouflon limiterait le développement des habitats d'intérêts communautaires (ripisylve). Il manque pourtant à l'heure actuelle une véritable expertise des dégâts causés par le mouflon que ce soit sur les résineux ou sur son habitat en général. Pour indication, en 1994, CRANSAC *et al.* (1997b) ne relevaient pas plus de 4.5% de résineux dans le régime alimentaire du mouflon et ce même dans une zone où leur disponibilité était importante. Le mouflon est cependant connu pour avoir un régime alimentaire éclectique qui peut être composé en grande majorité de résineux (HEROLDOVA 1988b, HOMOLKA 1991). Il est donc probable que si les ressources disponibles continuent de diminuer, la lignification du régime alimentaire reportée dans CRANSAC *et al.* (1997b) pourrait se poursuivre et concerner de plus en plus des essences forestières. Mais à l'heure d'aujourd'hui, le mouflon apparaît plus comme un bouc émissaire.

Il faut réconcilier le massif avec le mouflon. C'est le problème de fond, mais nécessaire avant de faire accepter les résultats scientifiques obtenus sur cette population et proposer

des mesures pour sa gestion. Parce que le mouflon a une importante valeur économique (CUGNASSE 1995), patrimoniale et touristique (MARTINETTO 1995, CUGNASSE 1997c), cela ne devrait cependant pas être impossible. Depuis 2003, a été mis en place par les gestionnaires un comité technique pour discuter directement avec les présidents de sociétés de chasse des résultats scientifiques obtenus et des mesures de gestion qui pourraient être prises. Ce type d'initiative nous paraît nécessaire pour faire accepter localement les recherches réalisées et intégrer la demande des populations locales. En outre, c'est l'occasion pour le scientifique de comprendre la difficulté à défendre des résultats obtenus sur des bases scientifiques face à des idées profondément ancrées et établies sur des observations ponctuelles et pour le moins non-objectives. . . Il a malgré tout été possible au cours de ces comités techniques de redéfinir les statuts du GIEC, principal organisme gestionnaire de la population, avec l'objectif d'une gestion durable de la population. Objectif qui devient prioritaire, qui surpasse les aspects commerciaux et peut se résumer en 2 voies d'action :

1. Maintenir qualitativement et quantitativement la population en son coeur ;
2. Stopper la progression de la population sur de nouveaux secteurs selon des critères définis par le comité technique.

Sur ces principes, trois zones ont été définies, chacune bénéficiant d'une stratégie de prélèvement différente en accord avec nos connaissances sur la population et les ongulés en général (voir *e.g.*, CUGNASSE 2003) :

- Zone coeur de la population avec une gestion avant tout qualitative où la réalisation du plan de chasse se fera uniquement à l'approche pour permettre une sélection des individus, notamment ceux présentant des caractéristiques atypiques (pelage) rappelant l'origine hybride (mouton) et les mâles dont les cornes rentrantes blessent l'animal, le menant à une fin certaine ; évidemment en aucun cas la sélection doit se faire sur d'autres critères (anthropiques), sans fondement biologique, au risque de porter atteinte à la diversité génétique de la population et donc à sa capacité à s'adapter. Dans la mesure où il n'y a pas de différence de sex-ratio à la naissance chez cette espèce (**Article 6**), et a priori pas de différence de survie à l'âge adulte (CRANSAC *et al.* 1997a), nous conseillons un prélèvement avec une sex-ratio équilibrée. En outre, le tir sélectif des femelles cornues, caractéristique typique de la souche corse, devrait être proscrit. Le prélèvement pourrait quant à lui être structuré en trois classes : agneaux du printemps, adultes et animaux sénescents dans la mesure où il n'y a pas de difficulté à différencier les agneaux de l'année (**Articles 1 et 2**). La limite "animaux sénescents" n'est qu'à titre indicatif (voir en effet **Articles 1 et 2**) et ne devra concerner que les animaux qui apparaissent avoir "vécu" (courbure de l'échine, taille des cornes, morphologie faciale : arrête nasale, forme du museau voir CHAUVIÈRE 1978, CORTI *et al.* 1994). Le tir sera aléatoire et de sélection contre les atypismes parmi les animaux des deux premières classes. Cette structure permet de s'approcher d'un prélèvement type "prédateur" (CRÊTE *et al.* 1981, HARRIS *et al.* 2002) tout en satisfaisant la demande des chasseurs qui pourront

- être autorisés à faire un tir de récolte (trophée) parmi la dernière classe d'âge dans la mesure où la contribution reproductive des individus est alors en grande partie assurée. La répartition du prélèvement entre chaque classe d'âge pourra être définie à partir d'un modèle démographique et correspondre, par exemple, à la structure d'âge asymptotique (CASWELL 2000). Cette zone devra en outre faire l'objet d'un plan d'aménagement des milieux permettant à la fois de fidéliser le mouflon sur des habitats appétents pour éviter son extension et assurer l'équilibre entre l'effectif et les ressources. Il nous semble en effet préférable d'intervenir dans un premier temps sur l'habitat avant d'intervenir sur l'attribution au plan de chasse. Il ne faut cependant pas négliger cette possibilité qui doit permettre d'éviter de trop fortes concentrations locales à la fois néfastes pour l'habitat (*e.g.*, surpâturage voir BOUSSÈS & RÉALE 1996) et pour la qualité des individus (*e.g.*, transmission des agents pathogènes, densité-dépendance). Enfin les élevages ovins devraient être exclus de cette zone afin d'éviter tout problème d'hybridation (LUDDENI 1993) ;
- Zone périphérique où la réalisation du plan de chasse pourra se faire à l'approche et en battue. Dans cette zone aucun aménagement de l'habitat ne doit être fait en faveur du mouflon. La sex-ratio pourra être déséquilibrée en faveur des mâles (*e.g.*, tirs de 70% de femelles et 30% de mâles) afin de limiter l'expansion démographique de la population et notamment d'éviter l'installation de femelles et de leurs jeunes qui sont connus pour être fidèles à leur zone de naissance (DUBOIS *et al.* 1992, 1994, MARTINS *et al.* 2002). Le prélèvement pourra être différent en fonction de la période biologique : tirs de tous les individus présents pendant la période du rut, la zone périphérique ne devant pas devenir une zone de reproduction. Hors période de rut, les recommandations pour le choix des animaux à prélever pourront être les mêmes que pour la zone précédente. En effet, les animaux présents durant cette période sont probablement des individus se reproduisant au coeur de la population dont il ne faut donc pas altérer le patrimoine génétique (*e.g.*, femelles cornues). Que ce soit pour le coeur ou la périphérie, si des dégâts interviennent malgré tout, le prélèvement devra alors être sectorisé sur les zones à problèmes, pour éliminer les individus à l'origine des dégâts et éviter la propagation de ce comportement dans la population (*e.g.*, élimination de la femelle meneuse) ;
 - Zone d'exclusion avec une réalisation du plan de chasse uniquement en battue. Tous les animaux présents sans distinction morphologiques, d'âge ou de sexe sont prélevés. Comme pour la zone périphérique, tout aménagement (pierre à sel, épandage de maïs) susceptible de motiver le comportement exploratoire d'individu, et par imitation l'expansion de la population, sont à proscrire, notamment des zones sensibles (*e.g.*, vignobles).

Les modes de chasse (battue ou chasse à l'approche) permettent ici de disposer d'une batterie d'outils pour gérer spatialement et qualitativement la population en faisant varier le type de prélèvement. La réserve, qui est considérée par les gestionnaires comme

une zone source et de quiétude pour l'animal, sera incluse dans la zone coeur. Une autre problématique sera d'ailleurs à considérer à l'avenir : l'effet du dérangement, qu'il soit touristique ou lié à l'activité de la chasse, sur la population. Des travaux nous ont déjà apporté des indications : le dérangement modifie le comportement des animaux (*e.g.*, distance de fuite, MARTINETTO *et al.* 1998, MARTINETTO & CUGNASSE 2001) et la réserve peut alors servir de zone refuge (MAUBLANC *et al.* 1992). Nous avons mis en place un suivi d'animaux équipés de collier GPS pour répondre à cette problématique. Ce suivi devrait aussi nous permettre d'améliorer nos connaissances sur les facteurs structurant leur répartition spatiale, étape essentielle pour définir sur des bases biologiques les limites des 3 zones de gestion proposées. Le mouflon étant connu pour être organisé en sous-unités fortement structurées (MAUBLANC *et al.* 1994, MARTINS *et al.* 2002, KING & BROOKS 2003), ces limites devront s'efforcer de ne pas imposer des modes de gestion différents pour une même sous-unité (*e.g.*, limite qui passerait au milieu de la sous-unité). La réserve devra quant à elle être prioritaire dans les plans d'aménagement de l'habitat. Elle permettra en effet grâce à l'historique des suivis réalisés de mesurer l'évolution quantitative et qualitative de la population suite aux modifications apportées, tout en servant, dans une certaine mesure (voir **Article 8**), de zone témoin sans chasse. La réserve doit être avant tout une zone de recherches privilégiée pour l'étude de la population. C'est ainsi, plus qu'en servant de zone source pour la population et en cautionnant une gestion moins rigoureuse en périphérie (*i.e.*, il y aura toujours des mouflons donc pourquoi "gérer" en dehors?), que la présence d'une zone non chassée sur le territoire d'une espèce gibier nous semble pouvoir se justifier.

Nous avons mis en évidence au cours de cet Article, le potentiel des informations récoltées sur les animaux tués à la chasse. Les plans d'échantillonnages étaient évidemment fortement déséquilibrés, et les jeux de données souvent incomplets. Une centralisation à l'avenir de toutes les informations sur les animaux prélevés à la chasse serait profitable au suivi de la population (*e.g.*, fichier informatique commun aux détenteurs de droit de chasse). Un tel suivi devra en outre reposer sur une batterie d'indicateurs validés sur la population comme rendant compte de changements écologiques : poids, mensuration des trophées, suivi d'abondance. Les gestionnaires devront cependant rester conscients que l'utilisation de tels indicateurs est soumise à certaines contraintes, notamment d'analyse, pour qu'ils soient pertinents. Le poids des animaux tirés à la chasse a peu de sens s'il n'est pas corrigé par la date de tir, le sexe et l'âge des individus. Cela pourrait d'ailleurs être un axe d'échange avec les scientifiques qui de leur côté compléteront les connaissances sur la population grâce au suivi des animaux marqués. Juste retour des choses pour les gestionnaires qui apportent si souvent les données nécessaires à notre travail de recherche.

Enfin, cet Article souligne l'intérêt que peuvent avoir des informations qui n'avaient pas forcément été récoltées pour répondre à des questions précises, notamment celles que nous nous sommes posées. Sans tomber dans l'extrême inverse, nous conseillons à l'avenir, que ce soit à la chasse, et encore plus sur les animaux marqués, de récolter le maximum

d'information une fois l'animal en main, surtout au vu de la difficulté à les capturer (**Article 5**). Les gestionnaires demandent des méthodes simples, il est donc légitime qu'ils se limitent à un certain nombre d'indicateurs valides. Il nous paraît par contre essentiel que le maximum d'informations susceptibles d'améliorer notre connaissance de la population soient récoltées dans le cadre de protocoles scientifiques. Il aurait ainsi été particulièrement profitable de disposer de mesures biométriques autres que le poids sur les animaux capturés, et notamment la longueur et l'écartement des cornes chez les mâles. Étant donné qu'une forte pression de capture existe depuis 2003 hors réserve, ce type d'informations nous aurait permis de disposer d'un échantillon de données plus aléatoires que celles récoltées sur les animaux sélectivement prélevés pour leur trophée. Ces mesures auraient aidé à distinguer l'effet de la chasse sélective et de la fermeture de l'habitat en comparant les valeurs obtenues entre les zones chassées et la réserve. Des prélèvements de tissus sur les animaux capturés auraient quant à eux permis en parallèle une analyse génétique de l'évolution de la "qualité" des animaux (*e.g.*, hétérozygotie, voir HARRIS *et al.* 2002, COLTMAN *et al.* 2003).

7.3.6.4 Avenir de l'espèce et quelques perspectives de recherches

Le mouflon méditerranéen est aujourd'hui suffisamment abondant et distribué en France continentale pour satisfaire la demande cynégétique nationale (CUGNASSE 2003). Se pose cependant la question du maintien de populations dont les caractéristiques biologiques (phénotypiques notamment) s'éloignent fortement du type originel. La question de ce maintien se pose d'autant plus que ces populations peuvent entrer en compétition avec les populations d'ongulés autochtones. En effet, si à l'époque de l'introduction des premiers mouflons les massifs n'étaient pas ou peu peuplés d'autres ongulés sauvages, la modification des activités humaines et le contrôle des plans de chasse ont conduit plus ou moins directement à un fort accroissement des populations d'ongulés ces vingt dernières années (GILL 1990, MAILLARD *et al.* 1999). Nos connaissances sur la compétition interspécifique entre mouflons et autres ongulés sont faibles. Il semble cependant que celle-ci puisse exister (HEROLDOVA & HOMOLKA 2001). Le mouflon pourrait d'ailleurs s'avérer un redoutable compétiteur, face au chamois par exemple, au vu de ses caractéristiques reproductives, notamment chez les populations les plus hybridées (**Article 6**), et de la grande adaptabilité de son régime alimentaire.

Le maintien de telles populations ne se justifierait à notre avis que d'un point de vue cynégétique et éventuellement économique à travers l'activité touristique que ces populations peuvent susciter. Par contre le maintien, voire le développement de populations dont l'origine uniquement corse est établie nous paraît tout à fait envisageable. Un tel développement supposera cependant que l'espèce n'entre pas en compétition avec la faune autochtone et participe au développement des régions naturelles qui l'abritent (WILLIAMS *et al.* 2002), élément indispensable à son intégration locale. Même si la population du Caroux-Espinouse est en partie issue d'individus hybrides, ses caractéristiques génétiques

(MONTGELARD *et al.* 1994), phénotypiques, ainsi que l'habitat rencontré se rapprochent fortement des populations corses (GINDRE 1979), et constitue à ce titre un laboratoire naturel de référence. Les conditions locales de travail, d'observation et une population importante ont permis d'avoir une approche globale de la dynamique de cette population. Il s'agissait d'un prérequis nécessaire. Grâce à l'estimation des paramètres de survie et de reproduction obtenus dans les **Articles 6 et 9**, il sera notamment possible de compléter notre travail par une modélisation de la démographie de cette espèce. Les modèles utilisés (voir *e.g.*, LEBRETON 2005) permettront de dériver des mesures de gestion adaptées aux problématiques locales et à l'exploitation de l'espèce par la chasse (quotas de chasse, structure en âge et en sexe dans les 3 zones définies précédemment), mais aussi d'apporter des éléments techniques pour la gestion des populations naturelles de Corse.

Un travail plus spécifique, concernant directement les populations corses, nous semble maintenant pouvoir être mené à bien en bénéficiant de la maturité technique des suivis mis en place sur la population du Caroux-Espinouse (**Article 1 à 5**). Cette approche sera indispensable si l'on souhaite comprendre la faible productivité de ces populations (DUBRAY 1988, MATTEI 2006) et proposer des mesures de gestion adaptées. Seule l'estimation de l'âge exact, animal en main, reste un défi de taille mais ô combien important pour comprendre le fonctionnement démographique de ces populations.

Parallèlement aux suivis des populations originelles, un suivi à plus grande échelle des caractéristiques génétiques des populations de mouflons devrait voir le jour. Nous n'avons cessé de parler d'hybridation entre mouflons et différentes espèces d'ovins domestiques ou sauvages, mais à chaque fois sur la base de la littérature et avec très peu de références à des études génétiques (voir cependant MONTGELARD *et al.* 1994). Une étude générale retraçant sous forme d'arbre phylogénétique les affinités et les différences entre populations nous paraît être indispensable pour les études futures, étant données les potentielles conséquences de l'hybridation de l'espèce, sur son patron de reproduction notamment (**Article 6**). Il pourrait d'ailleurs être intéressant de considérer le rôle de l'hybridation sur d'autres THV comme les variations de couleurs du pelage (robe "isabelle", "pie", CORTI *et al.* 1994) afin de déterminer s'il existe des différences de valeur sélective entre les phénotypes rencontrés. Chez le chat domestique par exemple le phénotype "pelage orange" est associé à des animaux plus lourds et plus agressifs ce qui constitue un avantage pour ces individus lorsque le système d'appariement dominant dans la population est la polygynie (PONTIER *et al.* 1995). Une étude génétique de l'hybridation permettrait en outre d'apporter plus de lisibilité quant à la dénomination scientifique des mouflons méditerranéens (voir **Chapitre 1**). Dans le cas de la population du Caroux-Espinouse, un suivi génétique s'avère dans tous les cas indispensable pour confirmer le rôle de la chasse sélective sur les changements phénotypiques observés (cornes des mâles et des femelles).

Enfin, un ensemble d'informations disponibles sur la population du Caroux-Espinouse restent à valoriser. Il existe notamment de nombreuses observations (> 20 000) plus ou moins ponctuelles récoltées depuis 1981, où pour chaque groupe observé la date, la

composition en sexe, la taille et la localisation sont au minimum disponibles (voir les travaux académiques d'AUVRAY 1983, BON 1991, MARTINETTO 1995, CRANSAC 1997, FAUDOT 2003, BABSKI 2004). Ces observations pourront notamment être utilisées pour étudier la ségrégation spatiale et sexuelle chez cette espèce. En effet, si ces aspects ont fait l'objet de plusieurs travaux dans cette population (*e.g.*, BON 1991, BON *et al.* 1993b, DUBOIS *et al.* 1993, CRANSAC & HEWISON 1997, CRANSAC *et al.* 1998), aucune étude n'a considéré le rôle des cornes chez les femelles, des zones chassées et non chassées (*e.g.*, réserve), ou bien encore l'impact de la fermeture du milieu et de la chasse sélective. Dans ce contexte, le développement de nouveaux outils statistiques devrait faciliter ces investigations (voir *e.g.* BONENFANT *et al.*, données non publiées), tout comme les outils aujourd'hui disponibles pour l'analyse de données spatiale pourrait permettre de mieux comprendre l'évolution de l'aire d'extension de cette population (*e.g.*, CALENGE 2005). Enfin des données concernant la chronologie de la reproduction sont disponibles sur quatre zones distinctes du massif aux influences anthropiques et écologiques contrastées.

7.4 The effects of severe drought on mouflon lamb survival (Article 9)

Abstract. The mouflon population of Caroux-Espinouse, southern France, inhabits a highly seasonal area with dry summers. We monitored summer lamb survival during a severe drought in 2003, from early June to late August. The survival of 35 radio-tagged lambs over nine two-week periods was strongly affected by the timing of rainfall. Survival depended on the amount of rainfall recorded at a given 14 day period and in the previous 14-21 day period. Survival was not influenced by the exceptionally high mean daily temperature recorded during some periods. Male lamb survival (0.68) tended to be less than female survival (0.81), although not significantly, possibly because of a low sample size. The high lamb mortality (25.7%) recorded during a four-month period is much higher than previous estimates of first-year mortality (less than 10%). We recommend accounting for climatic variation in summer when studying the population dynamics of ungulates.

Garel Mathieu, Loison Anne, Gaillard Jean-Michel, Cugnasse Jean-Marc & Maillard Daniel. 2004. The effects of a severe drought on mouflon lamb survival. *Proceedings of the Royal Society of London Series B (Suppl.)* 271, S471-S473.

7.4.1 Introduction

Ungulate mortality is usually a result of either predation (LINNELL *et al.* 1995) or starvation (SÆTHER 1997), often interacting with population density or climate variation (GAILLARD *et al.* 2000b). In predator-free environments, several life-history traits such as body weight, fecundity or survival vary in relation to the variation in local or global climate (e.g. COULSON *et al.* 2000). Among large mammals, survival from birth to 1 year of age is the most sensitive vital rate for variation in weather and density (review in GAILLARD *et al.* 2000b). However, the timing of juvenile mortality may differ from that for the other age classes and depend more on the seasonal variation in the environment. Whereas most studies on ungulates document a strong impact of severe winters on juvenile survival in highly seasonal environments (e.g. LOISON *et al.* 1999d, COULSON *et al.* 2001), others suggest that spring-summer may also be a critical period, in some cases being even more important than winter (SÆTHER *et al.* 1996, GAILLARD *et al.* 1997a). We document a die-off among lambs of mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) during the severe drought experienced in southern Europe in summer 2003. More specifically, based on the monitoring of 35 radiotagged lambs, we addressed the following two questions. (i) Was the timing of lamb mortality synchronized with the timing of the drought? (ii) Was there any between-sex difference in lamb mortality rate?

7.4.2 Material and Methods

7.4.2.1 Study area

The study site is on the southeastern border of the Massif Central, in southern France. The population of mouflons inhabits the Caroux- Espinouse massif (43 ° 40'N, 3 ° 0'E; elevation 150-1124 m). Weather conditions are variable because of the influence of three climatic regimes (oceanic, mediterranean and mountain), with hot dry summers (average precipitation 115 ± 11 mm, mean daily temperature 17 ± 0.1 ° C in July-August at 850 m), wet autumns and fairly cold winters.

7.4.2.2 Data collection

Between 6 May and 6 July 2003, 19 male and 16 female lambs were trapped, weighed ($n = 31$), individually marked with a radio transmitter-collar (Biotrack) and released. Radio-collars were fitted with a mortality sensor set at 4 h to recover the collars and investigate the causes of death. Radio-tagged lambs were checked at least once a week (66 days of radio-tracking for 120 days of study). Carcasses that were sufficiently well preserved to determine cause of death were necropsied. Mouflons (mainly adults, 4 years or older, harvested from early September to late February) were also weighed to the nearest 0.5 kg with a spring scale.

7.4.2.3 Climatic variables

Daily rainfall and mean daily temperature were obtained from Météo France weather stations, located in the western part of the study area : Cambon et Salvergues (CS) and Fraïsse sur Agoût (FA). CS and FA records were available from 1988 to 2003 and from 1976 to 2002 for rainfall, and from 1999 to 2003 and from 1990 to 2002 for temperature. The mean difference between FA and CS was 0.60 ± 0.02 ° C for mean daily temperature and 1.21 ± 0.10 mm for daily rainfall.

To assess the range and magnitude of the drought in 2003, we estimated a summer drought index, calculated as the daily rainfall minus twice the mean daily temperature (GAILLARD *et al.* 1997a). We then plotted the mean (\pm s.d.) of daily summer drought indices recorded for 1990-2002 at FA against the daily summer drought index from CS for 2003.

7.4.2.4 Statistical analyses

We estimated lamb survival (denoted by Φ in the following) over two-week periods, using capture-mark-recapture models. The study period extended from the first capture (6 May) to the end of the summer drought (28 August, see § 3), or nine 14 day periods (5 May to 7 September). Based on the monitoring of the radio-tagged animals, we knew whether each lamb survived or died within every twoweek interval. The day of death was

estimated based on the state of the carcass. We used the staggered entry models (POLLOCK *et al.* 1989), because captures lasted over several weeks. We tested for the effects of lamb sex, time, trap date and climatic variables (drought index, precipitation and temperature at CS). Because there could be a time delay between drought and death, we tested for the effects of climatic variables in the current 14 day period, and from the previous 7 day periods (see Tab. 7.15). All analyses used Mark 3.2 (WHITE & BURNHAM 1999).

Model selection was based on the corrected Akaike Information Criterion (AICc) with a second-order adjustment of the AIC to correct for small-sample bias (BURNHAM & ANDERSON 1998). The mostparsimonious model (*i.e.*, lowest AICc) was selected as the best model. When the difference in AICc between two models was greater than 2, we concluded that the models were different, and when the difference was less than 2 we kept the model with the least number of parameters (BURNHAM & ANDERSON 1998). We used likelihoodratio tests among nested models to test specific hypotheses (LEBRETON *et al.* 1992).

We compared between-sex differences in lamb body mass (after accounting for differences of date of capture), and the mean adult body mass recorded during the three last hunting seasons, with that recorded in 2003-2004 after the drought period using one-way ANOVAs.

7.4.3 Results

The exceptional drought of 2003 occurred between 3 June and 28 August, when the summer drought index was above the range of values recorded between 1990 and 2002 (Fig. 7.20). In 2003, rainfall between June and August (52.8 mm) was less than one-third of the average June-August rainfall in 1976-2002 (184.1 ± 17.0 mm), whereas the mean daily temperature (20.0 ± 0.3 °C) was approximately one-third higher than the average (16.0 ± 0.1 °C) in 1990-2002. The pattern of rainfall during the nine 14 day periods of study differed from that recorded between 1976 and 2002 (see Fig. 7.21).

Capture date did not influence lamb survival (Φ . *vs.* Φ_{date} : $\chi^2 = 2.31$, d.f. = 1, $P = 0.13$). As expected, lamb survival varied over time (Φ . *vs.* Φ_t : $\chi^2 = 21.17$, d.f. = 8, $P = 0.007$). All mortalities occurred within one month, between 18 June and 25 July (Fig. 7.20). Median mortality date was 14 July (± 12 days). Starvation was the underlying cause of death of the two dead lambs autopsied.

During the study period, six males (32%) and three females (19%) died, but survival rates did not differ statistically between sexes (Tab. 7.15). As expected in dimorphic ungulates, male lambs tended to be heavier than female lambs at a given date of capture (9.2 ± 0.4 kg and 7.7 ± 0.5 kg on 2 June, $F_{1,27} = 3.72$, $P = 0.06$). Models with the lowest AICc included the amount of rainfall recorded during the current interval and during the previous 14-21 day period. For clarity, we chose to report estimated parameters of model Φ_{14days} . Rainfall had a positive effect on lamb survival (logistic slope = 0.14, 95%CI : 0.05–0.23; Fig. 7.21). Models that included the effects of temperature or the summer

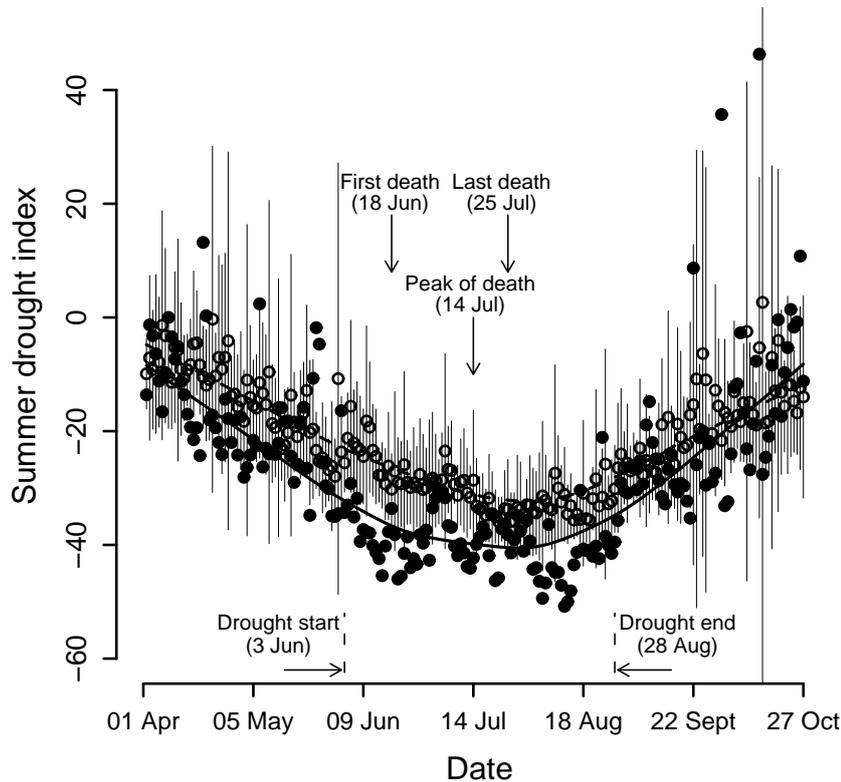


FIG. 7.20 – Mean daily summer drought indices (\pm s.d.) recorded between 1990 and 2002 (normal years, open circles and vertical segments) and in 2003 (drought year, filled circles) from 1 April to 27 October. The summer drought index was estimated as $Pr - 2T$ where Pr and T are precipitation (millimetres) and mean daily temperature (degrees Celsius), respectively (see GAILLARD *et al.* 1997a). The fitted locally weighted regression for each dataset is shown (smooth span = 0.4, normal years, dashed line; drought year, solid line). Peak of death was calculated following CAUGHLEY & CAUGHLEY (1974). One value was an outlier in 2003 and was not reported for the sake of clarity.

drought index had much higher AICc than models including rainfall only (Tab. 7.15).

During the three previous hunting seasons, adult females and males (females : 18.9 ± 0.8 kg, $n = 40$; males : 30.9 ± 0.6 kg, $n = 89$) were heavier than during the season after the drought (females : 17.0 ± 0.6 kg, $n = 13$; males : 27.0 ± 0.7 kg, $n = 46$; $F_{1,184} = 19.35$, $P \leq 0.001$). The decrease was similar for both sexes (-3.4 ± 0.8 kg, $F_{1,184} = 1.46$, $P = 0.23$).

7.4.4 Discussion

First-year survival of ungulates has been repeatedly reported to depend on spring rainfall (e.g. OWEN-SMITH 1990, GAILLARD *et al.* 1997a, PORTIER *et al.* 1998), but rarely on summer drought (SÆTHER *et al.* 1996). Moreover, few studies have analysed the influence of the timing of rainfall upon juvenile survival within a given cohort. We found that the

TAB. 7.15 – Modelling summer lamb survival (Φ) of the Caroux-Espinouse mouflon population during the summer drought of 2003 in relation to sex (Φ_{sex}), time (Φ_t), and climatic conditions (precipitation, mean daily temperature, mean daily summer drought index - calculated as rainfall minus twice mean daily temperature; see GAILLARD *et al.* 1997a). (We tested for the effects of the climatic variables of the current two-week period (t), and previous 7 day periods. For the best models, we report (in parentheses) the AICc of a corresponding model without considering the current two-week period. “+”, additive effect; “×”, interaction between factors; the number of days of weather records before the current interval are indicated by subscripts. The selected models (lowest AICc) are in bold.)

Biological hypothesis	Models	AICc	
Sex effect	Φ_t	71.19	
	Φ_{t+sex}	72.65	
	$\Phi_{t \times sex}$	90.14	
Timing effect of climatic conditions			
	<i>rainfall effect</i>	Φ_t	65.50
		Φ_{7days}	63.57
		Φ_{14days}	57.34 (61.93)
		Φ_{21days}	58.68 (63.22)
		Φ_{28days}	66.25
	<i>summer drought index effect</i>	Φ_t	73.38
		Φ_{7days}	75.52
		Φ_{14days}	74.31
		Φ_{21days}	74.02
		Φ_{28days}	74.66
	<i>temperature effect</i>	Φ_t	77.10
		Φ_{7days}	76.57
		Φ_{14days}	75.93
		Φ_{21days}	75.54
Φ_{28days}		75.39	

amount of rainfall in the current interval of study, and in the two to three previous weeks, had an immediate positive effect on mouflon lamb survival in a drought year. Our data suggest a short-term and immediate effect of rainfall on lamb survival, with a probable cumulative effect which explains that the last death recorded occurred approximately one month before the end of the drought. Although temperature was much higher in 2003 compared with 1990-2002, only rainfall influenced summer lamb survival. Lamb mortality was therefore more likely to have been caused by the negative effects of water shortage on food biomass and quality, and therefore on animal condition, rather than by heat stress. The decline of mouflon body mass after the drought and the underlying cause of lamb death support this interpretation.

The lack of between-sex difference in summer survival in our population was consistent with previous observations on the long-term study of collared animals (CRANSAC *et al.* 1997a; $n = 346$), but contrasts with the higher survival of young females reported during

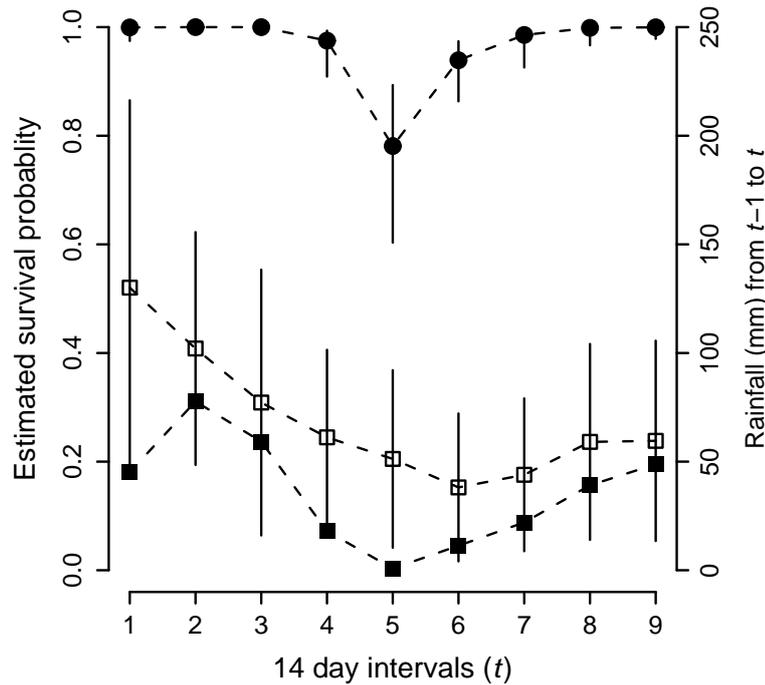


FIG. 7.21 – Estimated summer lamb survival (with 95%CI, filled circles) of Caroux-Espinouse mouflons from the selected model Φ_{14days} (see Tab. 7.15) between 5 May and 7 September (nine 14 day intervals, t) during the severe drought of summer 2003. Rainfall corresponds to the total amount of precipitation (millimetres) recorded from $t-1$ to t in 2003 (filled squares) and between 1976 and 2002 (open squares, \pm s.d.).

periodic food shortage in the Kerguelen archipelago (BOUSSÈS *et al.* 1994), and in other highly dimorphic and polygynous ungulates (see, for example, LOISON *et al.* 1999d), especially during stress periods (see, for example, CLUTTON-BROCK *et al.* 1985). The absence of between-sex differences in early survival of mouflon, despite a marked tendency for males to die more than females, is probably due to our small sample size.

The low survival rate recorded for both sexes over nine two-week intervals contrasts with the low first-year mortality reported in this population from collared lambs during previous years ($\Phi_{male} = 0.92 \pm 0.42$, $\Phi_{females} = 1$ between 1986 and 1993; CRANSAC *et al.* 1997a). By contrast, none of the adults radio-monitored throughout summer 2003 died ($n = 13$). Lambs allocate the greatest part of their energy to growth and, having less body reserve than adults, are more likely to die from starvation when environmental conditions become harsh. These results demonstrate that the first months after birth are a critical period in the life history of ungulates (SÆTHER 1997, GAILLARD *et al.* 2000b). As the European climate becomes warmer and drier than it has been in the past (HURRELL 1995), we recommend considering variation in summer climatic conditions when assessing the population dynamics of ungulates.

7.4.5 Addendum

7.4.5.1 Un coup de malchance ?

Une question essentielle pour la gestion de la population du Caroux-Espinouse est de savoir dans quelles mesures le phénomène observé en 2003 est “anormal”. Nous avons vu au cours de cet Article, que le patron de précipitations était très différent de ce qui été connu depuis 1976 (Figs. 7.20 et 7.21). Si l’on s’intéresse individuellement aux années de la période 1988-2005, outre la forte variabilité inter-annuelle, on constate qu’un faible niveau de précipitations durant la période la plus sèche n’est pas un phénomène unique : en 1989 et en 2004 le niveau de précipitations était encore plus faible que celui de 2003 (Fig. 7.22). En 2005, la sécheresse enregistrée s’est traduite lors du suivis des jeunes de l’année par une mortalité de 19% (entre le 8 juin et le 9 août, 7 cadavres retrouvés sur 42 animaux), une fois encore bien supérieure à la survie annuelle enregistrée précédemment chez cette espèce (plus de 90%, CRANSAC *et al.* 1997a). Ce résultat contribue à mettre en évidence le rôle critique de la sécheresse estivale sur la dynamique de cette population.

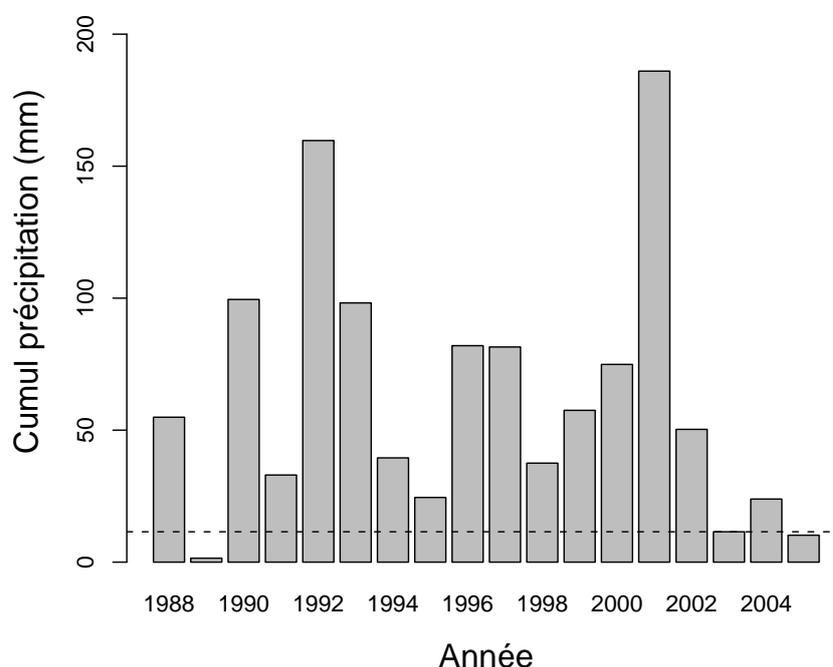


FIG. 7.22 – Précipitations cumulées (mm) enregistrées sur le massif du Caroux-Espinouse (station Météo France de Cambon et Salvergues, alt. 900 m) du 15 juin au 31 juillet de chaque année, période 1988-2005.

7.4.5.2 Les causes de mortalité : informations complémentaires

Depuis 1995 un suivi de la mortalité des animaux est effectué par le personnel de terrain, les partenaires locaux et les différents utilisateurs du massif (agriculteur, chasseur, randonneur). Il a été demandé qu'une fiche de signalement (*e.g.*, âge, sexe, localisation, cause de la mort) soit complétée pour chaque cadavre découvert. Nous disposons ainsi de 138 observations d'animaux morts naturellement depuis 1995. L'analyse de telles données nécessite certaines précautions. Il y a notamment un problème d'échantillonnage non aléatoire de la mortalité : les cadavres des jeunes disparaissent plus rapidement que ceux des adultes, et ceux des femelles sont plus difficilement identifiables que ceux des mâles pour lesquels le trophée constitue un indice évident. Dans la mesure où l'on est conscient de ces limites, il est malgré tout possible d'obtenir un certain nombre d'indications, à moindre frais comparé au suivi des animaux marqués, sur le patron de mortalité de cette espèce. Nous avons ainsi différencié les agneaux des adultes et n'avons conservé que les individus dont le cadavre était entier. Nous mettons alors en évidence chez les adultes une survie des mâles plus faible que celle des femelles. Chez les agneaux, pour qui l'échantillon disponible est cependant très faible, il n'y a aucune différence de survie entre les sexes. Le premier résultat est contraire à celui obtenu par CRANSAC *et al.* (1997a) qui n'ont pas mis en évidence de différence de survie entre mâles et femelles chez les animaux marqués suivis entre 1986 et 1994. Les auteurs suggèrent alors que le milieu est suffisamment favorable pour compenser le coût du dimorphisme sexuel (voir aussi TOÏGO *et al.* 1997, TOÏGO & GAILLARD 2002). **L'Article 8** semble cependant indiquer le contraire : la dégradation du milieu est un fait évident, au moins depuis 1956. Dans ces conditions, on s'attendrait à ce que la survie des mâles soit plus faible. En effet, chez les espèces fortement dimorphiques (DST > 20%, RUCKSTUHL & NEUHAUS 2000), les mâles ont une demande énergétique absolue supérieure à celle des femelles à cause des contraintes allométriques (FAIRBAIRN 1997), des taux métaboliques plus forts (DEMMENT & VAN SOEST 1985) et de dépenses énergétiques plus importantes durant le rut (*e.g.*, CLUTTON-BROCK *et al.* 1982 chez le cerf). Les résultats obtenus ici chez les adultes vont dans ce sens. L'absence de différence de survie chez les agneaux est quant à elle cohérente avec les résultats présentés dans cet Article, avec une fois encore une survie qui semble plus faible chez les mâles sans que la différence soit significative faute d'un échantillon suffisant.

TAB. 7.16 – Mortalité comparée des mâles et des femelles de mouflon de la population du Caroux-Espinouse à partir de la découverte de cadavres.

Age	Mâles	Femelles	Pvalue
Agneau	15	10	0.42
>Agneau	47	24	0.009

Lorsque l'on considère les principales causes de mortalité établies pour 50 cadavres,

dans 24% des cas il s'agit de chute et dans 22% de prédation par des chiens (voir aussi RIGAUD 1985, HADJISTERKOTIS & BIDER 1992). Pour 12% des cas, la mortalité est liée à la présence de cornes chez les mâles (*e.g.*, pendaison dans la végétation, accrochage entre mâles durant le rut), le reste des cadavres étant principalement constitués (32%) d'animaux en état de misère physiologique (*e.g.*, animaux cachectiques, malades). Les cadavres dont on connaît la localisation ($n = 124$) sont d'ailleurs le plus souvent retrouvés au bord d'un ruisseau (36%), probablement lié au mauvais état physiologique de l'animal (*e.g.*, déshydratation).

Comme l'avait déjà montré CUGNASSE (1988, 1992) (analyse basée sur des données avant 1992), la mortalité des mâles liée à leurs cornes est loin d'être négligeable. Elle a aussi bien pour origine les causes précédemment citées que le fait de cornes rentrantes (dans le cou) qui blessent l'animal, favorisant les infections et une mort certaine à plus ou moins long terme. Si l'on retire de l'analyse les mâles morts de cette façon, la différence de mortalité n'est plus significative entre mâles et femelles ($n_{mâles} = 39$, $n_{femelles} = 24$, $P = 0.08$), bien que cette différence reste malgré tout "statistiquement probable". L'embroussaillage du milieu et la sélection par la chasse de trophées plus serrés seraient donc susceptibles d'affecter négativement la probabilité de survie des mâles.

7.4.5.3 Quelques pistes de recherche

Comme dans l'**Article 8**, différentes pistes de recherche pourraient être exploitées à l'avenir. Les développements récents des méthodes CMR (*e.g.*, LEBRETON *et al.* 1999, PRADEL 2005) pourront d'ailleurs permettre d'exploiter le suivi des animaux marqués malgré les problèmes méthodologiques liés à la perte des marques. Il serait alors particulièrement intéressant d'étudier les effets sur la survie :

1. de la saisonnalité annuelle (hiver/été) ;
2. de la chasse. Le prélèvement effectué augmente la proportion de jeunes mâles dans la population ce qui devrait augmenter leur investissement reproducteur et donc diminuer leur survie (**Article 7**, GEIST 1971, MURPHY *et al.* 1990, SINGER & ZEIGENFUSS 2002) ;
3. le rôle de la fermeture du milieu (densité-dépendance) ;
4. de la présence de cornes chez les femelles afin d'apporter des éléments de réponses quant à la diminution de ce caractère même pour des sous-unités où les femelles ne subissent aucune pression de chasse (**Article 8**) ;
5. du sexe. CRANSAC *et al.* (1997a)⁷⁶ rejettent l'hypothèse que la survie des mâles et des femelles est différente malgré le coût du dimorphisme pour les mâles en considérant le milieu comme suffisamment favorable (voir TOÏGO & GAILLARD 2002 pour une discussion à ce sujet). La dégradation observée de l'habitat depuis un demi siècle (**Article 8**), le changement de régime alimentaire vers des espèces éloignées

⁷⁶Ils analysent dans leur étude les données récoltées entre 1986 et 1994.

- de l'optimum trophique de l'animal (CRANSAC *et al.* 1997b) et l'existence de sécheresses estivales en pleine période de croissance des individus suggèrent pourtant le contraire. Une mise à jour s'impose donc et permettra de valider/infirmier ainsi les différences de survie entre sexes enregistrées, par contre, sur les cadavres découverts ;
6. du statut épidémiologique des animaux pour trois maladies abortives (salmonellose, fièvre Q et chlamydie, voir GAREL 2002b). En 2005, la forte mortalité enregistrée durant la période estivale, n'a concerné que des femelles (7 femelles mortes sur 22 captures), laissant suggérer un rôle potentiel des agents pathogènes liés à ces maladies. Les femelles sont probablement plus que les mâles concernées par ces agents pathogènes (PARDON *et al.* 1988, RODOLAKIS 1994, ROUSSET *et al.* 2001, JOURDAIN 2003), ce qui pourrait aussi expliquer pourquoi, malgré le dimorphisme sexuel, CRANSAC *et al.* (1997a) n'observent pas de différence de survie entre les sexes. Bien du travail en perspective !



Réhabilitation des habitats par brûlage dirigé sur le Plateau du Caroux. (Photo : Simon-Pierre Babski)

IV

Synthèse Générale - General Synthesis

Nous avons choisi au cours de ce mémoire d'aborder deux aspects de la dynamique des populations exploitées : la pertinence et les limites des techniques de suivi utilisées (**Articles 1 à 5**) et les conséquences biologiques de l'exploitation de ces populations et de l'environnement dans lequel elles évoluent (**Articles 6 à 9**). Nous avons choisi de travailler sur deux modèles contrastés, le mouflon méditerranéen et l'élan en Norvège, afin d'étudier les contraintes imposées par un environnement saisonnier aussi bien à une échelle locale (cas du mouflon, **Article 9**) qu'à l'échelle d'un pays (cas de l'élan, **Article 7**).

Sans informations sur la validité des méthodes qui ont servi à la collecte des données, le biologiste peut se faire une idée fautive des mécanismes étudiés (WILLIAMS *et al.* 2002). Cette démarche est donc essentielle (Yoccoz *et al.* 2001) et nous est apparue comme la première étape indispensable à l'étude de la dynamique de populations exploitées. Nous avons choisi d'aborder ces problèmes chez le mouflon du Caroux-Espinouse qui, grâce aux suivis dont il fait l'objet depuis 1974, offrait un contexte pratique particulièrement adéquat. Chez cette espèce, la taille des cornes chez les mâles et la taille du masque facial blanc chez les femelles sont largement utilisées dans la littérature comme critères de reconnaissance à distance de l'âge sur le terrain (*e.g.*, PFEFFER 1967, TOMICZEK 1989, LUDWIG & PEUKERT 1992, CIUCCI *et al.* 1998). Bien que certains auteurs aient souligné la nécessité de valider ces critères (BON *et al.* 1991, BOUSSÈS & RÉALE 1994), la plupart des études les utilisent avec très peu de modifications (voire aucune) des schémas de reconnaissance anciennement établis. Notre travail a permis de mettre en évidence que les critères morphologiques utilisés sont fortement variables entre individus et d'une population à l'autre (**Article 1**). Ils sont dans ces conditions de mauvais indicateurs de l'âge et ne peuvent que conduire, comme nous le montrons dans **l'Article 2**, à des fort taux d'erreurs lors de l'estimation de l'âge des animaux sur le terrain (observations d'animaux marqués agneaux et donc d'âge connu).

Sur la base de ces travaux (**Articles 1 et 2**), seules deux classes d'âge (agneaux, mâles et femelles adultes) pourraient être distinguées sans erreur lors des observations. Cette alternative n'est cependant pas satisfaisante car l'âge est un paramètre essentiel pour comprendre la dynamique des populations (*e.g.*, FESTA-BIANCHET *et al.* 2003). Nos résultats remettent donc plus généralement en question le problème de son estimation chez le mouflon. Outre l'utilisation de critères bien définis validés sur un échantillon d'animaux d'âges connus dans la population étudiée, l'estimation devrait se focaliser sur une multiplicité de critères (forme de la tête, du corps en général, comportement, voir *e.g.*, CHAUVIÈRE 1978, PIEGERT & ULOTH 2005). C'est d'ailleurs un point de vue que nous défendons de manière plus générale en terme de gestion : utiliser une batterie d'indicateurs simples d'emploi pour voir si l'ensemble des résultats obtenus vont dans le même sens. Par extension, nos travaux sur l'âge remettent en question les nombreuses études qui auraient utilisé la longueur des cornes et la taille du masque facial sans les valider auparavant dans leur population. Ce problème ne concerne d'ailleurs pas que l'estimation de l'âge

(**addendum de l'Article 2**) ni uniquement le mouflon (voir *e.g.*, HEWISON *et al.* 1999).

Le suivi des variations d'effectif est un autre aspect important pour l'étude et la gestion d'une population (BUCKLAND *et al.* 2000, POLLOCK *et al.* 2002, WILLIAMS *et al.* 2002). En milieu accidenté, les méthodes utilisées, notamment celles basées sur la mesure de la distance entre l'observateur et l'animal (BURNHAM *et al.* 1980, BUCKLAND *et al.* 2004), sont difficilement applicables à cause du relief. Si des alternatives basées sur l'estimation d'indices d'abondance existent, elles ont essentiellement été validées en zone de plaine pour le suivi des populations de chevreuils (VINCENT *et al.* 1991). Nous avons donc abordé ce problème chez le mouflon (**Article 3**) et montré que le nombre d'animaux observés, soit sur un circuit avec plusieurs points d'observations disposés sur le haut du relief, soit le long d'un parcours aérien, pouvait rendre compte des variations d'abondance. Faute d'une estimation de référence de l'effectif de la population, comme celle obtenue par capture-marquage-recapture (POLLOCK *et al.* 1990), ces variations d'abondance ont été indexées par les variations du plan de chasse et l'existence d'une épizootie ayant affecté ponctuellement la survie des animaux (*e.g.*, -23% chez les mâles pour toutes les classes d'âge CRANSAC *et al.* 1997a). Adaptés à partir de méthodes principalement développées dans d'autres contextes (suivi de l'avifaune par station écoute BLONDEL *et al.* 1970 et suivi aérien des grands herbivores en zone de plaine CAUGHLEY 1974, JACHMANN 2002), nos résultats contribuent ainsi à apporter aux gestionnaires de nouveaux protocoles de suivis pour les ongulés en milieu accidenté (voir aussi TRACEY *et al.* 2005). Le suivi aérien s'est avéré dans notre cas, pour un même niveau de précision que le suivi terrestre, l'alternative la moins coûteuse.

La validité des deux méthodes de suivis utilisées repose cependant sur l'hypothèse que la détectabilité des animaux est constante aux échelles de temps et d'espaces considérées (POLLOCK *et al.* 2002). C'est une condition importante à laquelle nous avons porté une attention particulière (**Article 3**), notamment en incluant dans nos modèles les variables susceptibles d'influencer cette détectabilité (*e.g.*, température) et en proposant un protocole (voir CUGNASSE & GAREL 2003) permettant de contrôler au mieux ce problème. Cependant, aussi bien pour l'estimation de l'âge que pour les suivis d'abondance, les différences de compétence entre observateurs restent une importante source de biais. Peu d'études ont pourtant tenté d'en mesurer les conséquences (voir cependant CAUGHLEY 1974, DELORME 1989). Chez le mouflon, des observateurs expérimentés sont plus performants que des observateurs habitués à l'observation de la faune sauvage mais qui n'ont jamais observé cette espèce (**l'Article 4**). Les observateurs inexpérimentés sont par contre capables d'améliorer leur performance et ce dès la deuxième séance d'observations. Nos résultats démontrent la nécessité de contrôler pour les différences de performances entre observateurs lors des comptages pratiqués chez les ongulés. Ils montrent aussi l'intérêt à l'avenir de mettre en place des formations adéquates lors du recours à des volontaires, pratique largement utilisée à l'heure actuelle dans les suivis de la faune sauvage (BILDSTEIN 1998).

L'emploi de volontaires en lieu et place du personnel permanent va évidemment modifier l'évaluation financière des suivis d'abondance décrite dans l'**Article 3**, *i.e.*, diminuer les coûts de revient. L'hélicoptère reste cependant encore une meilleure alternative en milieu accidenté que les suivis terrestres (voir aussi pour un exemple en plaine chez le cerf élaphe et le cerf muet BENDER *et al.* 2003b). Il rend mieux compte des variations annuelles du plan de chasse, limite l'effet de l'observateur (1 seule personne intervient au lieu de 6), favorise la détection des animaux, facilite le déplacement de l'observateur sur le massif, et donc la sécurité, et limite l'implication logistique (**Article 3**). Il pourrait d'ailleurs probablement être avantageusement généralisé pour le suivi d'abondance d'autres espèces de taille moyenne évoluant en milieu de montagne (voir *e.g.*, TRACEY *et al.* 2005).

Pour conclure cette première partie "méthodologique" sur le suivi d'une population, nous avons fait part d'une expérience réussie de capture d'un agneau de mouflon à l'aide d'un rapace dressé (**Article 5**). Si le résultat peut sembler anecdotique, l'idée une fois encore est de montrer qu'il est possible, comme pour les indices d'abondance (**Article 3**), de mettre à profit pour le suivi d'une population des méthodes développées chez d'autres espèces (*e.g.*, Outardes houbaras *Chlamydotis undulata* gibiers SEDDON *et al.* 1999). Cette approche permet en outre de cibler le prélèvement sur une classe d'âge spécifique, contrairement aux méthodes classiques (telles que les cages pièges JORGENSON *et al.* 1991). Enfin, il est important de disposer d'un ensemble de méthodes permettant de marquer un plus grand nombre d'animaux et d'avoir des captures répétées des mêmes individus afin de prendre en compte, dans les études, le rôle de l'hétérogénéité individuelle (*e.g.*, **Article 2**). Contrairement aux données issues uniquement du tableau de chasse, on obtient alors un échantillon de la population probablement plus proche d'un prélèvement aléatoire. La multiplication des méthodes de captures permet ainsi de favoriser la représentativité de l'échantillon étudié (voir *e.g.*, COURCHAMP *et al.* 2000), limitant ainsi les risques de confusion d'effet dans l'interprétation biologique (MARTINEZ *et al.* 2005).

Les données récoltées sur les animaux tués à la chasse sont cependant aussi une importante source d'informations biologiques (voir les **Articles 1, 6, 7 et 8**), très utilisées à l'heure actuelle (*e.g.*, SOLBERG *et al.* 2002 en Norvège, CARRANZA *et al.* 2004 en Espagne). Par exemple, à partir de l'examen des tractus génitaux des femelles de mouflon, nous avons pu améliorer nos connaissances sur la biologie de la reproduction de cette espèce (**Article 6**) encore mal connue à l'état sauvage puisque les travaux précédents avaient porté sur des populations captives (BRIEDERMANN 1992) ou artificiellement nourries (NAHLIK 2001). Parmi les trois populations étudiées (deux populations alpines et celle du Caroux-Espinouse), les populations alpines avaient une performance reproductive beaucoup plus forte que celle du Caroux-Espinouse avec notamment une première reproduction très précoce (6 mois, au lieu d'1 an $\frac{1}{2}$), et des taux de gemellité parmi les plus élevés observés chez l'espèce (de 10.8% à 20.7% contre 2.5% dans la population du Caroux-Espinouse; voir aussi BOUSSÈS & RÉALE 1998). Nous avons expliqué ces différences sur la base de la qualité de l'habitat et de l'origine génétique des individus. La

sécheresse estivale est probablement une forte contrainte pour la croissance des agneaux dans la population du Caroux-Espinouse (voir aussi **Article 9**). En effet, alors que les animaux à l'âge adulte atteignent un poids identique dans les trois populations, les agneaux sont plus lourds dans les populations alpines expliquant probablement leur maturation plus précoce (SADLEIR 1969, SÆTHER & HEIM 1993, SAND 1996). Les différences dans le nombre de naissances gémellaires pourraient quant à elles s'expliquer par l'histoire génétique des populations : hybridations historiquement beaucoup plus importantes avec des ovins (domestiques et sauvages) dans les Alpes que dans la population du Caroux-Espinouse (**Article 6**, voir aussi **Chapitre 1**). La capacité à produire des jumeaux aurait ainsi été héritée dans les trois populations de l'histoire génétique des individus introduits, mais maintenue à plus haute fréquence dans les populations alpines (BOUSSÈS & RÉALE 1998). Plus généralement, nous croyons que la performance reproductive des populations considérées est le résultat d'interactions entre l'origine génétique des individus et les caractéristiques de leur environnement : l'origine génétique confère à l'animal une plasticité reproductive dont l'expression est influencée par les conditions environnementales (LAND 1978, BERGER 1982, HARVEY & ZAMMUTO 1985). Ce travail souligne en outre l'importance d'étudier à l'avenir les conséquences démographiques (*e.g.*, sur la survie) des caractéristiques génétiques des populations de mouflons.

La saisonnalité environnementale peut avoir des conséquences importantes sur les THV des animaux, et nous l'avons abordée chez l'élan à travers la comparaison du patron de croissance de 14 populations évoluant dans des biotopes contrastés (**Article 7**). Les animaux grandissent plus rapidement, plus longtemps et atteignent donc des tailles supérieures lorsque la saison de végétation est courte, ce qui rejoint les observations précédentes chez les mouflons alpins. Contrairement à ce qui est connu classiquement sous le nom de loi de Bergmann (*i.e.*, augmentation du poids dans les environnements froids, BERGMANN 1847), ce n'est ni la température ni toutes autres mesures climatiques de la saisonnalité environnementale qui permettent d'expliquer ce résultat, mais bien la phénologie de la végétation. Nous rejoignons l'explication de LANGVATN & ALBON (1986), en suggérant que les mécanismes en jeu font probablement intervenir la qualité et la digestibilité des ressources : une courte saison de végétation, typique des environnements alpins et arctiques, favorise le développement et le maintien d'une végétation de meilleure qualité (BLISS 1962, KLEIN 1965, VAN SOEST 1994). Or plus que la quantité, de faibles variations de la digestibilité et de la qualité de la nourriture ont des effets multiplicatifs sur la prise de poids chez les grands herbivores (WHITE 1983). Nous dépassons d'ailleurs dans ce travail le simple cadre de la croissance différentielle entre sexe pour montrer que lorsque la saisonnalité environnementale augmente le dimorphisme sexuel de taille (DST) aussi. En effet, chez les espèces polygynes et fortement dimorphiques, la sélection sexuelle impose aux mâles, mais non aux femelles, d'allouer leur énergie principalement dans la croissance (TRIVERS 1972, ANDERSSON 1994). Ceci explique pourquoi les mâles bénéficient plus que les femelles d'une augmentation de la qualité des ressources associée à une saison de végétation plus courte.

Malgré l'importance des différences de croissance entre les sexes sur les THV (STAMPS 1993, GAILLARD *et al.* 2000b), nous ne savions encore que peu de choses sur les facteurs susceptibles d'affecter le DST (LEBLANC *et al.* 2001) et nos résultats constituent donc à ce titre une avancée importante. De plus, les mécanismes discutés dépassent le cas des ongulés et devraient motiver à l'avenir des études comparatives (intra- et inter-spécifiques) englobant une large variété d'habitats pour décrire et expliquer le patron de variations du DST en fonction de la saisonnalité environnementale.

Nous avons déjà abordé précédemment avec l'exemple de la reproduction chez le mouflon les conséquences indirectes que l'Homme (hybridation et introduction de l'espèce dans un nouvel habitat (alpin)) peut avoir sur les THV des individus. Chez l'élan l'étude des facteurs influençant le DST a été menée plus avant, en considérant cette fois le rôle de la chasse (**Article 7**). En Norvège l'élan est soumis à une intense exploitation, qui concerne principalement les juvéniles et les mâles adultes, afin d'optimiser le rendement des prélèvements (SÆTHER *et al.* 2001). Cette stratégie a pour conséquence indirecte de diminuer la proportion de mâles adultes dans les populations. Depuis longtemps, de nombreux auteurs (*e.g.*, GEIST 1971) ont émis l'hypothèse que ce déséquilibre en faveur des femelles et des jeunes mâles entraînerait ces derniers à participer davantage à la reproduction. La conséquence de cette maturation sexuelle précoce serait alors d'influencer négativement leur croissance (MYSTERUD *et al.* 2002a). En montrant que la sex-ratio adulte affecte négativement le DST chez l'élan (*i.e.*, la croissance des mâles est affectée, mais pas celle des femelles), nos résultats apportent la première preuve du bien fondé de cette hypothèse pour des populations sauvages (voir MYSTERUD *et al.* 2003 pour une population captive de rennes). Un déséquilibre des structures d'âge et de sexe peut aussi retarder les naissances (NOYES *et al.* 2, HOLAND *et al.* 2003, SÆTHER *et al.* 2003). Ceci pourrait permettre d'expliquer pourquoi, dans notre étude, la sex-ratio affecte plus le DST dans les populations où la saison de végétation est courte (**Article 7**). Dans ces populations, un décalage des naissances priverait l'animal de ressources de qualité, nécessaires pour compenser la courte période de végétation, et aurait donc des effets plus importants sur la croissance de l'animal que pour des individus évoluant dans un environnement moins saisonnier. L'ensemble de ces résultats contribue à mieux comprendre l'évolution du DST (voir *e.g.*, SÆTHER & HAAGENRUD 1985a, STAMPS 1993, POST *et al.* 1999b) : les différences de tactiques de croissance entre les sexes imposées par la sélection sexuelle favorisent des réponses différenciées des mâles et des femelles aux facteurs écologiques, et ces facteurs écologiques vont de manière ultime déterminer le DST.

Au-delà des différents aspects fondamentaux d'écologie et de biologie évolutive abordés, notre travail (**Article 7**) avait pour originalité de considérer le DST sur la base du patron de croissance de chaque population, plutôt que d'étudier le poids des individus. En outre, en utilisant des mesures satellitaires pour décrire la phénologie de la végétation des habitats étudiés, nous avons contribué à promouvoir le remarquable potentiel de ces informations devenu récemment facilement accessibles aux biologistes (PETTORELLI

et al. 2005b). Grâce à ces informations, nous avons pu estimer la productivité de l'habitat et corriger par ce facteur les estimations de densités utilisées dans notre analyse comparative. Les variations de densité ne se sont cependant pas avérées pouvoir expliquer les variations géographiques du DST, apportant un exemple supplémentaire que les effets densité-dépendants interviennent principalement à forte densité chez les grands herbivores (FOWLER 1981). De manière plus générale, par exemple dans le cadre d'une étude comparative (voir ci-dessus), les données satellitaires seront particulièrement adaptées pour obtenir une mesure synthétique et identique de la saisonnalité environnementale sur de larges échelles de temps (> 10 ans) et d'espace (la terre).

Contrairement à l'élan, il n'y a pas chez le mouflon de déséquilibre de la structure de sexe dans la population que nous avons étudiée. Par contre, le mode de chasse pratiqué est une chasse au trophée qui se traduit par le prélèvement sélectif des plus beaux mâles et notamment ceux dont le phénotype se rapproche le plus des mouflons corses (grand trophée avec un large écartement des cornes). Les conséquences d'une chasse sélective chez les ongulés, n'ont que très récemment attiré l'attention des biologistes (HARRIS *et al.* 2002, COLTMAN *et al.* 2003, FESTA-BIANCHET 2003). Nous montrons (**Article 8**) pourtant que ce mode de prélèvement pourrait avoir conduit à des changements phénotypiques dans la direction opposée à la sélection pratiquée. Bien que nous ne disposions pas de mesures génétiques pour affirmer que la chasse est à l'origine de ces changements, nous mettons en évidence, sur la base des mensurations de trophée, une modification de la forme des cornes. Pour une même longueur, l'écartement de celles-ci diminue au cours de la période de suivi probablement suite aux prélèvements sélectifs des mouflons de phénotype corse. De plus, l'âge auquel un animal atteint un trophée conduisant à l'obtention d'une médaille (*i.e.*, > 184 points CIC⁷⁷) est passé (moyenne \pm ETM) de 6.6 ans (0.2) à 10.2 ans (0.1) ans, suggérant que la contribution génétique des animaux dont la croissance des cornes était rapide a été fortement réduite par leurs tirs sélectifs.

Nous montrons par ailleurs au cours de ce travail (**Article 8**) que les mensurations des trophées dans leur ensemble (circonférence, longueur, écartement, et diamètre), ainsi que le poids et la taille des mâles et des femelles, n'ont cessé de diminuer depuis les années 1970 (toutes classes d'âge confondues : de -10.7% à -46.3%). En plus des effets de la chasse sélective, la fermeture généralisée des habitats (-50.8% d'habitats ouverts), suite à la déprise pastorale a obligé les animaux à utiliser des ressources sous-optimales (CRANSAC *et al.* 1997b), pouvant ainsi expliquer les diminutions observées. C'est ce que nous avons démontré à travers une analyse spatio-temporelle du poids des animaux capturés en réserve, une zone où la chasse est proscrite. Si les conséquences de la perte de l'habitat ont été bien étudiées dans la littérature (FORMAN 1995, HANSKI 1999), nos résultats encouragent les gestionnaires à porter plus d'attention aux problèmes posés par une chasse sélective. Dans la mesure où les animaux atteignent à un relativement jeune âge des trophées désirables chez les ovins (GEIST 1971), le prélèvement sélectif d'un animal pourra

⁷⁷Conseil International de la Chasse.

avoir des conséquences évolutives beaucoup plus importantes chez ces espèces que pour celles où l'animal se reproduit activement avant de pouvoir faire l'objet d'une sélection à la chasse (FESTA-BIANCHET 2003).

Enfin si le mouflon n'a pas à affronter les hivers de Norvège, les conditions environnementales en milieu méditerranéen n'en sont pas moins limitantes comme nous le montrons dans l'**Article 9**. Le suivi longitudinal d'une cohorte de 35 agneaux nous a permis de mettre en évidence sur la période juin-août la relation positive entre précipitations et survie, alors que la température n'avait aucun effet. Dans la mesure où les cadavres autopsiés étaient dans un état cachectique, l'absence de précipitation a probablement affecté la survie en réduisant les ressources végétales disponibles. Bien que CRANSAC *et al.* (1997b) avaient souligné que l'hiver et l'été étaient les deux saisons limitantes au niveau ressources pour cette population ; leur étude annuelle sur la survie (CRANSAC *et al.* 1997a) n'avait pas considéré l'importance de cette saisonnalité. Le niveau de mortalité enregistrée s'est pourtant avéré largement supérieur (25.7%), durant la période de 4 mois considérée, à ce qu'ils avaient pu observer à l'échelle annuelle chez les agneaux (moins de 10%). Ce travail apporte ainsi une preuve supplémentaire du rôle du climat sur la survie juvénile durant la phase de croissance (GAILLARD *et al.* 2000b), probablement à travers ses effets sur les ressources (WHITE 2004). Ici, l'originalité est d'avoir analysé l'influence de la distribution des pluies sur la survie à une échelle de temps courte (2 semaines), et au sein d'une même cohorte. Dans la mesure où les changements globaux devraient conduire en milieu méditerranéen à des épisodes de fortes sécheresses de plus en plus fréquents (PAETH & HENSE 2005), beaucoup plus d'attention devra être portée à l'avenir à l'étude de la survie estivale.

L'Homme intervient de multiples façons sur la démographie des populations d'ongulés : à travers la chasse (**Articles 7 et 8**), l'hybridation (**Articles 6**) ou les caractéristiques de l'habitat (introduction dans un nouvel habitat (**Article 6**) ou modification du milieu par la déprise pastorale (**Article 8**)). Étudier ces effets en même temps que les autres contraintes densité-dépendantes et densité-indépendantes était l'un des objectifs de ce travail. SOLBERG *et al.* (1999) soulignaient en effet que si les conséquences démographiques de la chasse avaient fait l'objet de plusieurs études, très peu d'efforts avaient été consentis pour considérer l'ensemble des caractéristiques biologiques et écologiques susceptibles d'influencer le fonctionnement des populations exploitées. Comme nous allons le voir dans la dernière partie de ce mémoire, l'ensemble de ces résultats peut être replacé dans un cadre théorique et biologique beaucoup plus général permettant d'ouvrir notre propos sur différentes perspectives de recherches et de gestions.

We studied two aspects of the dynamics of harvested populations : the reliability and the limits of survey methods used to study these populations (**Articles 1 to 5**) and both biological consequences of harvesting and environmental constraints (**Articles 6 to 9**). We studied two contrasted species, the Mediterranean mouflon and the Norwegian moose, in order to assess constraints imposed by seasonal environments both at a local scale (mouflon, **Article 9**) and at a national scale (moose, **Article 7**).

Without information on the reliability of methods used to collect data, biologists may get a wrong idea of mechanisms studied (WILLIAMS *et al.* 2002). Thus, obtaining information about the reliability of the data is strongly recommended, and should preferably be the first stage of a study of population dynamics (YOCOZ *et al.* 2001). We dealt with this aspect by using the mouflon population located in the Caroux-Espinouse massif, which has been monitored since 1974, and thus provides an adequate framework for such a study. In this species, horn size in males and white facial mask size in females are morphological characteristics commonly used as age criteria from observations in the field (*e.g.*, PFEFFER 1967, TOMICZEK 1989, LUDWIG & PEUKERT 1992, CIUCCI *et al.* 1998). While some authors have emphasized the importance of validating such criteria (BON *et al.* 1991, BOUSSÈS & RÉALE 1994), most studies use them with few modifications if any. However, our work shows that the morphological criteria used are highly variable between individuals and populations (**Article 1**). Under these conditions, they are poor indicators of age and may lead, as we show in **Article 2** (using observations of animals trapped as lambs and, thereby, of known age), to high error rates in age determination of mouflon in the field.

Our results (**Articles 1 and 2**) suggest that only two age classes could be distinguished without error (lambs, adult males and females) from observations in the field using the criteria mentioned above. However, given that age structure is essential for understanding population dynamics (*e.g.*, Festa-Bianchet *et al.* 2003), using two age classes is not satisfactory. Our results thus emphasize more generally the problem of age determination in mouflon. In addition to using well-defined age criteria validated on a sample of known-age animals from the studied population, age determination should be based on a combination of criteria (head and body shape, behaviour, see *e.g.*, CHAUVIÈRE 1978, PIEGERT & ULOTH 2005). Moreover, this is an approach that we advise for wildlife management : several simple biological indicators should be investigated to confirm that they lead to the same result. Finally, our results on age determination question studies that have used horn size and facial mask length in their population without assessing their validity. This problem is neither restricted to age determination (**addendum of Article 2**) nor to mouflon (see *e.g.*, HEWISON *et al.* 1999).

Monitoring population abundance is another important aspect of wildlife management (BUCKLAND *et al.* 2000, POLLOCK *et al.* 2002, WILLIAMS *et al.* 2002). Methods used, such as ones based on distance sampling (*e.g.*, line transect, BURNHAM *et al.* 1980, BUCKLAND *et al.* 2004), are not well suited to 3D areas such as mountains. While alternatives based on abundance indices are available, these are mainly validated for plain areas for the

study of roe deer populations (VINCENT *et al.* 1991). We therefore assessed this problem in mouflon (**Article 3**). We show that animal censuses, either from foot transects located on the top of hills, or from an aerial transect (helicopter), account for variations in population size. Without reference estimates of population size, for instance those obtained by capture-mark-recapture (POLLOCK *et al.* 1990), we used independent information about variations in population size to validate our indices, such as changes in harvests and occurrence of an epizootic which reduced survival probability during the study period (*e.g.*, -23% in males in all age classes CRANSAC *et al.* 1997a). Taking inspiration from methods developed in other contexts (bird counts by local abundance index BLONDEL *et al.* 1970 and aerial surveys of large African herbivores CAUGHLEY 1974, JACHMANN 2002), our results provide managers with two new monitoring alternatives for ungulates inhabiting hilly/mountainous areas (also see TRACEY *et al.* 2005). In our study, aerial surveys provided the best trade-off between cost and precision.

However, to use foot and aerial surveys as reliable indices to monitor variations in population size, we must assume that the probability of detection is constant across the temporal and spatial scales used (POLLOCK *et al.* 2002). This is a crucial assumption to which we paid special attention (**Article 3**), in particular by including in our models the variables likely to influence detectability (*e.g.*, temperature) and by controlling for detection probability during monitoring (see CUGNASSE & GAREL 2003 for a detailed protocol). However, for both age determination and for abundance monitoring, differences in ability between observers remain a major source of bias. In ungulates, few studies have dealt with the consequences of such a bias on abundance surveys (see however CAUGHLEY 1974, DELORME 1989). In mouflon, we show that a professional wildlife biologist performs better than volunteers that are experienced for observing wildlife but have no experience of counting mouflon (**Article 4**). Another interesting result in this work is the capacity of volunteers to improve their performance, and this effect is visible already by the second day of observations. The use of volunteers is a current practice in wildlife management (BILDSTEIN 1998), and our results show there are potentially large advantages of giving the volunteers adequate training. Furthermore, our results emphasize the need to control for differences in observer ability in ungulate population counts.

By using volunteers instead of professionals, managers may decrease the relative cost of foot surveys as described in **Article 3**. However, in our opinion, helicopter surveys remain a better alternative in hilly/mountainous areas than foot surveys (see BENDER *et al.* 2003b for an example in a plain area in red deer and mule deer). Helicopter surveys better account for annual variations in harvests, they decrease observer effects (only one observer is involved instead of 6), they increase detection probability of animals, they improve observer movements over the massif, and thereby observer security (**Article 3**). We believe that such a survey could be advantageously used to monitor population abundance of other medium-sized species inhabiting hilly/mountainous areas (see *e.g.*, TRACEY *et al.* 2005).

In conclusion of this first technical part on population monitoring, we reported a successful experiment of the capture of mouflon lambs with a bird of prey (**Article 5**). Although this result may seem anecdotal, the idea is once again to take advantage, as for abundance monitoring (**Article 3**), of methods initially developed in other species (*e.g.*, Outardes houbaras, SEDDON *et al.* 1999). This technique allows us to selectively trap a specific age class, contrary to commonly used methods (such as traps JORGENSON *et al.* 1991). Moreover, to assess individual heterogeneity, studies require repeated capture of individuals (*e.g.*, **Article 2**), and using several methods can increase the capture probability. In contrast to data only based on hunting, we can probably get a more random sample of the studied population. Using several different capture methods is thus likely to provide a more representative sample of the population (see *e.g.*, COURCHAMP *et al.* 2000), thereby decreasing the risk of confounding effects in biological interpretation (MARTINEZ *et al.* 2005).

However, data collected on harvested animals, which is widely used (*e.g.*, SOLBERG *et al.* 2002 in Norway, CARRANZA *et al.* 2004 in Spain), are also an important source of biological information (see **Articles 1, 6, 7 and 8**). For instance, based on post-mortem analysis of reproductive tracts of mouflon ewes, we have been able to improve our knowledge of the reproductive biology of this species (**Article 6**) which was still poorly understood in the wild since previous works were based on captive populations (BRIEDERMANN 1992) or supplementary-fed populations (NAHLIK 2001). Among the three studied populations (two alpine populations and the Caroux-Espinouse population), alpine populations had a much higher reproductive output than the Caroux-Espinouse population, with an early maturity (6 months instead of 1.5 years), and higher twinning rates (from 10.8% to 20.7% *vs.* 2.5% in the Caroux-Espinouse population; see also BOUSSÈS & RÉALE 1998). We explained these differences based on different habitat quality and the genetic origin of animals. In Caroux-Espinouse, summer drought is likely to limit lamb growth (see also **Article 9**). While adult body mass of mouflon is similar among the three populations, lambs are heavier in the alpine population which may explain their early reproductive maturity (SADLEIR 1969, SÆTHER & HEIM 1993, SAND 1996). Differences in twinning rates may result from crossbreeding (with wild and domestic sheep) that historically has been higher in alpine populations than in the Caroux-Espinouse population (**Article 6**, see also Chapter 1). The twinning capability has probably been inherited in the three populations in relation to the genetic history of individuals introduced, but maintained at high frequency in alpine populations (BOUSSÈS & RÉALE 1998). More generally, we believe that genetic origin and environmental factors interplay to shape reproductive output of the studied populations : genetic origin confers phenotypical reproductive plasticity, and environmental conditions influence its expression (LAND 1978, BERGER 1982, HARVEY & ZAMMUTO 1985). This work also emphasizes the need for future study of the demographic consequences (*e.g.*, on survival) of genetic characteristics of mouflon populations.

Environmental seasonality may have profound consequences on life history traits. We studied it in moose by comparing the growth pattern of 14 populations inhabiting contrasted environments (**Article 7**). We show that animals grow faster, for a longer time of their life and thus are heavier at adulthood when the growing season is short, which is consistent with the above results in alpine mouflon. Contrary to the classical explanation known as Bergmann rule (*i.e.*, increasing body mass in cold environments, BERGMANN 1847), it is neither temperature nor other climatic measurements of environmental seasonality which explain this result, but the phenology of vegetation. We agree here with LANGVATN & ALBON (1986)'s explanation by suggesting that geographical variations in resource quality and digestibility probably explain our results : a short growing season, typical of alpine and arctic environments, favours growth of high quality vegetation (BLISS 1962, KLEIN 1965, VAN SOEST 1994). More than the quantity, small differences in digestibility and food quality have large effects on body size mass due to a “multiplier” effect (WHITE 1983). We go beyond the simple framework of sex differences in strategy of body growth to show that when environmental seasonality increases sexual dimorphism increases as well. In polygynous and highly dimorphic species, sexual selection imposes on males, but not females, to allocate resources to body growth (TRIVERS 1972, ANDERSSON 1994). This explains why males benefit more in terms of body growth than females from an increase in resource quality linked to a short growing season. Despite the importance of sex-specific body growth for variation in different life history characters (STAMPS 1993, GAILLARD *et al.* 2000b), the knowledge of factors likely to affect sexual size dimorphism is very limited (LEBLANC *et al.* 2001) and our results are therefore an important contribution. Moreover, the studied mechanisms go beyond the species included in our study, and should in the future motivate comparative studies (intra- and inter-specific) of geographical variations of sexual size dimorphism in relation to environmental seasonality.

Above, in mouflon we have shown indirect consequences of human exploitation (hybridization and introduction of the species in a new habitat (alps)) on life history traits of individuals. In moose, we did not restrict our study on sexual size dimorphism to environmental factors, but we also looked for biological consequences of hunting (**Article 7**). In Norway, moose are subject to intense harvesting, predominantly on juveniles and adult males, to maximize the annual harvesting yield (SÆTHER *et al.* 2001) . An indirect effect of such a strategy is that the proportion of adult males in the populations decreases. For a long time, several authors (*e.g.*, GEIST 1971) have hypothesized that such a bias in favour of females and young males should increase the reproductive investment of young males. In turn, this early breeding would decrease further body growth of males (MYSTERUD *et al.* 2002a). By showing that a large adult female-biased sex ratio negatively affects sexual size dimorphism in moose (*i.e.*, male growth decreases, but not female growth), our study is the first to give support to this hypothesis in wild populations (see MYSTERUD *et al.* 2003 in a captive population of reindeer). An age structure dominated by young individuals and biased sex ratio could also result in delayed birth dates (NOYES *et al.* 2, HOLLAND

et al. 2003, SÆTHER *et al.* 2003). This might explain why the sex ratio affects sexual size dimorphism to a larger degree in populations where the growing season is short compared to populations with a long growing season (**Article 7**). In populations with a short growing season, calves will have less time to compensate for a poor fit between the birth date and the most favourable feeding conditions than in populations evolving in less seasonal environments. Thus, a biased sex ratio could have a more profound effect on body growth of the calves in populations with a short growth season. All of these results contribute to a better understanding of the evolution of sexual size dimorphism in ungulates (see *e.g.*, SÆTHER & HAAGENRUD 1985a, STAMPS 1993, POST *et al.* 1999b) : sex-specific differences in strategies of body growth due to sexual selection promote divergent responses among sexes to ecological factors that ultimately affect sexual size dimorphism.

Beyond the fundamental aspects of ecology and evolutionary biology, our work (**Article 7**) was innovative in considering sexual size dimorphism on the basis of sex-specific growth curves fitted in each population, rather than raw data. Moreover, we contributed to promote the huge potential of satellite data, which recently has become widely and easily available to biologists, for providing a new way to describe environmental characteristics of studied habitats (PETTORELLI *et al.* 2005b). For instance, we were able to compute habitat productivity that we subsequently used to adjust density estimates included in the comparative analysis. However, density variations were not able to explain geographical variations in sexual size dimorphism. Here, we provided another example that density-dependent effects mainly occur at high density in large herbivores (FOWLER 1981). More generally, *e.g.*, in the framework of comparative studies (see above), satellite data will be well-adapted to get synthetic and identical measurements of environmental seasonality on a large temporal (> 10 years) and spatial scale (the world).

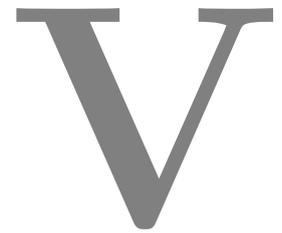
Contrary to moose, hunters harvested as many mouflon females as males. However, the Caroux-Espinouse population experiences unrestricted trophy hunting which consists of selective harvesting of large-horned males, and more specifically males that look like Corsican mouflon (large trophy with large horn breadth). Ungulate biologists have paid little attention to the consequences of trophy hunting (HARRIS *et al.* 2002, COLTMAN *et al.* 2003, FESTA-BIANCHET 2003). However, we show (**Article 8**) that such a practice may produce morphological changes in the opposite direction of the harvest bias. Despite the lack of genetic data to confirm that such changes originated from selective hunting, we have shown that for a given horn length the horn breadth decreased throughout study period probably because of selective harvesting of mouflon resembling the original Corsican mouflon. Moreover, the age at which a mouflon reached a medal trophy (*i.e.*, > 184 points CIC, International Conceal of Hunting) increased from (average \pm SEM) 6.6 yr old (0.2) to 10.2 yr old (0.1), suggesting that the genetic contribution of mouflon with rapid horn growth was strongly lowered due to their selective harvesting.

We also show in **Article 8** that overall horn measurements (circumference, length, breadth and horn diameter), as well as body mass of males and females, have decreased

since 1970 (all age classes included : from -10.7% to -46.3%). In addition to selective hunting, habitat closure (-50.8% of open habitats), with the reduction of pastoral activity in the study site, leading to suboptimal resources for mouflon (CRANSAC *et al.* 1997b), which could explain such decreases. Accordingly, we found that lamb body mass varied in relation to the spatiotemporal variation of habitat closure within the hunting-free reserve. While consequences of habitat loss are well known in the literature (FORMAN 1995, HANSKI 1999), our results should encourage managers to pay more attention to selective hunting. Given that ovines become desirable trophies at a relatively young age (GEIST 1971), selective hunting may have more profound evolutionary consequences in these species than in ones where animals reproduce actively before being selected by trophy hunters (FESTA-BIANCHET 2003).

Finally, although mouflon do not have to face the Norwegian winter conditions, environmental conditions in the Mediterranean area may also be constraining as reported in **Article 9**. Based on a longitudinal survey of one cohort of 35 radio-tagged lambs, we show a positive relationship between rainfall in the June-August period and survival probability, whereas temperature has no effect. Because the underlying cause of mortality from lambs autopsied was starvation, lamb death was more likely to have been caused by the negative effects of water shortage on food biomass and quality, and therefore on animal condition. Although CRANSAC *et al.* (1997b) underlined that winter and summer were two limiting seasons in terms of resources for this population, they did not include this seasonality in their annual study of survival pattern (CRANSAC *et al.* 1997a). The high lamb mortality (25.7%), recorded in a four-month period, is however much higher than their estimates of first-year mortality (less than 10%). Our work thus provides another demonstration of the importance of climatic effects on juvenile survival during the growth period (GAILLARD *et al.* 2000b), probably through its effects on resources (WHITE 2004). Here, the originality comes from the analysis of the influence of the timing of rainfall on juvenile survival at a short time scale (2 weeks) and within a given cohort. As global climate changes should result in more frequent summer drought (PAETH & HENSE 2005), we recommend paying more attention to summer survival.

Man affects the dynamics of ungulate populations in different ways : through hunting (**Articles 7 and 8**), hybridization (**Article 6**) or habitat characteristics (introduction to a new habitat (**Article 6**) or habitat changes through pastoral activity (**Article 8**)). Studying these effects in addition to other density-dependent and density-independent constraints was one of our objectives. Indeed, SOLBERG *et al.* (1999) underlined that although research has traditionally placed great emphasis on the demographic consequences of human exploitation, little attention has been paid to the overall biological and ecological characteristics likely to influence dynamics of harvested populations.



Conclusions et Perspectives

Chapitre 8

Pourquoi la science et l'écologie sont-elles importantes ?

Contents

8.1	Entre recherches appliquées et recherches fondamentales .	274
8.2	Un besoin d'écologie	275

8.1 Entre recherches appliquées et recherches fondamentales : science et société

“Toute personne a le droit de prendre part librement à la vie culturelle de la communauté, de jouir des arts et de participer au progrès scientifique et aux bienfaits qui en résultent.”

DÉCLARATION UNIVERSELLE DES DROITS
DE L’HOMME,
ART. 27-1 (10 DÉCEMBRE 1948)

La science pour tous et par tous, voilà ce qu’il faut lire. Pourtant, comme nous l’avons abordé lors de l’introduction de ce mémoire, la science est encore isolée de notre société et l’activité de recherche suscite incompréhension⁷⁸, voire rejet, chez nombre de citoyens. Il faut dire que jamais la science n’a progressé si vite et donc suscité autant d’interrogations dans le public. Le discours scientifique reçu en retour reste de son côté, par essence, emprunt d’incertitudes : quels que soient les thèmes abordés au cours de ce mémoire, nous n’avons cessé de faire référence à *des hypothèses* auxquelles nous avons apporté *des éléments* de réponse. Cette approche scientifique contraste avec les discours simplistes, voire trompeurs, et plus accessibles dispensés par les médias et certains groupes de pression.

La science est pourtant essentielle. Pourquoi ? Parce que l’une des finalités de l’activité de recherche est l’acquisition de connaissances dont on espère qu’elles mèneront au progrès social. Dans ce contexte, la recherche se doit aux yeux du public d’avoir des retombées immédiates. La découverte d’un nouveau vaccin, ou l’identification d’un virus nous touchent de près : chacun peut se trouver concerné par ces avancées, presque du jour au lendemain. On parlera alors de recherche appliquée car elle fournit des solutions concrètes, quasi-immédiates, aux attentes de la société, en opposition avec la recherche fondamentale, qui est moins orientée et n’a pas de finalité économique. Cette dernière n’a que peu de sens pour le public. Elle est bien souvent considérée comme un savoir académique, enfermée dans une tour d’ivoire, qui n’intéresse qu’un petit nombre d’initiés. En effet, l’attention des citoyens se porte plus légitimement vers les questions essentielles comme les applications de la génomique, les thérapies géniques, les recherches sur les cellules souches embryonnaires, l’ESB, les OGM ou bien encore l’effet de serre. Mieux se soigner, mieux s’alimenter, mieux vivre en sécurité : ce sont les préoccupations concrètes des citoyens pour lesquelles ils attendent la contribution des scientifiques (SCHWARTZENBERG 2001).

De nombreux exemples indiquent cependant, qu’il n’est pas forcément nécessaire de trouver une justification pratique à la recherche fondamentale, aussi bien à court qu’à moyen terme. Si cette justification existe, elle sera forcément découverte un jour. Planck, Bohr et d’autres n’ont inventé ni l’horloge atomique ni le laser et ses applications industrielles ou thérapeutiques, mais ils ont compris les principes qui par extension allaient

⁷⁸En novembre 2000, un sondage SOFRES indiquait que 63% des personnes sondées ne s’estiment “pas suffisamment informées sur les découvertes scientifiques”. Ce chiffre atteint 74% chez les 18-24 ans.

rendre possibles ces inventions. A une moindre échelle, évidemment, il n'aurait pas été possible de comprendre le rôle de la sex-ratio sur le patron de croissance des élans mâles sans une considération théorique de l'évolution du DST chez les ongulés polygynes en rapport avec les contraintes imposées par la sélection sexuelle et naturelle (**Article 7**). En retour les résultats de ces recherches contribuent à comprendre la dynamique des populations exploitées (voir aussi **Article 8**) et permettent de proposer des mesures de gestion préservant quantitativement mais aussi qualitativement les populations sauvages (DALERY 2005, SOLBERG *et al.* 2006, **addendum de l'Article 8**).

L'opposition apparente entre recherche fondamentale et recherche appliquée est donc en grande partie artificielle. L'une ne peut être opposée à l'autre ; il n'y a pas de cloison entre ces deux éléments constitutifs de la recherche. Il existe de fait un continuum entre ces deux termes : la recherche fondamentale constitue le socle sur lequel s'appuie la recherche finalisée, l'objectif ultime étant de mieux comprendre, et prévoir. Car en l'absence de recherche, sans brassage d'idées, c'est toute idée de "progrès" qu'il faudrait abandonner.

8.2 Un besoin d'écologie

"Biology occupies a position among the sciences at once marginal and central. Marginal because - the living world constituting but a tiny and very "special" part of the universe - it does not seem likely that the study of living beings will ever uncover general laws applicable outside the biosphere. But if the ultimate aim of the whole of science is indeed, as I believe, to clarify man's relationship to the universe, then biology must be accorded a central position..."

JACQUES MONOD (1910-1976)

Nous croyons effectivement nous aussi que la biologie, et notamment l'écologie, joue un rôle fondamental en science. Il est vrai qu'il est plus facile de défendre l'intérêt de travailler sur la cartographie de notre génome que sur le fonctionnement démographique d'une espèce dont les mâles se donnent des coups de tête pour pouvoir se reproduire... De plus l'écologie est souvent amalgamée avec le courant politique du même nom, ce qui augmente le scepticisme du public face à cette discipline. Nous en sommes pourtant à un point crucial où l'espèce humaine doit comprendre les conséquences écologiques de ses actes. L'Homme ne se contente plus de modifier l'environnement (changements climatiques, fragmentation de l'habitat), il intervient aussi directement sur la démographie (introduction dans de nouveaux habitats) et la génétique (chasse sélective, zootechnie) des espèces chassées (voir *e.g.*, **Articles 6 et 8**). Certains vont même jusqu'à le considérer comme la plus grande force évolutive de la planète (PALUMBI 2001). L'évolution de la résistance aux antibiotiques, comme aux pesticides, est un excellent exemple.

Étudier et comprendre le monde vivant devient donc le prérequis nécessaire pour être capable de qualifier, de quantifier et de prévoir l'impact écologique des changements liés à l'action de l'Homme. Ainsi, les conséquences génétiques de la chasse au trophée

chez les mouflons (COLTMAN *et al.* 2003, **Article 8**) ouvrent de nombreuses pistes de recherches chez d'autres espèces chassées dont le caractère sélectionné est aussi un trait héritable. L'importance de la longueur de la saison de croissance végétale sur le DST chez l'élan (**Article 7**) permet quant à lui d'imaginer les conséquences que peut avoir le réchauffement climatique global en modifiant la phénologie de la végétation.

Si une diminution de la taille des cornes des mâles de mouflon (**Article 8**) peut avoir d'importantes conséquences économiques (JORGENSEN *et al.* 1998, COLTMAN *et al.* 2003, WHITFIELD 2003), les modifications anthropiques remettent en cause de manière plus générale la pérennité des espèces. On rentre alors dans le problème de conservation de la biodiversité, *i.e.*, conservation de la diversité génétique, de la diversité des espèces et de la diversité écologique. Par exemple, les espèces disparaissent aujourd'hui à un rythme bien supérieur au taux d'extinction "naturel" ; beaucoup, y compris parmi les plus communes, voient leurs effectifs décroître d'année en année et leur aire géographique se restreindre ; dans le monde entier on relève la disparition d'une riche diversité de variétés de plantes et d'animaux domestiques (BARBAULT & CHEVASSUS-AU LOUIS 2005). Il n'est alors pas exagéré de parler de crise d'extinction en masse, et celle-là, à la différence des autres, est directement et indirectement liée à l'Homme. Parallèlement, il est commun de s'extasier sur le fossé qui sépare le nombre d'espèces vivantes identifiées à ce jour (environ 1,7 millions) et les 30 millions qui restent à découvrir (FERRIÈRE *et al.* 2004). Préserver la biodiversité est pourtant un enjeu prioritaire dans la mesure où elle constitue notamment un réservoir de ressources :

- alimentaires : uniquement une très faible proportion des végétaux et des animaux sont utilisés pour nourrir l'Homme conduisant à des monocultures intensives fragiles et sensibles aux perturbations de l'environnement (BARBAULT & CHEVASSUS-AU LOUIS 2005),
- pharmaceutiques : les espèces sauvages, peuplant notamment les forêts tropicales, représentent un extraordinaire potentiel pour la fabrication de médicaments (LIGHT *et al.* 2005),
- génétiques : la variabilité génétique étant la meilleure arme face aux changements environnementaux (DARWIN 1871, voir MOORE 2005 pour une démonstration expérimentale).

L'avenir des ces différentes ressources a des implications économiques profondes, et est essentiel pour le développement et le bien-être des sociétés humaines (BARBAULT & CHEVASSUS-AU LOUIS 2005). La biodiversité a aussi par essence une valeur écologique, notamment à travers les processus naturels tels que la pollinisation et la réalisation des cycles de la matière, ainsi qu'une valeur socio-culturelle trop souvent négligée (CHARDONNET *et al.* 2002). Pour pouvoir satisfaire à la notion de développement durable, *i.e.*, un développement qui répond aux besoins du présent sans compromettre la capacité des générations futures de répondre aux leurs, plusieurs auteurs soulignent le rôle majeur de l'écologie qui devra s'attacher à l'analyse des réponses démographiques et écosysté-

miques aux changements climatiques et à l'étude des conséquences évolutives des actions anthropiques (HUGHES 2000, IPCC 2002, STENSETH *et al.* 2002, FESTA-BIANCHET 2003, FERRIÈRE *et al.* 2004).

Dans ce contexte, la valeur des ongulés est loin d'être négligeable même s'il y a encore peu, elle était largement ignorée ou sous-estimée (CHARDONNET *et al.* 2002). Les ongulés constituent pourtant un patrimoine génétique et alimentaire inestimable, notamment face aux problèmes épidémiologiques croissants liés à l'exploitation d'animaux domestiques (*e.g.*, ESB, grippe aviaire). Chez certains habitants des savanes africaines, la viande de brousse représente d'ailleurs une grande partie de l'alimentation journalière (CHARDONNET *et al.* 2002). D'autre part les ongulés sont considérés comme des espèces "clé de voûte" de nombreux écosystèmes (HANSKI 1999), et jouent donc un rôle majeur dans la conservation de la biodiversité. Bien-sûr les ongulés ont aussi une valeur économique considérable, notamment pour les communautés locales et pour certains pays (CHARDONNET *et al.* 2002, HARRIS & PLETSCHER 2002), à travers la chasse et le développement d'activités touristiques (CUGNASSE 1995, SINGER & ZEIGENFUSS 2002, MILNER-GULLAND *et al.* 2003a, WHITFIELD 2003).

Mais qu'il s'agisse des ongulés, ou au contraire de leurs prédateurs tel que le loup, c'est l'ensemble du système qu'il faut protéger et étudier, et pas seulement ce qui nous concerne directement, comme par exemple les conséquences de l'effet de serre (IPCC 2002). Car il est probable que l'on apprendra beaucoup de la réaction de la faune sauvage au réchauffement climatique, dans la mesure où elle ne possède pas de climatisation ou de réfrigérateur pour stocker sa nourriture... L'écologie ne relève donc plus uniquement de la recherche de la connaissance, mais est de plus en plus une assurance pour notre avenir et celui de notre planète.

Chapitre 9

Perspectives. Les populations exploitées : quelques voies de recherches

Contents

9.1	Quels moyens pour une approche intégrée de la dynamique des populations ?	280
9.2	L'espace : une composante indispensable de l'écologie . . .	283
9.3	Vers un retour probable des prédateurs	286

9.1 Quels moyens pour une approche intégrée de la dynamique des populations ? Après le quantitatif, le qualitatif

“Numerical assessment in the front seat, ecology and evolution in the back seat : time to change drivers...”

JEFFREY A. HUTCHINGS (2000)

Nous avons vu que l’Homme ne se contente pas de modifier les effectifs des populations chassées mais que les modes d’exploitations utilisés (chasse, réintroduction, hybridation) peuvent aussi avoir des conséquences sur le DST (**Article 7**), la masse corporelle (**Article 8**), la reproduction (**Article 6**) ou encore les caractéristiques phénotypiques (**Article 8**) des espèces concernées. Nous manquons cependant encore clairement d’information sur les conséquences qualitatives de la chasse. Peu d’hypothèses ont été testées faute de données ou de cadres pratiques adéquats. Par exemple, l’hypothèse selon laquelle une sex-ratio déséquilibrée en faveur des femelles augmente la participation des mâles à la reproduction et leur implique un sur-coût énergétique est une hypothèse relativement ancienne (*e.g.*, GEIST 1971) qui n’a trouvé de validation empirique que récemment (MYSTERUD *et al.* 2003 et **Article 7**). De même, pour l’heure une seule étude a considéré génétiquement les conséquences évolutives et démographiques d’une chasse sélective basée sur un caractère héritable (COLTMAN *et al.* 2003) alors qu’une grande proportion des espèces d’ongulés est soumises à ce mode de prélèvement.

La chasse offre pourtant un énorme potentiel de données sur le long terme qui reste largement sous exploité. La contribution des observations réalisées par les chasseurs norvégiens est ainsi largement utilisée dans les publications scientifiques sur l’élan (*e.g.*, SOLBERG *et al.* 1999, 2002 et **Article 7**) pour obtenir des estimateurs relativement pertinents de la densité, de la sex-ratio ou encore du recrutement de la population (ERICSSON & WALLIN 1999, SOLBERG & SÆTHER 1999). La chasse peut aussi être un outil d’expérimentation (*e.g.*, manipulation des effectifs) pour étudier sous différents modes de prélèvement et de gestion des habitats la (les) réponse(s) démographique(s) des populations sauvages et ainsi mieux comprendre les mécanismes sous-jacent liés à la limitation des populations (*e.g.*, BONENFANT *et al.* 2002). Deux régimes de chasse différents dans des zones adjacentes peuvent par exemple permettre de comparer les différences entre THV associées à des différences de structure d’âge et de sexe.

Plus généralement, les animaux tués à la chasse offrent un grand potentiel d’informations comme nous l’avons montré tout au long de ce mémoire. Ils permettent notamment d’avoir accès à une estimation plus précise de l’âge (*e.g.*, **Article 7**), au statut reproducteur de l’animal obtenu à partir de l’analyse des ovaires des femelles (**Articles 6**), à différentes mesures biométriques tel le poids éviscéré (**Articles 7, 8 et 9**) ou les mensurations des trophées des mâles (**Articles 1 et 8**). De plus, au-delà des considérations

sociologiques de la chasse au trophée (ou chasse sportive), qui se traduit par une compétition entre chasseurs, nous y voyons un énorme avantage : très peu d'animaux échappent à la mesure, le chasseur a besoin de mettre une valeur numérique sur le trophée, et même si le système de notation diffère d'un pays ou d'une population à l'autre il est toujours plus ou moins basé sur les mêmes caractéristiques, *i.e.*, la longueur des cornes pour les Caprinés et le nombre de cors chez les cervidés. En outre ces données font en général l'objet d'archives rigoureusement conservées par les institutions du monde de la chasse et permettent ainsi de disposer de données sur de longues périodes (**Article 8**). Bon nombre de chasseurs conservent aussi chez eux (sur leur mur) les massacres des animaux chassés ce qui offre la possibilité de pousser plus loin les mesures et les analyses (*e.g.*, BOURGEOIS 1994). Évidemment les animaux ne sont pas récoltés dans un cadre scientifique et les mesures souffrent de nombreux biais comme celui d'être plus ou moins élastiques. Le coteur peut en effet avoir tout intérêt à rajouter quelques centimètres pour satisfaire l'ego du chasseur et son propre portefeuille. De plus il y a clairement sélection, et celle-ci peut très bien varier dans le temps, en fonction des pratiques, des objectifs et des consignes de chasse. Dans la mesure où l'on a connaissance de ces biais, et qu'il est possible de s'en accommoder, alors ces données peuvent s'avérer biologiquement très intéressantes. Dans l'**Article 8** les données récoltées sur les animaux tirés à la chasse nous ont aidé en l'absence de données génétiques à mettre en évidence un probable effet d'un mode de chasse sélectif sur les caractéristiques phénotypiques des mouflons, alors que ce type de données n'avait pas initialement été récolté avec cet objectif.

Plus généralement, il existe d'importantes bases de données morphologiques sur les animaux chassés auprès des organismes de chasse et des services de gestion qui devraient à l'avenir faire l'objet de beaucoup plus d'attention. En effet, pour l'instant la plupart des études d'écologie évolutive ne concernent chez les ongulés qu'un nombre restreint d'espèces et de populations (FESTA-BIANCHET 2003). Il est devenu temps de généraliser ces études.

Les données récoltées à la chasse ne doivent évidemment pas faire oublier les limites des suivis transversaux où pour un même animal l'information n'est prélevée qu'une fois dans le temps (lors de sa mort). Contrairement aux données longitudinales basées sur le suivi au cours de sa vie d'un même animal (*e.g.*, **Article 9**), les données "chasse" ne prennent pas en compte la variabilité individuelle et ne fournissent donc qu'une vision partielle de la biologie de la population. En outre, bien que certaines études émettent l'hypothèse que la chasse fournit un prélèvement aléatoire des animaux de la population, il est probable que se soit rarement le cas (GINSBERG & MILNER-GULLAND 1994, LAURIAN *et al.* 2000, HARRIS *et al.* 2002, COLTMAN *et al.* 2003 et **Article 8**). A l'heure actuelle, il n'y a d'ailleurs eu que très peu de tentatives pour évaluer les conséquences d'un prélèvement qui ne serait pas aléatoire sur l'interprétation des données récoltées (voir MARTINEZ *et al.* 2005).

Cependant si le suivi d'un grand nombre d'animaux marqués reste l'approche démographique par excellence, celle-ci ne concerne que très rarement des populations chassées, et nécessite un investissement financier important. Les données récoltées à la chasse peuvent dans ce contexte, à moindre frais, amener des réponses tout à fait pertinentes, même lorsqu'il s'agit de faire la part entre plusieurs variables aux effets confondus (voir **Article 8**). Les deux types de données peuvent aussi être avantageusement combinés pour permettre, à partir d'un faisceau d'éléments, de statuer sur le fonctionnement démographique d'une population (**Article 8**).

C'est selon le même principe que devraient être utilisés les indicateurs de changements écologiques (CEDERLUND *et al.* 1998), ces mesures, comme la masse corporelle (**Article 8**) ou la longueur d'un os long (TOÏGO *et al.* 2006, ZANNÈSE *et al.* 2006), qui sont de plus en plus utilisées en gestion comme indicateur de l'état d'équilibre entre la population et son environnement. En effet, nous croyons que seule la multiplicité des paramètres utilisés, inscrite dans un suivi temporel de longue durée, peut permettre de caractériser et d'interpréter l'histoire et les changements d'état d'un tel système. Cette approche permet d'apporter plus rapidement des réponses aux problèmes auxquels les gestionnaires sont confrontés. Dans ce contexte, les recherches à venir doivent considérer la mise en place, le développement et la validation (**Articles 1 à 4**) sur un même territoire d'une batterie d'indicateurs écologiques. A l'heure actuelle, différents indicateurs ont été validés, mais le plus souvent à l'échelle d'une forêt ou d'un massif (GROUPE CHEVREUIL 1999). Avec l'objectif en France d'une gestion départementale des populations d'ongulés⁷⁹ et parce que les populations sont rarement des entités fermées, il devient nécessaire d'être capable de suivre leur évolution à des échelles spatiales plus larges, comme cela est réalisé par exemple en Norvège (**Article 7**).

Il est dans tous les cas nécessaire d'aller plus loin dans le suivi et la gestion des populations : passer du quantitatif au qualitatif et s'appuyer sur des données à long terme. Celles-ci sont fondamentales comme nous l'avons vu au cours de ce mémoire, et le seront d'autant plus face aux problématiques de changements globaux. En outre, dans ce contexte, contraintes environnementales et exploitation des populations par l'Homme se retrouvent alors interagir. La chasse sélective par exemple est susceptible d'affecter la capacité des espèces à s'adapter, notamment aux changements environnementaux, et donc leur pérennité à long terme avec ses conséquences écologiques mais aussi économiques. Dans ces conditions nous suggérons enfin de tirer avantage des études réalisées chez d'autres groupes taxonomiques tels que les poissons où les connaissances en matière de prélèvements sélectifs ont fait l'objet de beaucoup plus d'études (*e.g.* SUTHERLAND 1990, CONOVER & MUNCH 2002, LAW 2002).

⁷⁹C'est l'objectif de la mise en place des Schémas Départementaux de Gestion Cynégétique.

9.2 L'espace : une composante indispensable de l'écologie

Si certaines des populations d'ongulés les plus étudiées se trouvent dans des ensembles géographiques définis a priori (mouton de l'île de Soay COULSON *et al.* 1999 ; cerf de l'île de Rum, COULSON *et al.* 1997 ; chevreuil dans les réserves encloses de Chizé et de Trois Fontaines, GAILLARD *et al.* 1997a), il est rare que les populations naturelles soient dans un environnement discret (HANSKI 1998). Une population occupe, statistiquement dans la nature, une surface ou plus exactement un volume caractérisé par la géométrie de ses frontières et que l'on peut définir comme l'espace de la population (LEGAY & DEBOUZIE 1985). Pourtant, jusqu'à peu, les écologistes ont étudié le fonctionnement démographique des populations en supposant l'espace homogène (TILMAN & KAREIVA 1997, JONZEN *et al.* 2001), et l'on sait par exemple peu de chose de la spatialisation des prélèvements sur la dynamique des populations chassées (*e.g.*, JONZEN *et al.* 2001). La structure spatiale d'une population apparaît pourtant de plus en plus comme un facteur évident de structuration de la dynamique des populations, au même titre que la variabilité temporelle. D'une part la distribution spatiale des animaux en fonction des conditions environnementales détermine l'exploitation des ressources et la compétition intra-spécifique. D'autre part, les populations ou sous-unités de populations ne sont pas des entités homogènes et indépendantes. Elles importent, exportent et échangent des individus avec d'autres unités qui sont à même d'influencer leur propre dynamique (NICHOLS & KAISER 1999). Certaines populations sont ainsi capables de persister sur des habitats où leurs individus ne peuvent se développer que grâce à l'immigration d'animaux provenant d'autres habitats plus favorables (système source-puits, PULLIAM 1988). Enfin, l'hétérogénéité physique (*e.g.*, barrière géographique) et biotique (*e.g.*, distribution des ressources) de l'habitat influence les modalités de mouvement des animaux (JOHNSON *et al.* 1992). L'introduction d'une dimension spatiale contribue donc à mieux comprendre la démographie et la structure génétique des populations (IMS 1995, HARRISON & TAYLOR 1997). Elle constitue à ce titre, et parce que peu d'endroits sur terre n'échappent aux pressions anthropiques (HANSKI 1999) qui fragmentent les habitats (FAHRIG & MERRIAM 1994, FORMAN 1995), un élément d'une importance écologique et évolutive considérable (BASCOMPTE & SOLE 1998) dont les implications en gestion et conservation sont fondamentales (NEWTON 1991).

Intégrer une composante spatiale dans l'étude des populations devrait donc faire partie des motivations de recherches futures. D'un point de vue théorique, cette perspective a fait l'objet de nombreux développements ces dernières années, notamment à travers le concept de métapopulation (LEVINS 1968 *in* HANSKI 1999) et de tous les modèles qui en sont issus (KAREIVA *et al.* 1990, IMS 1995, TILMAN & KAREIVA 1997, HANSKI 1999). Il faut cependant que ces contributions deviennent facilement accessibles pour l'écologiste, notamment à travers le développement d'outils informatiques. Dans notre cas l'ensemble de notre travail d'analyse s'est basé sur l'utilisation du logiciel *libre* R (R DEVELOPMENT

CORE TEAM 2005), et nous en profitons ici pour encourager les écologistes à considérer avec beaucoup plus d'attention ce type d'alternatives⁸⁰ aux logiciels commerciaux car elles offrent à l'utilisateur un environnement de développement presque sans limite (TUFTO & CAVALLINI 2005). Le langage R permet notamment de développer un ensemble de fonctions d'analyses au sein d'un environnement coopératif. Des bibliothèques de fonctions, telle que **adehabitat** (CALENGE 2005) développée pour l'analyse des semis de points, existent déjà, et offrent un contexte logiciel orienté autour de l'analyse des données spatiales.

Caractériser les structures spatiales des populations et, étudier le fonctionnement et leurs implications nécessitent cependant de disposer de données concernant les habitudes spatiales des individus. L'avènement de la technologie GPS et la possibilité d'équiper les animaux de ce type de système est aussi un grand pas en avant. Il est possible maintenant de récupérer précisément un grand nombre de localisations⁸¹ en fonction d'une programmation prédéfinie par l'utilisateur. Dans la population du Caroux-Espinouse, 17 femelles adultes ont été équipées entre 2003 et 2005 de ce type de système. Les informations récoltées sont riches d'enseignements : même une analyse descriptive met en évidence une structuration spatiale très marquée chez cette espèce en relation avec des barrières anthropiques tel que les sentiers de randonnée (Fig. 9.1). Si le coût de cette technologie peut encore être un facteur limitant, sa démocratisation promet d'importantes avancées scientifiques. L'état des connaissances dans la domaine de l'analyse spatiale (CALENGE 2005) paraît suffisamment abouti aujourd'hui pour permettre d'aborder grâce à ces nouveaux outils des problématiques qui étaient encore difficiles d'étude (*e.g.*, influences anthropiques, chasse et tourisme, sur l'utilisation de l'habitat⁸²).

Les données génétiques peuvent aussi être une source alternative d'informations pour l'étude de la dynamique spatiale (LUIKART & ENGLAND 1999), particulièrement en rapport avec le flux de gènes entre zone protégée et zone chassée. Ces flux pourraient tout aussi bien limiter hors réserve les effets d'une chasse sélective (FESTA-BIANCHET 2003, TENHUMBERG *et al.* 2004), que diffuser en réserve les effets délétères de cette sélection (voir **Article 8**). De manière plus générale, le rôle et l'importance des structures spatiales aux caractéristiques particulières que sont les réserves sur le fonctionnement démographique reste un champ de recherche largement inexploré dans les populations d'ongulés alors que le système zone chassée/zone non chassée est une pratique de gestion courante⁸³ : réserve ACCA, réserve nationale de chasse, réserve naturelle, parc nationaux. . .

Enfin, l'évolution des besoins, la monétarisation des "biens naturels" et le perfectionne-

⁸⁰Des alternatives logiciels libres existent pour l'ensemble des travaux auxquels est confronté le scientifique : suite logiciels OpenOffice en lieu et place de la suite MicrosoftOffice, L^AT_EX pour la rédaction scientifique et technique (comme ce mémoire), Emacs pour l'édition, GRASS comme Système d'Information Géographique et plus généralement GNU/Linux comme système d'exploitation.

⁸¹Ce nombre dépendra de la capacité de la batterie. Chez le mouflon, il est possible de récupérer plus de 2000 localisations.

⁸²Ces problématiques font l'objet à l'heure actuelle d'une thèse de doctorat sur le mouflon du Caroux-Espinouse.

⁸³Bien que discutable, voir **section 7.3.6.3 de l'Article 8**.

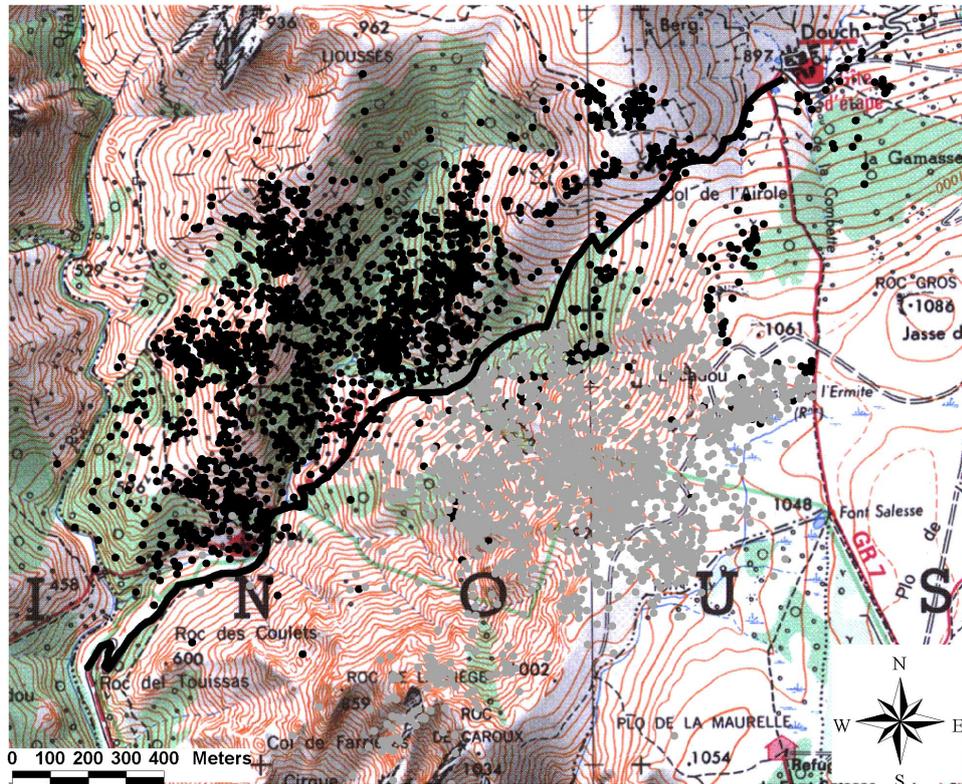


FIG. 9.1 – Localisations spatiales de deux femelles adultes de mouflon équipées de collier GPS (voir Fig. 1.3, Chapitre 1). La ligne noire séparant les deux ensembles de points correspond à un sentier de Grande Randonnée.

ment des techniques d'exploitation posent le problème complexe du niveau d'exploitation permettant à la fois de conserver la ressource (assurer son auto-renouvellement infini) et de répondre aux impératifs culturels et économiques des hommes. L'objectif est de plus en plus d'obtenir des modèles d'exploitation soutenable à long terme intégrant les réalités économiques et de trouver le moyen de les mettre en oeuvre dans des contextes particuliers (ARMSWORTH & ROUGHGARDEN 2001 et pour revue sur les concepts et méthodes, SUTHERLAND 2001). De nombreuses études se sont intéressées à ce problème (BEDDINGTON & TAYLOR 1973, DOUBLEDAY 1975, REED 1980) mais peu ont pris en compte dans leur modèle d'exploitation optimal de la ressource, la structuration des populations dans l'espace (TUCK & POSSINGHAM 1994, JONZEN *et al.* 2001, BROOKS & LEBRETON 2002) et plus particulièrement la présence de zones chassées et non chassées (SKONHOFT *et al.* 2002, CABEZA & MOILANEN 2001). Or sous-estimer la structure spatiale des populations peut notamment conduire à une sous-estimation du prélèvement maximum durable (TUCK & POSSINGHAM 1994), *i.e.*, le rendement maximum en terme de biomasse qu'il est possible d'obtenir d'une population sans entraîner son déclin (SUTHERLAND 2001). Ce type de considération entre écologie, espace et économie reste malheureusement encore anec-

dotique (*e.g.*, SKONHOFT *et al.* 2002) alors qu'elle pourrait permettre une exploitation plus raisonnée des ressources naturelles (ARMSWORTH & ROUGHGARDEN 2001).

9.3 Vers un retour probable des prédateurs

Nous avons vu que les populations pouvaient être régulées par un ensemble de facteurs dépendant ou non de la densité d'animaux ainsi que directement par l'Homme. Bien que nous ne l'ayons pas abordé, faute d'un cadre pratique qui s'y prête, la prédation est aussi un facteur majeur de limitation (LINNELL *et al.* 1995). Par exemple, dans certaines populations de mouflons, la prédation des agneaux par les chiens errants est l'une des causes principales de mortalité (RIGAUD 1985, HADJISTERKOTIS & BIDER 1992). Chez l'élan, la prédation par le loup (MESSIER 1994) ou l'ours (TESTA 2004) sont des sources de limitation importantes dans les populations Nord-Américaines où ces grands prédateurs sont encore bien représentés.

Si au cours des derniers siècles, de nombreuses espèces de grands carnivores ont subi des déclinés dramatiques, comme le loup, le lynx (*Lynx lynx*) et l'ours brun, probablement causés directement ou indirectement par l'Homme (BERGER 1999, FERRER & NEGRO 2004), ces mêmes prédateurs tendent aujourd'hui à recoloniser leur ancienne aire de distribution, notamment en France et en Norvège, soit naturellement (SWENSON *et al.* 1995, WABAKKEN *et al.* 2001, DUCHAMP *et al.* 2002, VALIÈRE *et al.* 2003, NILSEN *et al.* 2005) soit grâce à la réintroduction d'individus (CAMARRA *et al.* 2002, VANDEL & STAHL 2005). Cette recolonisation soulève de nombreuses questions, aussi bien écologiques, que sociologiques ou économiques. Prenons comme exemple le cas du loup.

En France, le loup était au Moyen-âge un concurrent direct de l'Homme pour la chasse aux ongulés sauvages, une sérieuse menace pour le cheptel domestique, car il pouvait occasionner des dommages considérables relativement à la taille modeste des troupeaux, et un vecteur de maladie (*e.g.*, crise rabique) contre laquelle il n'existait à l'époque aucun moyen de lutte (ESPUNO 2004). Tout a alors été fait (*e.g.*, piégeage, prime à la destruction, création du corps des lieutenants de louveterie⁸⁴) pour détruire ce compétiteur et ce danger potentiel, alors qu'en parallèle le développement démographique limitait à la fois les habitats disponibles pour les proies sauvages (par l'agriculture) et leur effectif (par la chasse), conduisant au déclin et à la disparition inévitable de l'espèce en 1939. En Europe du Nord, le prédateur a pu se maintenir jusqu'au début du 20^{ème} siècle mais a fini par disparaître alors que sa proie principale, l'élan, était exterminée (BUBENIK 1986). Dans le sud de l'Europe, par contre, la mauvaise organisation des campagnes de destruction a permis au loup de persister dans les régions montagneuses d'Espagne et de l'intérieur de l'Italie (ESPUNO 2004).

L'accroissement important ces 30 dernières années des populations d'ongulés sauvages est le résultat d'une meilleure gestion cynégétique, du développement d'habitats favorables

⁸⁴Par Charlemagne en 813 (ESPUNO 2004).

(forêt et zone protégée), de la diminution du nombre de chasseurs et de la quasi absence de grands prédateurs (SCHERRER 2003). Ces conditions ont largement participé au retour du loup dans de nombreuses zones, et plus particulièrement en Europe de l'ouest (POULLE 1995, POULLE *et al.* 1997, ESPUNO 2004). De plus, le contexte législatif des prédateurs s'est considérablement amélioré avec pour objectif la restauration de la biodiversité. La convention de Berne, adoptée en 1979, et de la Directive Européenne "Habitats" de 1992, ont permis l'intégration du loup à la liste des mammifères protégés en France par l'intermédiaire de l'arrêté du 10 octobre 1996, en application de l'article L. 411-1 du Code de l'Environnement. Le loup n'est pas le seul, les populations de Lynx sont aussi en plein développement, au moins en France, et ont recolonisé naturellement une grande partie du Jura et de l'est du Rhône après leur introduction entre 1983 et 1993 dans le sud du massif vosgien (VANDEL & STAHL 2005).

Dans ce contexte l'effet potentiel de la prédation sur la quantité de gibiers disponible est une question fondamentale pour le gestionnaire. A forte densité de proies, la prédation est susceptible d'avoir un effet positif en diminuant la compétition intra-spécifique au sein des populations de gibiers, et les quotas de chasse n'auraient donc pas à être modifiés. Par contre, et cela a été confirmé chez l'élan (NILSEN *et al.* 2005), à plus faible densité les gestionnaires devront diminuer les quotas s'ils ne veulent pas entraîner le déclin des populations chassées. La stratégie de prélèvement qui permet un rendement maximum ne sera cependant pas affectée par la prédation, *i.e.*, la structure du prélèvement en classe d'âge et de sexe n'aura pas à être modifiée pour conserver un rendement optimum (NILSEN *et al.* 2005). Dans ce contexte, la prédation n'aurait donc pas des retombées économiques locales trop négatives favorisant l'acceptation des prédateurs par les populations locales.

Les ongulés sauvages ne sont pas les seules victimes du loup, et les dégâts causés par ce prédateur sur le cheptel domestique sont probablement la cause principale du rejet de l'espèce. Si la domestication a fait perdre aux moutons et aux chèvres une grande partie de leurs comportements anti-prédateurs, ces derniers peuvent cependant être efficacement protégés contre le loup par la présence de chiens de protection et le parcage du cheptel la nuit (ESPUNO 2004). Du côté de la faune sauvage, dans une situation où la population de prédateurs est elle-même régulée, l'effet de la prédation sera proportionnellement moins important si les populations de proies sont à fortes densités (MESSIER 1994). Le système sera aussi plus stable dans ces conditions : proportionnellement, la prédation d'un nombre fixé de prédateurs devient plus fort quand la densité de proies diminue (NILSEN *et al.* 2005). Un consensus de gestion doit être trouvé pour satisfaire les engagements en terme de biodiversité, la demande des chasseurs, des éleveurs, et assurer la pérennité des populations prédatées. Dans ce contexte, une alternative pourrait consister à adapter les pratiques pastorales, permettre un prélèvement raisonné dans les populations de prédateurs, et maintenir des populations de proies en forte densité (*e.g.*, en prélevant plus de mâles que de femelles chez les espèces polygynes, sans tomber dans un excès potentiellement néfaste pour les populations, voir **Article 7**).

Le retour des prédateurs est une étape clé pour la restauration de la biodiversité. Leur fonction dans l'écosystème est fondamentale, d'autant que le nombre de chasseurs tend de manière générale à diminuer et que les populations de gibiers ont pour beaucoup atteint leur plus forte densité depuis des siècles. Le prédateur peut donc participer à limiter les dégâts du gibier sur l'agriculture, la sylviculture, les problèmes avec les usagers de la route (collisions), et les problèmes sanitaires, comme aux États-unis où les cerfs sont considérés comme un réservoir pour la maladie de Lyme (maladie zoonosique transmissible à l'Homme). De plus, le prédateur est reconnu pour avoir un rôle de "nettoyeur" dans les populations sauvages en éliminant les animaux malades, affaiblis, et en limitant ainsi la propagation des maladies (BALLARD *et al.* 2001). Dans un monde où plus de la moitié des gens vivent dans des zones urbaines et sont de plus en plus déconnectés de la nature (MILLER 2005), faire accepter les prédateurs nécessitera une concertation d'ensemble, ultime outil de réussite de toute politique de conservation qui permet de faire participer et de limiter au maximum les exclusions souvent génératrices de frustrations propres à la naissance de conflits (WILLIAMS *et al.* 2002).



Illustration : Robert Bateman

Références bibliographiques

Références

- AANES, R., SÆTHER, B.-E., & ORITSLAND, N. A. (2000). Fluctuations of an introduced population of Svalbard reindeer : the effects of density dependence and climatic variation. *Ecography*, 23 : 437–443.
- ADAMS, L. G. & DALE, B. W. (1998). Timing and synchrony of parturition in Alaskan caribou. *Journal of Mammalogy*, 79 : 287–294.
- ADAMS, L. G., SINGER, F. J., & DALE, B. W. (1995). Caribou calf mortality in Denali national park, Alaska. *Journal of Wildlife Management*, 59 : 584–594.
- ALBON, S. D., CLUTTON-BROCK, T. H., & GUINNESS, F. E. (1987). Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *Journal of Animal Ecology*, 56 : 69–81.
- ALBON, S. D. & LANGVATN, R. (1992). Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos*, 65 : 502–513.
- ALEXANDER, R. D., HOOGLAND, J. L., HOWARD, R. D., NOONAN, K. M., & SHERMAN, P. W. (1979). Sexual dimorphisms and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates and humans. In CHAGNON, N. & IRONS, W., editors, *Evolutionary biology and human social behavior : an anthropological perspective*, pages 402–435. Duxbury Press, N. Scituate, MA.
- ALTMAN, J. (1974). Observational study of behaviours : sampling methods. *Behaviour*, 491 : 227–267.
- ANDERSEN, R., HERFINDAL, I., & SÆTHER, B.-E. (2004). When range expansion rate is faster in marginal habitats. *Oikos*, 107 : 210–214.
- ANDERSEN, R. & SÆTHER, B.-E. (1996). *Elg i Norge*. Teknologisk Forlag, Trondheim, Norway.
- ANDERSSON, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, L. C. (1954). *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- ARAK, A. (1988). Sexual dimorphism in body size : a model and a test. *Evolution*, 42 : 820–825.
- ARIHAN, O. & BILGIN, C. C. (2001). Population biology and conservation of the Turkish mouflon (*Ovis gmelini anatolica* Valenciennes, 1856). In NAHLIK, A. & ULOTH, W., editors, *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon*, pages 31–36, Sopron, Hungary.
- ARMSWORTH, P. R. & ROUGHGARDEN, J. E. (2001). An invitation to ecological economics. *Trends in Ecology and Evolution*, 16 : 229–234.
- ARNASON, A. N. (1973). The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Research in Population Ecology*, 15 : 1–8.
- ARNASON, A. N., SCHWARZ, C. J., & GERRARD, J. M. (1991). Estimating closed population size and number of marked animals from sighting data. *Journal of Wildlife Management*, 55 : 718–730.
- ASHLEY, M. V., WILLSON, M. F., PERGAMS, O. R. W., O'DOWD, D. J., GENDE, S. M., & BROWN, J. S. (2003). Evolutionarily enlightened management. *Biological Conservation*, 111 : 115–123.
- ASHMOLE, N. P. (1963). The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis*, 103 : 458–473.
- ASHTON, K. G., TRACY, M. C., & DE QUEIROZ, A. (2000). Is Bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist*, 156 : 390–415.
- AUSTRHEIM, G., GUNILLA, E., OLSSON, A., & GRONTVEDT, E. (1999). Land-use impact on plant communities in semi-natural sub-alpine grasslands of Budalen, central Norway. *Biological Conservation*, 87 : 369–379.
- AUVRAY, F. (1983). *Recherche sur l'éco-éthologie du mouflon (Ovis ammon musimon S.) dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault) en vue de délimiter de nouveaux sites d'accueil*. PhD thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Toulouse, France.
- BABSKI, S.-P. (2004). Effets du brûlage dirigé et du gyrobroyage sur la dynamique de végétation du plateau du Caroux (Hérault, France). Technical report, UHP - Nancy 1, Faculté des Sciences, Nancy, France.
- BABSKI, S.-P., GAREL, M., MAILLARD, D., & DALERY, G. (2005). Impacts du brûlage dirigé et du débroussaillage mécanique sur la fréquentation d'une lande à bruyère et callune par le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault,

RÉFÉRENCES

- France). Rapport scientifique 2004, Etude et Recherche Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Paris, France.
- BALLARD, W. B., LUTZ, D., KEEGAN, T. W., CARPENTER, L. H., & DEVOS, J. C. (2001). Deer-predator relationships : a review of recent North American studies with emphasis on mule and black-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin*, 29 : 99–115.
- BALLARD, W. B. & TOBEY, R. W. (1981). Decreased calf production of moose immobilized with anectine administered from helicopter. *Wildlife Society Bulletin*, 9 : 207–209.
- BALLARD, W. B., WHITMAN, J. S., & REED, D. J. (1991). Population dynamics of moose in south-central Alaska. *Wildlife Monographs*, 114 : 5–49.
- BANNIKOV, A. G., ZHIRNOV, L. V., LEBEDEVA, L. S., & FANDEEV, A. A. (1961). *The biology of the saiga [In Russian]*. Moskovskoi Veterinarnoi Akademii, Moscow, Russia.
- BARBAULT, R. & CHEVASSUS-AU LOUIS, B. (2005). Biodiversité et crise de croissance des sociétés humaines : l'horizon 2010. In BARBAULT, R. & CHEVASSUS-AU LOUIS, B., editors, *Biodiversité. Science et gouvernance*, Paris, France. Association pour la Diffusion de la Pensée Française.
- BARONE, R. (1978). *Anatomie comparée des mammifères domestiques. III*. Ecole National Vétérinaire de Lyon, Lyon, France.
- BARRETT, M. W. (1982). Distribution, behavior, and mortality of pronghorns during a severe winter in Alberta. *Journal of Wildlife Management*, 46 : 991–1002.
- BASCOMPTE, J. & SOLE, R. V. (1998). Spatiotemporal patterns in nature. *Trends in Ecology and Evolution*, 13 : 173–174.
- BATES, D. M. & WATTS, D. G. (1988). *Nonlinear regression analysis and its applications*. Wiley, New York.
- BATESON, P. & BRADSHAW, E. L. (1997). Physiological effects of hunting red deer (*Cervus elaphus*). *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*, 264 : 1707–1714.
- BAUDIÈRE, A. (1962). Le Parc National du Caroux. Essai de synthèse climatique. *Bulletin de la Société Languedocienne de Géographie*, 33 : 169–186.
- BAUDIÈRE, A. (1970). *Recherches phytogéographiques sur la bordure méridionale du Massif Central français (Les Monts de l'Espinouse)*. PhD thesis, Université de Montpellier, Montpellier, France.
- BECKERMAN, A., BENTON, T. G., RANTA, E., KAITALA, V., & LUNDBERG, P. (2002). Population dynamics consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology and Evolution*, 17 : 263–269.
- BEDDINGTON, J. R. (1974). Age structure, sex ratio and population density in the harvesting of natural animal populations. *Journal of Applied Ecology*, 11 : 915–924.
- BEDDINGTON, J. R. & TAYLOR, D. B. (1973). Optimum age specific harvesting of a population. *Biometrics*, 29 : 801–809.
- BENDER, L. C., CARLSON, E., HAUFLE, J. B., & SCHMITT, S. M. (2003a). Body mass and antler development patterns of Rocky Mountain elk (*Cervus elaphus nelsoni*) in Michigan. *American Midland Naturalist*, 150 : 169–180.
- BENDER, L. C., GARY, J. R., & HAUFLE, J. B. (1994). Antler characteristics as an age discriminator in Michigan Elk (*Cervus elaphus*). *American Midland Naturalist*, 132 : 401–404.
- BENDER, L. C. & MILLER, P. J. (1999). Effects of elk harvest strategy on bull demographics and herd composition. *Wildlife Society Bulletin*, 27 : 1032–1037.
- BENDER, L. C., MYERS, W. L., & GOULD, W. R. (2003b). Comparison of helicopter and ground surveys for North American elk *Cervus elaphus* and mule deer *Odocoileus hemionus* population composition. *Wildlife Biology*, 9 : 199–205.
- BERDUCOU, C. (1979). Le mouflon aux Pyrénées. In ??, editor, *La grande faune pyrénéenne et des montagnes d'Europe*. Paris, France.
- BERGER, J. (1982). Female breeding age and lamb survival in desert bighorn sheep (*Ovis canadensis*). *Mammalia*, 46 : 183–190.
- BERGER, J. (1992). Facilitation of reproductive synchrony by gestation adjustment in gregarious mammals : a new hypothesis. *Ecology*, 73 : 323–329.

- BERGER, J. (1999). Anthropogenic extinction of top carnivores and interspecific animal behaviour : implications of the rapid decoupling of a web involving wolves, bears, moose and ravens. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266 : 2261–2267.
- BERGMANN, C. (1847). Über die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Göttinger Studien*, 3 : 595–708.
- BERRYMAN, A. A., ARCE, M. L., & HAWKINS, B. A. (2002). Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence. *Oikos*, 99 : 600–606.
- BIEBER, C. & RUF, T. (2005). Population dynamics in wild boar *Sus scrofa* : ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *Journal of Applied Ecology*, 42 : 1203–1213.
- BILDSTEIN, K. L. (1998). Long-term counts of migrating raptors : a role for volunteers in wildlife research. *Journal of Wildlife Management*, 62 : 435–445.
- BLEICH, V. C. (1998). Importance of observer experience in classifying mountain sheep. *Wildlife Society Bulletin*, 26 : 877–880.
- BLISS, L. C. (1962). Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. *Arctic*, 15 : 117–144.
- BLISS, L. C. (1971). Arctic and alpine plant life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2 : 405–438.
- BLONDEL, J., FERRY, C., & FROCHOT, B. (1970). La méthode des indices ponctuels d'abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par "stations écoute". *Alauda*, 38 : 55–71.
- BOISAUBERT, B. & GAILLARD, J.-M. (1995). Mieux connaître les populations de cervidés : des comptages aux bio-indicateurs. *Arborescences*, 56 : 3–6.
- BON, R. (1991). *Trajectoires sociales chez le Mouflon de Corse : rôle des processus d'attachement dans la sociogénèse*. PhD thesis, University Paul Sabatier, Toulouse, France.
- BON, R. & CUGNASSE, J.-M. (1992). Expanding and self-adjusting collar for mouflons. *Wildlife Society Bulletin*, 20 : 396–398.
- BON, R., CUGNASSE, J.-M., DUBRAY, D., GIBERT, P., HOUARD, T., & RIGAUD, P. (1991). Le Mouflon de Corse. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie*, 6 (Suppl.) : 67–110.
- BON, R., DARDAILLON, M., & ESTEVEZ, I. (1993a). Mating and lambing periods as related to age of female mouflon. *Journal of Mammalogy*, 74 : 752–757.
- BON, R., DUBOIS, M., & MAUBLANC, M.-L. (1993b). Does age influence between-rams companionship in Mouflon (*Ovis gmelini*). *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie*, 48 : 57–64.
- BON, R., GONZALES, G., IM, S., & BADIA, J. (1990). Seasonal grouping in female mouflons in relation to food availability. *Ethology*, 86 : 224–236.
- BON, R., GONZALEZ, G., BOSCH, M., & CUGNASSE, J.-M. (1992). Ram rut-involvement in a hunted population of mouflons. *Acta Theriologica*, 37 : 63–71.
- BON, R., RECARTE, J. M., GONZALES, G., & CUGNASSE, J.-M. (1995). Courtship and behavioral maturation of male mouflons. *Acta Theriologica*, 40 : 283–294.
- BONENFANT, C. (2004). *Rôle des contraintes évolutives dépendantes du sexe en biologie des populations. L'exemple du Cerf élaphe (Cervus elaphus L.)*. PhD thesis, Université Claude Bernard, Lyon, France.
- BONENFANT, C., GAILLARD, J.-M., KLEIN, F., & HAMANN, J.-L. (2005). Can we use the young : female ratio to infer ungulate population dynamics? An empirical test using red deer *Cervus elaphus* as a model. *Journal of Applied Ecology*, 42 : 361–370.
- BONENFANT, C., GAILLARD, J.-M., KLEIN, F., & LOISON, A. (2002). Sex- and age-dependent effects of population density on life-history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography*, 25 : 446–458.
- BONENFANT, C., GAILLARD, J.-M., KLEIN, F., & MAILLARD, D. (2004). Variation in harem size of red deer (*Cervus elaphus* L.) : the effects of adult sex ratio and age-structure. *Journal of Zoology, London*, 264 : 77–85.
- BOONSTRA, R. (2005). Equipped for life : the adaptive role of the stress axis in males mammals. *Journal of Mammalogy*, 86 : 236–247.

RÉFÉRENCES

- BOTELHO, H. (2000). Fire Torch Deliverable E1 - State of the art on prescribed burning ecological effects : public concerns versus scientific results. Review of the existing research results on prescribed fire effects on Mediterranean ecosystems. a. Effects on soil, b. Effects on fauna, c. Effects on vegetation, d. Effects on trees. Fire Torch Project Contrat N° ENV4-CT98-0715. Technical report, European Commission.
- BOURGEOIS, S. (1994). Essai de typologie du cornage du mouflon en France continentale. Technical report, Etablissement National d'Enseignement Supérieur Agronomique Dijonais., Dijon, France.
- BOURLIÈRE, F. (1969). Les techniques d'échantillonnage utilisables pour l'étude des populations de grands mammifères sauvages. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie*, 2 : 238–244.
- BOUSQUEL, V. (1999). Analyse historique de l'évolution de la végétation sur le Massif du Caroux-Espinouse. Rapport d'étude LIFE. Technical report, CEE, Montpellier, France.
- BOUSSÈS, P. & RÉALE, D. (1994). Valeur du masque facial comme critère d'âge des femelles de mouflons de Corse (*Ovis musimon*) dans la population de Kerguelen. *Mammalia*, 58 : 301–304.
- BOUSSÈS, P. & RÉALE, D. (1996). Syndrome d'insularité dans une population récente de mouflons (*Ovis musimon*) des îles Kerguelen. *Vie et Milieu Serie C-Biologie Terrestre*, 46 : 285–290.
- BOUSSÈS, P. & RÉALE, D. (1998). Biology of twinning and origin of an unusually high twinning rate in an insular mouflon population. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 63 : 147–153.
- BOUSSÈS, P., RÉALE, D., & CHAPUIS, J.-L. (1994). Mortalité hivernale massive dans la population de mouflons de Corse (*Ovis musimon*) de l'archipel subantarctique de Kerguelen. *Mammalia*, 58 : 211–223.
- BOWYER, R. T., VAN BALLEMBERGHE, V., & KIE, J. G. (1998). Timing and synchrony of parturition in alaskan moose : long-term versus proximal effect of climate. *Journal of Mammalogy*, 79 : 1332–1344.
- BOYCE, M. S. (1978). Climatic variability and body size variation in the Muskrats (*Ondatra zibethicus*) of North America. *Oecologia*, 36 : 1–20.
- BOYCE, M. S. (1979). Seasonality and patterns of natural selection for life histories. *American Naturalist*, 114 : 569–583.
- BOYER, A. & PLANIOL, M. (1948). *Traité de fauconnerie et autourserie*. Payot, Paris.
- BRIEDERMANN, L. (1992). Ergebnisse von Untersuchungen zur Reproduktion des Mufflons (*Ovis ammon musimon*). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 38 : 16–25.
- BROOKS, E. N. & LEBRETON, J.-D. (2002). Optimizing removals to control a metapopulation : application to the yellow legged herring gull (*Larus cachinnans*). *Ecological Modelling*, 136 : 269–284.
- BROWMAN, H. I. (2000). Evolution of fisheries science. *Marine Ecology Progress Series*, 208 : 299–313.
- BROWNIE, C., HINES, J. E., NICHOLS, J. D., POLLOCK, K. H., & HESTBECK, J. B. (1993). Capture-recapture studies for multiple strata including non-markovian transition. *Biometrics*, 49 : 1173–1187.
- BUBENIK, A. B. (1986). Taxonomic position of *Alcinae* Jerdon, 1874 and the history of the genus *Alces* Gray, 1821. *Alces*, 22 : 1–68.
- BUBENIK, G. A. (1998). Behavior. In FRANZMANN, A. W. & SCHWARTZ, C. C., editors, *Ecology and Management of the North American Moose*. Smithsonian Institution Press, London.
- BUCKLAND, S. T., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P., & LAAKE, J. L. (1993). *Distance sampling : estimating abundance of biological populations*. Chapman and Hall, London.
- BUCKLAND, S. T., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P., LAAKE, J. L., BORCHERS, D. L., & THOMAS, L. (2004). *Advanced distance sampling*. Oxford University Press, Oxford.
- BUCKLAND, S. T., GOUDIE, I. B. J., & BORCHERS, D. L. (2000). Wildlife population assessment : past developments and future directions. *Biometrics*, 56 : 1–12.
- BUNNELL, F. L. (1978). Horn growth and population quality in Dall sheep. *Journal of Wildlife Management*, 42 : 764–775.
- BUNNELL, F. L. (1982). The lambing period of mountain sheep : synthesis, hypotheses, and tests. *Canadian Journal of Zoology*, 60 : 1–14.
- BURNHAM, K. P. (1993). A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data. In

- LEBRETON, J.-D. & NORTH, P. M., editors, *Marked Individuals in the Study of Bird Population*, pages 199–214. Birkhäuser Verlag Basel, Switzerland.
- BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. (1998). *Model selection and inference : a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York.
- BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. (2001). Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research*, 28 : 111–119.
- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R., & LAAKE, J. L. (1980). Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs*, 72 : 1–202.
- BYERS, J. A. (1997). *American pronghorn : social adaptations and the ghosts of predators past*. University of Chicago Press, Chicago.
- BÉRUBÉ, C. H., FESTA-BIANCHET, M., & JORGENSEN, J. T. (1999). Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology*, 80 : 2555–2565.
- CABEZA, M. & MOILANEN, A. (2001). Design of reserve networks and the persistence of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 16 : 242–248.
- CALENGE, C. (2005). *Des outils statistiques pour l'analyse des semis de points dans l'espace écologique*. PhD thesis, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France.
- CAMARRA, J.-J., DUBARRY, E., & QUENETTE, P.-Y. (2002). Conservation et restauration de l'ours brun dans les Pyrénées. Etudes en cours. Rapport scientifique ONCFS 2001. Technical report, Etude et Recherche Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage., Paris, France.
- CAMPOS-ARCEIZ, A., TAKATSUKI, S., & LHAGVASUREN, B. (2004). Food overlap between Mongolian gazelles and livestock in Omnogobi, southern Mongolia. *Ecological Research*, 19 : 455–460.
- CARRANZA, J., ALARCOS, S., SANCHEZ-PRIETO, C. B., VALENCIA, J., & MATEOS, C. (2004). Disposable-soma senescence mediated by sexual selection in an ungulate. *Nature*, 432 : 215–218.
- CASWELL, H. (2000). *Matrix population models. 2nd edition*. Sinauer, Sunderland, MA.
- CATCHPOLE, E. A., FREEMAN, S. N., MORGAN, B. J. T., & HARRIS, M. P. (1998). Integrated recovery/recapture data analysis. *Biometrics*, 54 : 33–46.
- CATCHPOLE, E. A., MORGAN, B. J. T., COULSON, T. N., FREEMAN, S. N., & ALBON, S. D. (2000). Factors influencing Soay sheep survival. *Applied Statistics*, 49 : 453–472.
- CAUGHLEY, G. (1966). Mortality patterns in mammals. *Ecology*, 47 : 906–918.
- CAUGHLEY, G. (1974). Bias in aerial survey. *Journal of Wildlife Management*, 38 : 921–933.
- CAUGHLEY, G. (1977). *Analysis of vertebrate populations*. John Wiley & Sons, New York.
- CAUGHLEY, G. & CAUGHLEY, J. (1974). Estimating median date of birth. *Journal of Wildlife Management*, 38 : 552–556.
- CAUGHLEY, G. & SINCLAIR, A. R. E. (1994). *Wildlife Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, Boston, MA.
- CAUGHLEY, G., SINCLAIR, A. R. E., & SCOTT-KEMMIS, D. (1976). Experiments in aerial survey. *Journal of Wildlife Management*, 40 : 290–300.
- CEDERLUND, G., BERGQVIST, J., KJELLANDER, P., GILL, R., GAILLARD, J.-M., BOISAUBERT, B., BALLON, P., & DUNCAN, P. (1998). Managing roe deer and their impact on the environment : maximising the net benefits to society. In ANDERSEN, R., DUNCAN, P., & LINNELL, J. D. C., editors, *The European Roe Deer : the Biology of Success*, pages 337–372. Scandinavian University Press, Oslo, Norway.
- CEDERLUND, G., SAND, K. K. G., & PEHRSON, A. (1991). Body mass dynamics of moose calves in relation to winter severity. *Journal of Wildlife Management*, 55 : 675–681.
- CHAPUIS, J.-L., BOUSSÈS, P., & BARNAUD, G. (1994). Alien mammals, impact and management in the french subantarctic islands. *Biological Conservation*, 67 : 97–104.
- CHAPUIS, J.-L., BOUSSÈS, P., PISANU, B., & RÉALE, D. (2001). Comparative rumen and fecal diet microhistological determinations of European mouflon. *Journal of Range Management*, 54 : 239–242.
- CHARDONNET, P., DES CLERS, B., FISCHER, J., GERHOLD, R., JORI, F., & LAMARQUE, F. (2002). The value of wildlife. *Revue scientifique et technique de l'office international des epizooties*, 21 : 15–51.

RÉFÉRENCES

- CHAUVIÈRE, M. (1978). Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*) : étude de la population implantée dans le massif de Chaudun (Hautes-Alpes). Technical report, Mémoire ENITEF, Ecole National des Ingénieurs des Travaux des Eaux et Forêts, Nancy, France.
- CHEN, C., POLLOCK, K. H., & HOENIG, J. M. (1998). Combining change-in-ratio, index-removal, and removal models for estimating population size. *Biometrics*, 54 : 815–827.
- CHESSER, R. K., REUTERWALL, C., & RYMAN, N. (1982). Genetic differentiation of Scandinavian moose *Alces alces* populations over short geographical distances. *Oikos*, 39 : 125–130.
- CHOQUET, R., REBOULET, A.-M., PRADEL, R., GIMENEZ, O., & LEBRETON, J.-D. (2004). M-SURGE : new software specifically designed for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27 : 1–9.
- CIAIS, P., REICHSTEIN, M., VIOVY, N., GRANIER, A., OGE´E, J., ALLARD, V., AUBINET, M., BUCHMANN, N., BERNHOFER, C., CARRARA, A., CHEVALLIER, F., DE NOBLET, N., FRIEND, A. D., FRIEDLINGSTEIN, P., GRÜNWARD, T., HEINESCH, B., KERONEN, P., KNOHL, A., KRINNER, G., LOUSTAU, D., MANCA, G., MATTEUCCI, G., MIGLIETTA, F., OURCIVAL, J. M., PAPALE, D., PILEGAARD, K., RAMBAL, S., SEUFERT, G., SOUSSANA, J. F., SANZ, M. J., SCHULZE, E. D., VESALA, T., & VALENTINI, R. (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437 : 529–533.
- CIUCCI, P., BOITANI, L., & RICCI, S. (1998). Social patterns of mouflon (*Ovis gmelini*) in the northern Apennines (Italy). *Mammalia*, 62 : 442–446.
- CLEVELAND, W. S. (1979). Robust locally weighted regression and smoothing scatterplots. *Journal of the American Statistical Association*, 74 : 829–836.
- CLOBERT, J., LEBRETON, J.-D., ALLAINE, D., & GAILLARD, J.-M. (1994). The estimation of age-specific breeding probabilities from recaptures or resightings in vertebrate populations : II. Longitudinal models. *Biometrics*, 50 : 375–387.
- CLUTTON-BROCK, J. (1981). *Domesticated animals from early times*. Univervisty of Texas Press, Austin.
- CLUTTON-BROCK, T., PRICE, O., ALBON, S., & JEWELL, P. (1991). Persistent instability and population regulation in Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 60 : 593–608.
- CLUTTON-BROCK, T. H. & ALBON, S. D. (1982). Winter mortality in Red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology, London*, 198 : 515–519.
- CLUTTON-BROCK, T. H. & ALBON, S. D. (1985). Competition and population regulation in social mammals. In SIBLY, R. & SMITH, R., editors, *Behavioural Ecology (ecological consequences of adaptive behaviour)*, pages 557–576. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D., & GUINNESS, F. E. (1988). Reproductive success in male and female red deer. In CLUTTON-BROCK, T. H., editor, *Reproductive success*, pages 325–343. The University of Chicago Press, Chicago.
- CLUTTON-BROCK, T. H., COULSON, T. N., MILNER-GULLAND, E. J., THOMSON, D., & ARMSTRONG, H. M. (2002). Sex differences in emigration and mortality affect optimal management of deer population. *Nature*, 415 : 633–637.
- CLUTTON-BROCK, T. H., GUINNESS, F., & ALBON, S. D. (1982). *Red deer. Behaviour and ecology of two sexes*. Edinburgh University Press, Edinburgh, UK.
- CLUTTON-BROCK, T. H., IASON, G. R., & GUINNESS, F. E. (1987a). Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male an female Red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology, London*, 211 : 275–289.
- CLUTTON-BROCK, T. H., ILLIUS, A. W., WILSON, K., GRENFELL, B. T., MACCOLL, A. D. C., & ALBON, S. D. (1997a). Stability and instability in ungulate populations : an empirical analysis. *American Naturalist*, 149 : 195–219.
- CLUTTON-BROCK, T. H. & LONERGAN, M. E. (1994). Culling regimes and sex ratio biases in highland red deer. *Journal of Applied Ecology*, 31 : 521–527.
- CLUTTON-BROCK, T. H., MAJOR, M., ALBON, S. D., & GUINNESS, F. E. (1987b). Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effect on juvenile survival. *Journal of Animal Ecology*, 56 : 53–67.
- CLUTTON-BROCK, T. H., MAJOR, M., & GUINNESS, F. E. (1985). Population regulation in male and female red deer. *Journal of Animal Ecology*, 54 : 831–846.

- CLUTTON-BROCK, T. H., PRICE, O. F., ALBON, S. D., & JEWELL, P. A. (1992a). Early development and population fluctuations in Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 61 : 381–396.
- CLUTTON-BROCK, T. H., PRICE, O. F., & MACCOLL, A. D. (1992b). Mate retention, harassment, and the evolution of ungulate leks. *Behavioral Ecology*, 3 : 234–242.
- CLUTTON-BROCK, T. H., ROSE, K. E., & GUINNESS, F. E. (1997b). Density-related changes in sexual selection in red deer. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264 : 1509–1516.
- CLUTTON-BROCK, T. H., WILSON, K., & STEVENSON, I. (1997c). Density-dependent selection on horn phenotype in Soay sheep. *Philosophical Transactions : Biological Sciences*, 352 : 893–850.
- COLTMAN, D., PILKINGTON, J., KRUUK, L. E. B., WILSON, K., & PEMBERTON, J. (2001). Positive genetic correlation between parasite resistance and body size in a free-living ungulate population. *Evolution*, 55 : 2116–2125.
- COLTMAN, D. W., FESTA-BIANCHET, M., JORGENSEN, J. T., & STROBECK, C. (2002). Age-dependent sexual selection in bighorn rams. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269 : 165–172.
- COLTMAN, D. W., O'DONOGHUE, P., HOGG, J. T., & FESTA-BIANCHET, M. (2005). Selection and genetic (co)variance in bighorn sheep. *Evolution*, 59 : 1372–1382.
- COLTMAN, D. W., O'DONOGHUE, P., JORGENSEN, J. T., HOGG, J. T., STROBECK, C., & FESTA-BIANCHET, M. (2003). Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*, 426 : 655–658.
- COLTMAN, D. W., PILKINGTON, J. G., SMITH, J. A., & PEMBERTON, J. M. (1999). Parasite-mediated selection against inbred Soay sheep in a free-living, island population. *Evolution*, 53 : 1259–1267.
- CONOVER, D. O. & MUNCH, S. B. (2002). Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. *Science*, 297 : 94–95.
- CONOVER, W. J. (1971). *Practical nonparametric statistics*. Wiley, New York.
- CONOVER, W. J., JOHNSON, M. E., & JOHNSON, M. M. (1981). A comparative study of tests for homogeneity of variances, with applications to the outer continental shelf bidding data. *Technometrics*, 23 : 351–361.
- CONRADT, L., CLUTTON-BROCK, T. H., & GUINNESS, F. E. (1999). The relationship between habitat choice and lifetime reproductive success in female red deer. *Oecologia*, 120 : 218–224.
- COOK, R. D. & JACOBSON, J. O. (1979). A design for estimating visibility bias in aerial surveys. *Biometrics*, 35 : 735–742.
- CORMACK, R. M. (1964). Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, 51 : 429–438.
- CORNUET, J.-M., PIRY, S., LUIKART, G., ESTOUP, A., & SOLIGNAC, M. (1999). New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics*, 153 : 1989–2000.
- CORTI, R., CUGNASSE, J.-M., & DUBRAY, D. (1994). Le mouflon de Corse. Brochures techniques de l'Office National de la Chasse. Technical report, Direction de la recherche et du développement, ONCFS, Paris, France.
- COTÉ, S. D., FESTA-BIANCHET, M., & FOURNIER, F. (1998). Life-history effects of chemical immobilization and radiocollars on mountain goats. *Journal of Wildlife Management*, 62 : 745–752.
- COULSON, T. N., ALBON, S., GUINNESS, F., PEMBERTON, J., & CLUTTON-BROCK, T. H. (1997). Population substructure, local density, and calf winter survival in red deer (*Cervus elaphus*). *Ecology*, 78 : 852–863.
- COULSON, T. N., ALBON, S., PILKINGTON, J., & CLUTTON-BROCK, T. H. (1999). Small-scale spatial dynamics in a fluctuating ungulate population. *Journal of Animal Ecology*, 68 : 658–671.
- COULSON, T. N., CATCHPOLE, E. A., ALBON, S. D., MORGAN, B. J. T., PEMBERTON, J. M., CLUTTON-BROCK, T. H., CRAWLEY, M. J., & GRENFELL, B. T. (2001). Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science*, 292 : 1528–1531.
- COULSON, T. N., MILNER-GULLAND, E. J., & CLUTTON-BROCK, T. H. (2000). The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267 : 1771–1779.
- COULSON, T. N., ROHANI, P., & PASCUAL, M. (2004). Skeletons, noise and population growth : the end of an old debate? *Trends in Ecology and Evolution*, 19 : 359–364.

RÉFÉRENCES

- COURCHAMP, F., SAY, L., & PONTIER, D. (2000). Detection, identification and correction of a bias in an epidemiological study. *Journal of Wildlife Diseases*, 36 : 71–78.
- CRANSAC, N. (1997). *Déterminismes de la ségrégation entre les sexes chez le mouflon (Ovis gmelini) : rôle des caractéristiques de l'habitat*. PhD thesis, University Paul Sabatier, Toulouse, France.
- CRANSAC, N., GÉRARD, J.-F., MAUBLANC, M.-L., & PÉPIN, D. (1998). An example of segregation between age and sex classes only weakly related to habitat use in mouflon sheep (*Ovis gmelini*). *Journal of Zoology, London*, 244 : 371–378.
- CRANSAC, N. & HEWISON, A. J. M. (1997). Seasonal use and selection of habitat by mouflon (*Ovis gmelini*) : comparison of the sexes. *Behavioural Processes*, 41 : 57–67.
- CRANSAC, N., HEWISON, A. J. M., GAILLARD, J.-M., CUGNASSE, J.-M., & MAUBLANC, M.-L. (1997a). Patterns of mouflon (*Ovis gmelini*) survival under moderate environmental conditions : effects of sex, age, and epizootics. *Canadian Journal of Zoology*, 75 : 1867–1875.
- CRANSAC, N., VALET, G., CUGNASSE, J.-M., & RECH, J. (1997b). Seasonal diet of mouflon (*Ovis gmelini*) : comparison of populations sub-units and sex-age classes. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie*, 52 : 21–36.
- CRÊTE, M., ROBERT, J. T., & PETER, A. J. (1981). Optimization of moose harvest in southwestern Quebec. *Journal of Wildlife Management*, 45 : 598–611.
- CUGNASSE, J.-M. (1982a). Evolution démographique des mouflons dans le massif du Caroux. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 59 : 24–27.
- CUGNASSE, J.-M. (1982b). Les captures de mouflons par enclos-piège : bilan technique de 8 années d'expérimentation dans la réserve nationale de chasse du Caroux-Espinouse. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 59 : 21–36.
- CUGNASSE, J.-M. (1988). Les cornes, une cause de mortalité chez le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*). *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 128 : 27–29.
- CUGNASSE, J.-M. (1992). Mortalité hors plan de chasse chez les mouflons de Corse (*Ovis ammon musimon*) des monts du Caroux et de l'Espinouse (Hérault). *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 166 : 35–38.
- CUGNASSE, J.-M. (1993a). Problèmes posés par la flexibilité du comportement social du Mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*) pour le dénombrement, par "approche et affût combinés". *Gibier Faune Sauvage*, 10 : 77–80.
- CUGNASSE, J.-M. (1993b). Résultats de l'enquête sur le mouflon de Corse en France : les perspectives d'avenir. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 182 : 8–17.
- CUGNASSE, J.-M. (1994). Révision taxonomique des mouflons des îles méditerranéennes. *Mammalia*, 58 : 507–512.
- CUGNASSE, J.-M. (1995). L'animal sauvage peut-il être un atout économique? *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 156 : 22–25.
- CUGNASSE, J.-M. (1997a). Le mouflon en France. Résultats de l'enquête patrimoniale nationale. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 218 : 36–41.
- CUGNASSE, J.-M. (1997b). L'enzootie de kérato-conjonctivite chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault) à l'automne 1993. *Gibier Faune Sauvage*, 14 : 569–584.
- CUGNASSE, J.-M. (1997c). Les enquêtes de fréquentation : une écoute essentielle de la nature et des hommes en vue d'une gestion pérenne du patrimoine. In ROUSSILLON, D. R. D. L. . A. R. L., editor, *Fréquentation et accueil du public dans les espaces naturels*, pages 12–17, Béziers, France.
- CUGNASSE, J.-M. (2001). Mouflon (*Ovis gmelini musimon*) in France : past, present and future. In NAHLIK, A. & ULOTH, W., editors, *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon*, Sopron, Hungary.
- CUGNASSE, J.-M. (2003). Quelques propositions d'orientation pour la gestion et le développement du Mouflon méditerranéen. *Faune Sauvage*, 260 : 50–56.
- CUGNASSE, J.-M., BON, R., & GARCIA, A. (1990a). Le marquage visible du Mouflon (*Ovis ammon musimon*) dans la Réserve Nationale de Chasse du Caroux-Espinouse (Hérault) : efficacité, bilan et perspectives. In DUBRAY, D., editor, *Techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages*, Méze, France. FDC de l'Hérault (Montpellier).

- CUGNASSE, J.-M. & CHIAPPIN, D. (1992). Statut ancien et actuel du Chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans le département du Gard, perspectives. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 164 : 26–38.
- CUGNASSE, J.-M., DESCAVES, B., GILBERT, Y., LEMMET, S., & MARTINETTO, K. (1997). Chercheurs de champignons et déplacement des mouflons dans le massif de l'Espinouse. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 224 : 10–23.
- CUGNASSE, J.-M., GARCIA, M., & VEYRAC, T. (1985). Contribution à l'étude de la biologie de la reproduction du mouflon (*Ovis ammon musimon*), par examen post-mortem, dans le massif du Caroux-Espinouse. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 89 : 33–35.
- CUGNASSE, J.-M. & GAREL, M. (2003). Suivi de l'abondance des populations d'Ongulés sauvages en montagne : l'exemple du Mouflon méditerranéen. *Faune Sauvage*, 260 : 42–49.
- CUGNASSE, J.-M. & GAREL, M. (2005). Un mode de capture alternatif de l'agneau de mouflon : la buse de Harris. *Faune Sauvage*, 266 : 19–22.
- CUGNASSE, J.-M., GIBERT, P., & BOUCHET, J. (1998). Hybridation en nature de mouflons méditerranéens mâles avec des brebis domestiques. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 236 : 24–29.
- CUGNASSE, J.-M. & HOUSSIN, H. (1993). Acclimatation du mouflon en France : la contribution des réserves de l'Office national de la chasse. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 183 : 26–37.
- CUGNASSE, J.-M., LÉONARD, Y., VÉRAN, C., & BOUFFIER, J.-P. (1990b). Des mouflons de Corse de l'enclos domanial de Cadarache (13) introduits dans les Alpes-de-Haute-Provence : bilan et perspectives de gestion. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 149 : 47–48.
- CUGNASSE, J.-M., MARTINETTO, K., & DALERY, G. (2001a). Le régime alimentaire des mouflons et ses conséquences sur la conservation des habitats ouverts. Etude bibliographique. Rapport d'étude LIFE. Technical report, CEE, Montpellier, France.
- CUGNASSE, J.-M. & MAUBLANC, M.-L. (1985). Combien y a-t-il de mouflons dans le Caroux-Espinouse ? *Grands Gibiers*, 1 : 1–2.
- CUGNASSE, J.-M., MILHAU, B., & DALERY, G. (2001b). Techniques of capture and marking for mouflon. In NAHLIK, A. & ULOTH, W., editors, *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon*, pages 47–56, Sopron, Hungary.
- CURRY-LINDAHL, K. (1961). A note on the moose in Sweden. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie*, 1 : 110–112.
- CÔTÉ, S. D. & FESTA-BIANCHET, M. (2001). Birthdate, mass and survival in mountain goat kids : effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia*, 127 : 230–248.
- DAGET, P. & POISSONET, J. (1969). Analyse phyto-écologique des prairies : applications agronomiques. Document n° 48. Technical report, CNRS/CEPE.
- DALERY, G. (2005). Rapport technique sur le mouflon et sa gestion dans le massif du Caroux-Espinouse - perspectives pour les six prochaines années. Technical report, Groupement d'Intérêt Environnementale et Cynégétique, Fagairolles, France.
- DARROCH, J. N. (1961). The two sample capture-recapture census when tagging and sampling are stratified. *Biometrika*, 48 : 241–260.
- DARWIN, C. (1871). *The descent of Man and selection in relations to sex*. John Murray, London.
- DAUPHINÉ, T. C. J. & MCCLURE, R. L. (1974). Synchronous mating in Canadian Barren-Ground Caribou. *Journal of Wildlife Management*, 38 : 54–66.
- DE BEAUFORT, F. (1970). Les mouflons des Bauges. Etude de la population. *Bulletin Spécial du Conseil Supérieur de la Chasse*, 14 : 37–59.
- DEEVEY, E. S. (1947). Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology*, 22 : 283–314.
- DELGIUDICE, G. D., RIGGS, M. R., JOLY, P., & PAN, W. (2002). Winter severity, survival, and cause-specific mortality of female white-tailed deer in north-central Minnesota. *Journal of Wildlife Management*, 66 : 698–717.
- DELORME, D. (1989). The observer effect : a cause of bias in the application of the kilometric index of abundance (K.I.A.) to roe deer (*Capreolus capreolus*) census. *Gibier Faune Sauvage*, 6 : 309–314.

RÉFÉRENCES

- DEMMENT, M. W. & VAN SOEST, P. J. (1985). A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and non ruminant herbivores. *American Naturalist*, 125 : 641–672.
- DICKSON, B., YASHAYAEV, I., MEINCKE, J., TURRELL, B., DYE, S., & HOLFORT, J. (2002). Rapid freshening of the deep North Atlantic Ocean over the past four decades. *Nature*, 416 : 832–837.
- DOBSON, F. S. (1994). Measures of gene flow in the columbian ground squirrel. *Oecologia*, 100 : 190–195.
- DOUBLEDAY, W. G. (1975). Harvesting in matrix population models. *Biometrics*, 31 : 189–200.
- DOUGLAS, C. L. (2001). Weather, disease, and bighorn lamb survival during 23 years in Canyonlands National Park. *Wildlife Society Bulletin*, 29 : 297–305.
- DOUGLAS, C. L. & LESLIE JR., D. M. (1986). Influence of weather and density on lamb survival of desert mountain sheep. *Journal of Wildlife Management*, 50 : 153–156.
- DUBAS, J. W. & JEZIERSKI, W. (1989). Effekte der jagdlichen Auslese beim männlichen Rotwild. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 35 : 192–197.
- DUBOIS, M., BON, R., CRANSAC, N., & MAUBLANC, M.-L. (1994). Dispersal patterns of Corsican mouflon ewes : importance of age and proximate influences. *Applied Animal Behaviour Science*, 42 : 29–40.
- DUBOIS, M., GÉRARD, J.-F., & MAUBLANC, M.-L. (1992). Seasonal movements of female Corsican mouflon (*Ovis ammon*) in a Mediterranean mountain range, southern France. *Behavioural Processes*, 26 : 155–166.
- DUBOIS, M., KHAZRAIE, K., GUILHEM, C., MAUBLANC, M.-L., & LE PENDU, Y. (1996). Philopatry in mouflon rams during the rutting season : psycho-ethological determinism and functional consequences. *Behavioural Processes*, 35 : 93–100.
- DUBOIS, M., QUENETTE, P., BIDEAU, E., & MAGNAC, M. (1993). Seasonal range use by European mouflon rams in medium altitude mountains. *Acta Theriologica*, 38 : 185–198.
- DUBRAY, D. (1988). Abondance, structure et dynamique de la population de mouflons de Corse (*Ovis ammon musimon* S.) du secteur est du massif du Cinto (Haute-Corse), et analyse du rôle de protection de la réserve de l'Office National de la Chasse d'Asco. *Bulletin d'Ecologie*, 19 : 439–450.
- DUBRAY, D. (1991). Statut et gestion du mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*) en France en 1989. *Bull. Mens. Off. Nat. Chass.*, 154 : 30–36.
- DUBRAY, D. (1993). *Techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages*. F.D.C. Hérault, Montpellier.
- DUBRAY, D. & ROUX, D. (1990). Statut et gestion du mouflon (*Ovis ammon musimon* S.) en Corse. *Vie et Milieu Serie C-Biologie Terrestre*, 40 : 256–261.
- DUCHAMP, C., LEQUETTE, B., DAHIER, T., & ESPUNO, N. (2002). Le loup dans l'arc alpin. Dynamique de colonisation et état de conservation de l'espèce en 2002. *Faune Sauvage*, 257 : 39–54.
- DUNOYER DE NOIRMONT, J. (1867-1868). *Histoire de la chasse en France depuis les temps les plus reculés jusqu'à la révolution*. Mme Ve Bouchard-Huzard, Paris, France.
- DUPRAZ, F. (2004). *Etude des maladies abortives non réglementées chez les ongulés sauvages et domestiques de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage du Caroux-Espinouse. Conséquences pour la gestion sanitaire des populations*. PhD thesis, Ecole Vétérinaire de Lyon, Lyon, France.
- DUSEK, G. L., MACKIE, R. J., HERRIGES JR., J. D., & COMPTON, B. B. (1989). Population ecology of white-tailed deer along the lower Yellowstone river. *Journal of Wildlife Management*, 53 (Suppl.) : 60–65.
- EASTERLING, D. R., EVANS, J. L., GROISMAN, P. Y., KARL, T. R., KUNKEL, K. E., & AMBENJE, P. (2000). Observed variability and trends in extreme climate events : a brief review. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 81 : 417–425.
- EASTERLING, D. R., HORTON, B., JONES, P. D., PETERSON, T. C., KARL, T. R., PARKER, D. E., SALINGER, M. J., RAZUVAYEV, V., PLUMMER, N., JAMASON, P., & FOLLAND, C. K. (1997). Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science*, 277 : 364–367.
- EASTERLY, T. G. & JENKINS, K. J. (1991). Forage production and use on Bighorn sheep winter range following spring burning in grassland and Ponderosa pine habitat. *Prairie Naturalist*, 23 : 193–200.
- EBERHARDT, L. L. (1985). Assessing the dynamics of wild populations. *Journal of Wildlife Management*, 49 : 997–1012.

- EBERHARDT, L. L. & SIMMONS, M. A. (1987). Calibrating population indices by double sampling. *Journal of Wildlife Management*, 51 : 665–675.
- ECCLES, T. R. & SHACKLETON, D. M. (1979). Recent records of twinning in North American mountain sheep. *Journal of Wildlife Management*, 43 : 974–976.
- EDENIUS, L., ERICSSON, G., & NÄSLUND, P. (2002). Selectivity by moose vs the spatial distribution of aspen : a natural experiment. *Ecography*, 25 : 289–294.
- EFRON, B. & TIBSHIRANI, R. (1993). *An Introduction to the Bootstrap*. Chapman & Hall, New York.
- EGERTON, F. N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. *Quarterly Review of Biology*, 48 : 322–350.
- ELTON, C. S. (1924). Periodic fluctuations in the number of animals : their cause and effects. *British Journal of Experimental Biology*, 2 : 119–163.
- EMERSON, J. D. & STRENIO, J. (1983). Boxplots and batch comparison. In HOAGLIN, D. C., MOSTELLER, F., & TUKEY, J. W., editors, *Understanding Robust and Exploratory Data Analysis*. John Wiley & Sons, New York.
- EMLEN, S. T. & ORING, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197 : 215–223.
- ERICSSON, G., BALL, J. P., & DANELL, K. (2002). Body mass of moose calves along an altitudinal gradient. *Journal of Wildlife Management*, 66 : 91–97.
- ERICSSON, G. & WALLIN, K. (1999). Hunter observations as an index of moose *Alces alces* population parameters. *Wildlife Biology*, 5 : 177–185.
- ERICSSON, G., WALLIN, K., BALL, J. P., & BROBERG, M. (2001). Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology*, 82 : 1613–1620.
- ERWIN, R. B. (1982). Observer variability in estimating numbers : an experiment. *Journal of Field Ornithology*, 53 : 159–167.
- ESPUNO, N. (2004). *Impact du Loup (Canis lupus) sur les ongulés sauvages et domestiques dans le massif du Mercantour*. PhD thesis, University Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- EXCOFFIER, L., ESTOUP, A., & CORNUET, J.-M. (2005). Bayesian analysis of an admixture model with mutations and arbitrarily linked markers. *Genetics*, 169 : 1727–1738.
- FAFARMAN, R. J. & WHITE, R. J. (1979). Factors influencing nighttimes road side counts of cottontail rabbits. *Journal of Wildlife Management*, 43 : 765–767.
- FAHRIG, L. & MERRIAM, G. (1994). Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology*, 8 : 50–59.
- FAIRBAIRN, D. J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism : pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28 : 659–687.
- FALIU, L., CUGNASSE, J.-M., AUVRAY, F., ORLIAC, D., & RECH, J. (1990). Le régime alimentaire du mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*) dans le massif du Caroux-Espinouse d'après l'analyse du contenu de 125 panes. *Revue de Médecine Vétérinaire*, 141 : 545–556.
- FARNSWORTH, G. L., POLLOCK, K. H., NICHOLS, J. D., SIMONS, T. R., HINES, J. E., & SAUER, J. R. (2002). A removal model for estimating detection probabilities from point-count surveys. *Auk*, 119 : 414–425.
- FAUDOT, C. (2003). Dynamique et gestion de la population de mouflons méditerranéens (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) du massif du Caroux-Espinouse (Hérault). Technical report, Université de Franche-Comté, Besançon, France.
- FERGUSON, S. H., BISSET, A., & MESSIER, F. (2000). The influence of density on growth and reproduction in moose *Alces alces*. *Wildlife Biology*, 6 : 31–39.
- FERGUSON-LEES, J. & CHRISTIE, D. A. (2001). *Raptors of the world*. C. Helm, London.
- FERNANDEZ-LLARIO, P. & MATEOS-QUESADA, P. (1998). Body size and reproductive parameters in the wild boar *Sus scrofa*. *Acta Theriologica*, 43 : 439–444.
- FERRER, M. & NEGRO, J. J. (2004). The near extinction of two large european predators : super specialist pay a price. *Conservation Biology*, 18 : 344–349.

RÉFÉRENCES

- FERRIÈRE, R., DIECKMANN, U., & COUVET, D. (2004). *Evolutionary conservation biology*. Cambridge university press, Cambridge.
- FESTA-BIANCHET, M. (1988a). Age-specific reproduction of bighorn ewes on Alberta, Canada. *Journal of Mammalogy*, 69 : 157–160.
- FESTA-BIANCHET, M. (1988b). Birthdate and survival in bighorn lambs (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology, London*, 214 : 653–661.
- FESTA-BIANCHET, M. (2003). Exploitative wildlife management as a selective pressure for the life-history evolution of large mammals. In FESTA-BIANCHET, M. & APOLLONIO, M., editors, *Animal Behavior and Wildlife Conservation*, pages 191–207. Island Press, Washington.
- FESTA-BIANCHET, M., BLANCHARD, P., GAILLARD, J.-M., & HEWISON, A. J. M. (2002). Tooth extraction is not an acceptable technique to age live ungulates. *Wildlife Society Bulletin*, 30 : 282–283.
- FESTA-BIANCHET, M., COLTMAN, D. W., TURELLI, L., & JORGENSEN, J. (2004). Relative allocation to horn and body growth in bighorn rams varies with resource availability. *Behavioral Ecology*, 15 : 305–312.
- FESTA-BIANCHET, M., GAILLARD, J.-M., & COTE, S. D. (2003). Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology*, 72 : 640–649.
- FESTA-BIANCHET, M., GAILLARD, J.-M., & JORGENSEN, J. (1998). Mass and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *American Naturalist*, 152 : 367–379.
- FESTA-BIANCHET, M., JORGENSEN, J. T., BÉRUBÉ, C. H., PORTIER, C., & WISHART, W. D. (1997). Body mass and survival of bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology*, 75 : 1372–1379.
- FESTA-BIANCHET, M., JORGENSEN, J. T., LUCHERINI, M., & WISHART, W. D. (1995). Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology*, 76 : 871–881.
- FESTA-BIANCHET, M., JORGENSEN, J. T., & RÉALE, D. (2000). Early development, adult mass, and reproductive success in bighorn sheep. *Behavioral Ecology*, 11 : 633–639.
- FISHER, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- FITZSIMMONS, N. N., BUSKIRK, S. W., & SMITH, M. H. (1995). Population history, genetic variability, and horn growth in bighorn sheep. *Conservation Biology*, 9 : 314–323.
- FLINN, M. V., GEARY, D. C., & WARD, C. V. (2005). Ecological dominance, social competition, and coalitionary arms races : Why humans evolved extraordinary intelligence. *Evolution and Human Behavior*, 26 : 10–46.
- FORCHHAMMER, M. C., CLUTTON-BROCK, T. H., LINDSTRÖM, J., & ALBON, S. D. (2001). Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology*, 70 : 721–729.
- FORMAN, R. T. T. (1995). *Land Mosaics : The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FORSYTH, D. M. (1999). Long-term harvesting and male migration in a New Zealand population of Himalayan tahr *Hemitragus jemlahicus*. *Journal of Applied Ecology*, 36 : 351–362.
- FOWLER, C. W. (1981). Density dependence as related to life history strategy. *Ecology*, 62 : 602–610.
- FOWLER, C. W. (1987). A review of density dependence in populations of large mammals. In GENOWAYS, H. H., editor, *Current Mammalogy*, volume 1, pages 401–441. Plenum, New York.
- FRANCE, J., DIJKSTRA, J., & DHANOA, M. S. (1996). Growth functions and their application in animal science. *Annales de Zootechnie*, 45 : 165–174.
- FRANCIS, C. M. & COOKE, F. (1993). A comparison of survival rate estimates from live recapture and dead recoveries of lesser snow geese. In LEBRETON, J.-D. & NORTH, P. M., editors, *Marked Individuals in the Study of Bird Population*, pages 169–183. Birkhäuser Verlag Basel, Switzerland.
- FRANZMANN, A. W. & SCHWARTZ, C. C. (1998). *Ecology and management of the north american moose*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- FREILICH, J. E. & LARUE, E. L. J. (1998). Importance of observer experience in finding desert tortoises. *Journal of Wildlife Management*, 62 : 590–596.
- FRETWELL, S. D. & LUCAS, H. L. (1970). On territorial behaviour and other factors influencing habitat

- distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, 19 : 16–36.
- FRISINA, M. R. (2002). Population status of Transcaspiian Urial (*Ovis orientalis [vugnei] arkal*) at Aktau Buzachinsky Nature Reserve, Kazakhstan. In *Biennial Symposium Northern Wild Sheep and Goat Council*, volume 13, pages 203–210.
- GAILLARD, J.-M. (1988). *Contribution à la dynamique des populations de grands mammifères : l'exemple du chevreuil (Capreaolus capreolus)*. PhD thesis, Université de Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France.
- GAILLARD, J.-M. (2006). Are moose a large deer ? : Some life history considerations. *Alces*, sous presse.
- GAILLARD, J.-M., ALLAINE, D., PONTIER, D., YOCOZ, N. G., & PROMISLOW, D. E. L. (1994). Senescence in natural populations of mammals : a reanalysis. *Evolution*, 48 : 509–516.
- GAILLARD, J.-M., ANDERSEN, R., DELORME, D., & LINNELL, J. D. C. (1998a). Family effects on growth and survival of juvenile roe deer. *Ecology*, 79 : 2878–2889.
- GAILLARD, J.-M., BOUTIN, J.-M., DELORME, D., VAN LAERE, G., DUNCAN, P., & LEBRETON, J.-D. (1997a). Early survival in roe deer : causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia*, 112 : 502–513.
- GAILLARD, J.-M., DELORME, D., BOUTIN, J.-M., VAN LAERE, G., & BOISAUBERT, B. (1996). Body mass of roe deer fawns during winter in two contrasting populations. *Journal of Wildlife Management*, 60 : 29–36.
- GAILLARD, J.-M., DELORME, D., BOUTIN, J.-M., VAN LAERE, G., BOISAUBERT, B., & PRADEL, R. (1993a). Roe deer survival patterns : a comparative analysis of contrasting populations. *Journal of Animal Ecology*, 62 : 778–791.
- GAILLARD, J.-M., DELORME, D., JULLIEN, J.-M., & TATIN, D. (1993b). Timing and synchrony of births in roe deer. *Journal of Mammalogy*, 74 : 738–744.
- GAILLARD, J.-M., FESTA-BIANCHET, M., DELORME, D., & JORGENSEN, J. (2000a). Body mass and individual fitness in female ungulates : bigger is not always better. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267 : 471–477.
- GAILLARD, J.-M., FESTA-BIANCHET, M., & YOCOZ, N. G. (1998b). Population dynamics of large herbivores : variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution*, 13 : 58–63.
- GAILLARD, J.-M., FESTA-BIANCHET, M., YOCOZ, N. G., LOISON, A., & TOÏGO, C. (2000b). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31 : 367–393.
- GAILLARD, J.-M., PONTIER, D., ALLAINE, D., LOISON, A., HERVE, J.-C., & HEIZMANN, A. (1997b). Variation in growth form and precocity at birth in eutherian mammals. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264 : 859–868.
- GAILLARD, J.-M., SEMPÉRÉ, A. J., BOUTIN, J.-M., LAERE, G. V., & BOISAUBERT, B. (1992). Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Canadian Journal of Zoology*, 70 : 1541–1545.
- GAILLARD, J.-M. & YOCOZ, N. (2003). Temporal variation in survival of mammals : a case of environmental canalization ? *Ecology*, 84 : 3294–3306.
- GAREL, M. (2002a). Analyse du rythme d'activité alimentaire du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) sous l'effet de la pression touristique dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault). Rapport M02. Technical report, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France.
- GAREL, M. (2002b). Dynamique et gestion d'une population d'ongulés : l'exemple du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault). Rapport technique de Diplôme d'Etudes Approfondies. Technical report, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France.
- GAREL, M., CUGNASSE, J.-M., GAILLARD, J.-M., LOISON, A., GIBERT, P., DOUVRE, P., & DUBRAY, D. (2005a). Reproductive output of female mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) : a comparative analysis. *Journal of Zoology, London*, 266 : 65–71.
- GAREL, M., CUGNASSE, J.-M., GAILLARD, J.-M., LOISON, A., SANTOSA, Y., & MAUBLANC, M.-L. (2005b). Effect of observer experience on the monitoring of a mouflon population. *Acta Theriologica*, 50 : 109–114.

RÉFÉRENCES

- GAREL, M., CUGNASSE, J.-M., LOISON, A., GAILLARD, J.-M., VUITON, C., & MAILLARD, D. (2005c). Monitoring the abundance of mouflon in South France. *European Journal of Wildlife Research*, 51 : 69–76.
- GAREL, M., CUGNASSE, J.-M., & MAILLARD, D. (2005d). Reliability of mouflon aging using morphological characteristics from observations in the field. *Wildlife Biology*, 11 : 229–235.
- GAREL, M., LOISON, A., GAILLARD, J.-M., CUGNASSE, J.-M., & MAILLARD, D. (2004). The effects of a severe drought on mouflon lamb survival. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271 (Suppl.) : S471–S473.
- GAREL, M., SOLBERG, E. J., SÆTHER, B.-E., HERFINDAL, I., & HØGDA, K.-A. (2006). The length of growing season and adult sex ratio affect sexual size dimorphism in moose. *Ecology*, 87 : 745–758.
- GARROT, R. A., EBERHARDT, L. L., WHITE, P. J., & ROTELLA, J. (2003). Climate-induced variation in vital rates of an unharvested large-herbivore population. *Canadian Journal of Zoology*, 81 : 33–45.
- GAUTHIER-CLERC, M., GENDNER, J.-P., RIBIC, J.-P., FRASER, W. R., WOEHLER, E. J., DESCAMPS, S., GILLY, C., LE BOHEC, C., & LE MAHO, Y. (2004). Long-term effects of flipper bands on penguins. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271 (Suppl.) : S423–S426.
- GAVIN, T. A., SHERMAN, P. W., YENSEN, E., & MAY, B. (1999). Population genetic structure of the northern idaho ground squirrel (*Spermophilus brunneus brunneus*). *Journal of Mammalogy*, 80 : 156–168.
- GEIST, V. (1966). Validity of horn segment counts in aging Bighorn sheep. *Journal of Wildlife Management*, 30 : 634–635.
- GEIST, V. (1971). *Mountain sheep : a study in behaviour and evolution*. University of Chicago press, Chicago, Illinois.
- GEIST, V. (1987). Bergmann's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology*, 65 : 1035–1038.
- GEIST, V. (1991). On the taxonomy of giant sheep (*Ovis ammon* Linnaeus, 1766). *Canadian Journal of Zoology*, 69 : 706–723.
- GELEZ, H. & FABRE-NYS, C. (2004). The "male effect" in sheep and goats : a review of the respective roles of the two olfactory systems. *Hormones and Behavior*, 46 : 257–271.
- GENTRY, A., CLUTTON-BROCK, J., & GROVES, C. P. (2004). The naming of wild animal species and their domestic derivatives. *Journal of Archeological Science*, 31 : 645–651.
- GEORGIADIS, N., HACK, M., & TURPIN, K. (2003). The influence of rainfall on zebra population dynamics : implications for management. *Journal of Applied Ecology*, 40 : 125–136.
- GIFFIN, J. G. (1979). Ecology of the mouflon sheep on Mauna Kea. Pittman-Robertson project No. W-17-R, Study no. R-III 1975-1979. Technical report, Department of land and natural resources, division of forestry and wildlife, Hawai.
- GILL, R. M. A. (1990). Monitoring the status of European and North American Cervids. The Global Environment Monitoring System Information Series No. 8. Technical report, United Nations Environment Programme, Nairobi, Kenya.
- GILPIN, M. (1987). Spatial structure and population vulnerability. In SOULÉ, M. E., editor, *Viable populations for conservation*, pages 125–139. Cambridge University press, Cambridge.
- GINDRE, R. (1979). Le mouflon en France. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 27 : 21–23.
- GINSBERG, J. R. & MILNER-GULLAND, E. J. (1994). Sex-biased harvesting and population dynamics in ungulates : implications for conservation and sustainable use. *Conservation Biology*, 8 : 157–166.
- GONZALES, G. (1984). *Ecoéthologie du Mouflon et de l'Isard dans le massif du Carlit (Pyénées Orientales)*. PhD thesis, University Paul Sabatier, Toulouse, France.
- GONZALES, G., BON, R., ESTEVEZ, I., & RECARTE, J. M. (2001). Behaviour of ewes (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) during the rut. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie*, 56 : 221–230.
- GONZALES-VOYER, A., FESTA-BIANCHET, M., & SMITH, K. G. (2001). Efficiency of aerial surveys of mountain goats. *Wildlife Society Bulletin*, 29 : 140–144.
- GORDON, I. J., HESTER, A. J., & FESTA-BIANCHET, M. (2004). The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *Journal of Applied Ecology*, 41 : 1021–1031.

- GRAUNT, J. (1662). *Natural and Political Observations Made upon the Bills of Mortality*. London.
- GRAY, G. G. & SIMPSON, C. D. (1980). Identification of Barbary sheep sex and age classes in the field. In SIMPSON, C. D., editor, *Proceedings of the Symposium on Ecology and Management of Barbary sheep*, pages 63–65, Texas, USA. Lubbock, Texas Tech University, Department of Range and Wildlife Management.
- GRAY, G. G. & SIMPSON, C. D. (1985). Horn growth and aging of free-ranging barbary sheep (*Ammotragus lervia*). *Mammalia*, 49 : 85–91.
- GRENFELL, B. T., WILSON, K., FINKENSTÄDT, B. F., COULSON, T. N., MURRAY, S., ALBON, S. D., PEMBERTON, J. M., CLUTTON-BROCK, T. H., & CRAWLEY, M. J. (1998). Noise and determinism in synchronized sheep dynamics. *Nature*, 394 : 674–677.
- GRIFFITH, B., DOUGLAS, D. C., WALSH, N. E., YOUNG, D. D., MCCABE, T. R., RUSSELL, D. E., WHITE, R. G., CAMERON, R. D., & WHITTEN, K. R. (2002). The Porcupine caribou herd. In DOUGLAS, D. C., REYNOLDS, P. E., & RHODE, E. B., editors, *Arctic Refuge Coastal Plain Terrestrial Wildlife Research Summaries*, pages 8–37. US Geological Survey, Biological Resources Division, Biological Science Report USGS/BRD/BSR-2002-0001.
- GROUPE CHEVREUIL, . (1999). La gestion des populations de chevreuil par l'utilisation d'indicateurs population-environnement. Fiche Technique n°95. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 244 (Suppl.) : 1–6.
- GRUVER, B. J., GUYNN, D. C., & JACOBSEN, H. A. (1984). Simulated effects of harvest strategy on reproduction in white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 48 : 535–541.
- GUINNESS, F. E., CLUTTON-BROCK, T. H., & ALBON, S. D. (1978). Factors affecting calf mortality in red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Animal Ecology*, 47 : 817–832.
- GUTHERY, F. S. & LUSK, J. J. (2004). Radiotelemetry studies : are we radiohandicapping northern bobwhites? *Wildlife Society Bulletin*, 32 : 194–201.
- HAAGENRUD, H. (1978). Layers of secondary dentine in incisors as age criteria in moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy*, 59 : 857–858.
- HADJISTERKOTIS, E. (1996). Herkunft, taxonomie und neuere entwicklung des Zyprischen mufflons (*Ovis gmelini ophion*). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 42 : 104–110.
- HADJISTERKOTIS, E. (2001). The Cyprus mouflon, a threatened species in a biodiversity "hotspot" area. In NAHLIK, A. & ULOTH, W., editors, *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon*, Sopron, Hungary.
- HADJISTERKOTIS, E. & BIDER, J. R. (1992). Dog predation on cyprus mouflon. *Caprinae News*, 6 : 17–20.
- HADJISTERKOTIS, E. & BIDER, J. R. (1993). Reproduction of Cyprus mouflon *Ovis gmelini ophion* in captivity and in the wild. *International Zoo Yearbook*, 32 : 125–131.
- HALL, L., KRAUSMAN, P., & MORRISON, M. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25 : 173–182.
- HALLETT, T. B., COULSON, T. N., PILKINGTON, J. G., CLUTTON-BROCK, T. H., PEMBERTON, J. M., & GRENFELL, B. T. (2004). Why large-scale climatic indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature*, 430 : 71–75.
- HAMLIN, K. L., PAC, D. F., SIME, C. A., DESIMONE, R. M., & DUSEK, G. L. (2000). Evaluating the accuracy of ages obtained by two methods for Montana ungulates. *Journal of Wildlife Management*, 64 : 441–449.
- HANSKI, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396 : 41–49.
- HANSKI, I. (1999). *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, New York.
- HARRIS, R. B. (1986). Reliability of trend lines obtained from variable counts. *Journal of Wildlife Management*, 50 : 165–171.
- HARRIS, R. B. & PLETSCHER, D. H. (2002). Incentives toward conservation of argali *Ovis ammon* : a case study of trophy hunting in western China. *Oryx*, 36 : 373–381.
- HARRIS, R. B., WALL, W. A., & ALLENDORF, F. W. (2002). Genetic consequences of hunting : what do we know and what should we do? *Wildlife Society Bulletin*, 30 : 634–643.

RÉFÉRENCES

- HARRISON, S. & TAYLOR, A. D. (1997). Empirical evidence for metapopulation dynamics. In HANSKI, I. & GILPIN, M. E., editors, *Metapopulation biology*, pages 27–42. Academic Press, San Diego.
- HARTL, G. B., KLEIN, F., WILLING, R., APOLLONIO, M., & LANG, G. (1995). Allozymes and the genetics of antler development in red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology*, 237 : 83–100.
- HARTL, G. B., LANG, G., KLEIN, F., & WILLING, R. (1991). Relationships between allozymes, heterozygosity and morphological characters in red deer (*Cervus elaphus*), and the influence of selective hunting on allele frequency distributions. *Heredity*, 66 : 343–350.
- HARTL, G. B., ZACHOS, F., & NADLINGER, K. (2003). Genetic diversity in European red deer (*Cervus elaphus* L.) : anthropogenic influences on natural populations. *Comptes Rendus Biologies*, 326 : S37–S42.
- HARVEY, P. H. & ZAMMUTO, R. M. (1985). Patterns of mortality and age at first reproduction in natural populations of mammals. *Science*, 315 : 319–320.
- HASS, C. C. (1997). Seasonality of births in bighorn sheep. *Journal of Mammalogy*, 78 : 1251–1260.
- HEDRICK, A. V. & TEMELES, E. T. (1989). The evolution of sexual dimorphism in animals : hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, 4 : 136–138.
- HEIMER, W. E., WATSON, S. M., & SMITH, T. C. (1984). Excess ram mortality in a heavily hunted Dall sheep population. In HOEFS, M., editor, *Proceedings of the Fourth Biennial Symposium of the Northern Wild Sheep and Goat Council*, volume 4, pages 425–432, Whitehorse, Yukon, Canada. Northern Wild Sheep and Goat Council.
- HEMMING, J. E. (1969). Cemental deposition, tooth succession, and horn development as criteria of age in Dall sheep. *Journal of Wildlife Management*, 33 : 552–558.
- HEROLDOVA, M. (1988a). Method of mouflon (*Ovis musimon*) diet research. *Folia Zoologica*, 37 : 113–120.
- HEROLDOVA, M. (1988b). The diet of mouflon (*Ovis musimon*) outside the growing period 1983–1984. *Folia Zoologica*, 37 : 309–318.
- HEROLDOVA, M. (1990). Trophic niches of the mouflon (*Ovis musimon*) and the sika deer (*Cervus nippon*) in the same biotope in winter. *Folia Zoologica*, 39 : 105–110.
- HEROLDOVA, M. (1996). Dietary overlap of three ungulate species in the Palava Biosphere Reserve. *Forest Ecology and Management*, 88 : 139–142.
- HEROLDOVA, M. & HOMOLKA, M. (2001). The introduction of mouflon into forest habitats : a desirable increasing of biodiversity? In NAHLIK, A. & ULOTH, W., editors, *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon*, pages 37–43, Sopron, Hungary.
- HESTBECK, J. B., NICHOLS, J. D., & MALECKI, R. A. (1991). Estimates of movement and site fidelity using mark-resight data of wintering Canada geese. *Ecology*, 72 : 523–533.
- HEWISON, A. J. M. (1996). Variation in the fecundity of roe deer in Britain : effects of age and body weight. *Acta Theriologica*, 41 : 187–198.
- HEWISON, A. J. M. & GAILLARD, J.-M. (2001). Phenotypic quality and senescence affect different components of reproductive output in roe deer. *Journal of Animal Ecology*, 70 : 600–608.
- HEWISON, A. J. M., VINCENT, J.-P., ANGIBAULT, J.-M., DELORME, D., VAN LAERE, G., & GAILLARD, J.-M. (1999). Tests of estimation of age from tooth wear on roe deer of known age : variation within and among populations. *Canadian Journal of Zoology*, 77 : 58–67.
- HIENDLEDER, S., KAUPE, B., WASSMUTH, R., & JANKE, A. (2001). Molecular analysis of wild and domestic sheep questions current nomenclature and provides evidence for domestication from two different subspecies. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269 : 893–904.
- HILL, K. (1982). Hunting and human evolution. *Journal of Human Evolution*, 11 : 521–544.
- HJELJORD, O. & HISTØL, T. (1999). Range-body mass interactions of a northern ungulate - a test of hypothesis. *Oecologia*, 119 : 326–339.
- HOBBS, N. T. & SPOWART, R. A. (1984). Effects of prescribed fire on nutrition of mountain sheep and mule deer during winter and spring. *Journal of Wildlife Management*, 48 : 551–560.
- HOEFS, M. (1978). Twinning in Dall Sheep. *Canadian Field-Naturalist*, 92 : 292–293.
- HOEFS, M. (1982). Contribution to morphometry and growth dynamics of the horns of muffedon rams (*Ovis ammon musimon*, Schreber 1782). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 28 : 145–162.

- HOEFS, M. & HADJISTERKOTIS, E. (1998). Horn characteristics of the Cyprus mouflon. In PERACINO, V., LOVARI, S., & BASSANO, B., editors, *Proceedings of the 2nd World Conference Mountain Ungulates*, pages 59–67, Saint Vincent (Aosta), Italy. Parco Natl. Gran Paradiso.
- HOEFS, M. & ROBERT, K. (1984). Reliability of aging old dall sheep ewes by the horn annulus technique. *Journal of Wildlife Management*, 48 : 980–982.
- HOFMANN, R. R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants : a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78 : 443–457.
- HOGG, J. T. (1984). Mating in bighorn sheep : multiple creative male strategies. *Science*, 225 : 526–529.
- HOLAND, Ø., MYSTERUD, A., RØED, K. H., COULSON, T. N., GJØSTEIN, H., WELADJI, R. B., & NIEMINEN, M. (2006a). Adaptive adjustment of offspring sex ratio and maternal reproductive effort in an iteroparous mammal. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 273 : 293–299.
- HOLAND, Ø., RØED, K. H., MYSTERUD, A., KUMPULA, J., NIEMINEN, M., & SMITH, M. E. (2003). The effect of sex ratio and male age structure on reindeer calving. *Journal of Wildlife Management*, 67 : 25–33.
- HOLAND, Ø., WELADJI, R. B., RØED, K. H., GJØSTEIN, H., KUMPULA, J., GAILLARD, J.-M., SMITH, M. E., & NIEMINEN, M. (2006b). Male age structure influences females' mass change during rut in a polygynous ungulate : the reindeer (*Rangifer tarandus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59 : 682–688.
- HOLLANDER, M. & WOLFE, D. A. (1973). *Non parametric statistical inference*. John Wiley & Sons, New York.
- HOMOLKA, M. (1991). The diet of mouflon (*Ovis musimon*) in the mixed forest habitat of the Dražanska Vrcjovina highland. *Folia Zoologica*, 40 : 193–201.
- HOOG, P. N. & EICHENLAUB, B. (2000). Animal movement extension to Arcview ver. 2.0.
- HOOK, D. (1998). Comparison of bighorn ram horn growth between original Sun River population and three transplanted populations : heredity or environment? In HURLEY, K., editor, *Proceedings of the 11th Biennial Symposium of the Northern Wild Sheep and Goat Council*, pages 216–220, Thermopolis, WY. The Northern Wild Sheep and Goat Council.
- HUGHES, L. (2000). Biological consequences of global warming : is the signal already. *Trends in Ecology and Evolution*, 15 : 56–61.
- HULME, P. E. (2005). Adapting to climate change : is there scope for ecological management in the face of a global threat? *Journal of Applied Ecology*, 42 : 784–794.
- HUNDERTMARK, K. J., THELEN, T. H., & BOWYER, R. T. (1998). Effects of population density and selective harvest on antler phenotype in simulated moose populations. *Alces*, 34 : 375–383.
- HUNDERTMARK, K. J., THELEN, T. H., & SCHWARTZ, C. C. (1993). Population and genetic effects of selective harvest strategies in moose : a modelling approach. *Alces*, 29 : 225–234.
- HURRELL, J. W., KUSHNIR, Y., OTTERSEN, G., & VISBECK, M. (2003). *The North Atlantic Oscillation : climatic significance and environmental impact*, volume 134. Geophysical Monograph Series.
- HURRELL, J. W. (1995). Decadal trends in the North Atlantic Oscillation : regional temperatures and precipitation. *Science*, 269 : 676–679.
- HUTCHINGS, J. A. (2000). Numerical assessment in the front seat, ecology and evolution in the back seat : time to change drivers in fisheries and aquatic sciences? *Marine Ecology Progress Series*, 208 : 299–303.
- IHAKA, R. & GENTLEMAN, R. (1996). R : A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5 : 299–314.
- IMS, R. (1995). Movement patterns related to spatial structures. In HANSSON, L., FAHRIG, L., & MERRIAM, G., editors, *Mosaic landscapes and ecological processes*, pages 85–109. Chapman & Hall, London.
- IMS, R. A. & YOCCOZ, N. G. (1997). Studying transfer in metapopulation : emigration, dispersal and colonisation. In HANSKI, I. & GILPIN, M. E., editors, *Metapopulation dynamics : ecology, genetics and evolution*, pages 247–265. Academic Press, San Diego, California.
- INTERNATIONAL COUNCIL FOR GAME & WILDLIFE CONSERVATION, . (1977). The game-trophies of the world. Technical report.

RÉFÉRENCES

- INTERNATIONAL COUNCIL FOR GAME & WILDLIFE CONSERVATION, . (1981). Medal categories for the game animals of the world. Technical report.
- IPCC, . (2002). Climate change and biodiversity. In GITAY, H., SUAREZ, A., WATSON, R. T., & DOKKEN, D., editors, *A Technical Paper of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge, UK. Cambridge University Press.
- JACHMANN, H. (2002). Comparison of aerial counts with ground counts for large African herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 39 : 841–852.
- JACHMANN, H., BERRY, P. S. M., & IMAE, H. (1995). Tusklessness in African elephant - a future trend. *African Journal of Ecology*, 33 : 230–235.
- JACKSON, C. H. N. (1939). The analysis of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 8 : 238–246.
- JACOBSON, A. R., PROVENZALE, A., VON HARDENBERG, A., BASSANO, B., & FESTA-BIANCHET, M. (2004). Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology*, 85 : 1598–1610.
- JAMES, F. C., MCCULLOCH, C. E., & WIEDENFELD, D. A. (1996). New approaches to the analysis of population trends in land birds. *Ecology*, 77 : 13–27.
- JARMAN, P. (1983). Mating system and sexual dimorphism in large, terrestrial, mammalian herbivores. *Biological Review*, 58 : 485–520.
- JEDRZEJEWSKI, W., JEDRZEJEWSKA, B., OKARMA, H., & RUPRECHT, A. L. (1992). Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Bialowieza National Park, Poland. *Oecologia*, 90 : 27–36.
- JENSEN, A. L. (1996). Density-dependent matrix yield equation for optimal harvest of age-structured wildlife populations. *Ecological Modelling*, 88 : 125–132.
- JOHNSON, A. R., WIENS, J. A., MILNE, B. T., & CRIST, T. O. (1992). Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, 7 : 63–75.
- JOLLY, R. G. (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, 52 : 225–247.
- JONZEN, N., LUNDBERG, P., & GARDMARK, A. (2001). Harvesting spatially distributed populations. *Wildlife Biology*, 7 : 197–203.
- JORGENSON, J. T., FESTA-BIANCHET, M., GAILLARD, J.-M., & WISHART, W. D. (1997). Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology*, 78 : 1019–1032.
- JORGENSON, J. T., FESTA-BIANCHET, M., & WISHART, W. D. (1993). Harvesting bighorn ewes : consequences for population size and trophy ram production. *Journal of Wildlife Management*, 57 : 429–435.
- JORGENSON, J. T., FESTA-BIANCHET, M., & WISHART, W. D. (1998). Effect of population density on horn development in bighorn rams. *Journal of Wildlife Management*, 62 : 1011–1020.
- JORGENSON, J. T., SAMSON, J., & FESTA-BIANCHET, M. (1991). Capturing and tagging free-ranging bighorn sheep. *Journal of Wildlife Diseases*, 27 : 733–734.
- JOURDAIN, E. (2003). *Etude des maladies abortives non réglementées chez les ongulés sauvages et domestiques de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage des Bauges*. Thèse vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon, Lyon, France.
- KAJI, K., OKADA, H., YAMANAKA, M., MATSUDA, H., & YABE, T. (2004). Irruption of a colonizing sika deer population. *Journal of Wildlife Management*, 68 : 889–899.
- KAMLER, J. F., LEE, R. M., DE VOS JR., J. C., BALLARD, W. B., & WHITLAW, H. A. (2002). Survival and cougar predation of translocated bighorn sheep in Arizona. *Journal of Wildlife Management*, 66 : 1267–1272.
- KAREIVA, P., MULLEN, A., & SOUTHWOOD, R. (1990). Population dynamics in spatially complex environments : theory and data. [and Discussion]. *Philosophical transactions of the royal society of London series B*, 330 : 175–190.
- KENDALL, W. L. & NICHOLS, J. D. (1995). On the use of secondary capture-recapture samples to estimates tempory emigration and breeding proportions. *Journal of Applied Statistics*, 22 : 751–762.
- KENDALL, W. L., NICHOLS, J. D., & HINES, J. E. (1997). Estimating temporary emigration using capture-recapture data with pollock's robust design. *Ecology*, 78 : 563–578.

- KENDALL, W. L., POLLOCK, K. H., & BROWNIE, C. (1995). A likelihood-based approach to capture-recapture estimation of demographic parameters under the robust design. *Biometrics*, 51 : 293–308.
- KENWARD, R. (1987). *Wildlife radio tagging*. Academic Press, London.
- KERR, J. T. & OSTROVSKY, M. (2003). From space to species : ecological applications for remote sensing. *Trends in Ecology and Evolution*, 18 : 299–305.
- KILTIE, R. A. (1982). Intraspecific variation in the mammalian gestation period. *Journal of Mammalogy*, 63 : 646–652.
- KING, D. (2005). Climate change : the science and the policy. *Journal of Applied Ecology*, 42 : 779–783.
- KING, R. & BROOKS, S. P. (2003). Survival and spatial fidelity of mouflons : the effect of location, age, and sex. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 8 : 486–513.
- KIRKPATRICK, M. & LANDE, R. (1989). The evolution of maternal characters. *Evolution*, 43 : 485–503.
- KLEIN, D. R. (1964). Range related differences in growth of deer reflected in skeletal ratios. *Journal of Mammalogy*, 45 : 601–622.
- KLEIN, D. R. (1965). Ecology of deer range in Alaska. *Ecological Monographs*, 35 : 259–284.
- KLEIN, D. R. (1970). Tundra ranges north of the boreal forest. *Journal of Range Management*, 23 : 8–14.
- KOKKO, H. (2001). Optimal and suboptimal use of compensatory responses to harvesting : timing of hunting as an example. *Wildlife Biology*, 7 : 141–150.
- KOMERS, P. E., BIRGERSSON, B., & EKVALL, K. (1999). Timing of estrus in fallow deer is adjusted to the age of available mates. *American Naturalist*, 153 : 431–436.
- KRUUK, L. E. B., CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D., PEMBERTON, J. M., & GUINNESS, F. E. (1999a). Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature*, 399 : 459–461.
- KRUUK, L. E. B., CLUTTON-BROCK, T. H., ROSE, K. E., & GUINNESS, F. E. (1999b). Early determinants of life time reproductive success differ between the sexes in red deer. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266 : 1655–1661.
- KRUUK, L. E. B., SLATE, J., PEMBERTON, J. M., BROTHERSTONE, S., GUINNESS, F. E., & CLUTTON-BROCK, T. H. (2002). Antler size in red deer : heritability and selection but no evolution. *Evolution*, 56 : 1683–1695.
- KRZANOWSKI, W. J. & MARRIOT, F. H. C. (1994). *Multivariate Analysis. Part 1 : Distributions, Ordination and Inference*. Edward Arnold, London.
- LACK, D. (1954). *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- LACK, D. (1966). *Population studies of birds*. Clarendon Press, Oxford.
- LANCIA, R. A., NICHOLS, J. D., & POLLOCK, K. H. (1994). Estimating the number of animals in wildlife populations. In BOOKHOUT, T. A., editor, *Research and management techniques for wildlife and habitats, 5th edn.*, pages 215–253. The Wildlife Society, Bethesda.
- LAND, R. (1978). Reproduction in young sheep : some genetic and environmental sources of variation. *Journal of Reproduction and Fertility*, 52 : 427–436.
- LANDELLE, P. (2005). L'évolution des statuts juridiques de la faune sauvage en France. Technical report, ONCF, Mission Conseil Juridique, Paris, France.
- LANG, P. (2004). Rapport de Monsieur Pierre Lang, député de la Moselle. Les Réserves de Chasse. Technical report, République française, assemblée nationale, Paris, France.
- LANGVATN, R. & ALBON, S. D. (1986). Geographic clines in body weight of Norwegian red deer : a novel explanation of Bergmann's rule? *Holarctic Ecology*, 9 : 285–293.
- LANGVATN, R., ALBON, S. D., BURKEY, T., & CLUTTON-BROCK, T. H. (1996). Climate, plant phenology and variation in age at first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 65 : 653–670.
- LANGVATN, R. & LOISON, A. (1999). Consequences of harvesting on age structure, sex ratio and population dynamics of Red deer *Cervus elaphus* in central Norway. *Wildlife Biology*, 5 : 213–223.
- LANGVATN, R., MYSTERUD, A., STENSETH, N. C., & YOCOZ, N. (2004). Timing and synchrony of ovulation in red deer constrained by short northern summers. *American Naturalist*, 163 : 763–772.
- LAPLACE, P. S. (1786). Sur les naissances, les mariages et les morts à Paris, depuis 1771 jusqu'en 1784 ;

RÉFÉRENCES

- et dans toute l'étendue de la France, pendant les années 1781 et 1782. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences de Paris*, Année 1783 : 693–702.
- LARKIN, J. L., MAEHR, D. S., COX, J. J., WICHROWSKI, M. W., & CRANK, R. D. (2002). Factors affecting reproduction and population growth in a restored elk *Cervus elaphus nelsoni* population. *Wildlife Biology*, 8 : 49–54.
- LARUE, J.-P. (2004). Tectonical and morphodynamical evolution of the southern Massif Central border, between the Cesse and Hérault rivers (France). *Bulletin de la société géologique de France*, 175 : 547–560.
- LAUDINAS, G. (2004). Ils veulent abattre les mouflons du Caroux. Ces mouflons de l'Espinouse qui font "devenir chèvre" le vigneron. *Le Midi Libre*, page 17.
- LAURIAN, C., OUELLET, J.-P., COURTOIS, R., BRETON, L., & ST-ONGE, S. (2000). Effects of intensive harvesting on moose reproduction. *Journal of Applied Ecology*, 37 : 515–531.
- LAVSUND, S., NYGREN, T., & SOLBERG, E. J. (2003). Status of moose populations and challenges to moose management in fennoscandia. *Alces*, 39 : 109–130.
- LAW, R. (1979). Optimal life histories under age-specific predation. *American Naturalist*, 114 : 399–417.
- LAW, R. (2000). Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science*, 57 : 659–668.
- LAW, R. (2002). Selective fishing and phenotypic evolution : past, present and future. In *2002 ICES Annual Science Conference and ICES Centenary*, Copenhagen, Denmark. ICES.
- LE CREN, E. D. (1965). A note on the history of mark-recapture population estimates. *Journal of Animal Ecology*, 34 : 453–454.
- LE PENDU, Y., BRIEDERMANN, L., GÉRARD, J.-F., & MAUBLANC, M.-L. (1995). Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behavioural Processes*, 34 : 67–80.
- LE PENDU, Y., GUILHEM, C., BRIEDERMANN, L., MAUBLANC, M.-L., & GÉRARD, J.-F. (2000). Interactions and associations between age and sex classes in mouflon sheep (*Ovis gmelini*) during winter. *Behavioural Processes*, 52 : 97–107.
- LEBERG, P. L. & SMITH, M. H. (1993). Influence of density on growth of white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, 74 : 723–731.
- LEBLANC, M., FESTA-BIANCHET, M., & JORGENSEN, J. T. (2001). Sexual size dimorphism in bighorn sheep (*Ovis canadensis*) : effects of population density. *Canadian Journal of Zoology*, 79 : 1661–1670.
- LEBRETON, J.-D. (2005). Dynamical and statistical models for exploited populations. *Australian and New Zealand Journal of Statistics*, 47 : 49–63.
- LEBRETON, J.-D., ALMERAS, T., & PRADEL, R. (1999). Competing events, mixture of information and multistrata recapture models. *Bird Study*, 46 : S39–S46.
- LEBRETON, J.-D., BURNHAM, K. P., CLOBERT, J., & ANDERSON, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals : a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62 : 67–118.
- LEBRETON, J.-D., HINES, J. E., PRADEL, R., NICHOLS, J. D., & SPENDELOW, J. A. (2003). Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. *Oikos*, 101 : 253–264.
- LEBRETON, J.-D., MORGAN, B. J. T., PRADEL, R., & FREEMAN, S. N. (1995). A simultaneous survival rate analysis of dead recovery and live recapture data. *Biometrics*, 51 : 1418–1428.
- LEBRETON, J.-D. & PRADEL, R. (2002). Multistate recapture models : modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics*, 29 : 353–369.
- LEE, S. E., PRESS, M. C., LEE, J. A., INGOLD, T., & KURTTILA, T. (2000). Regional effects of climate change on reindeer : a case study of the Muotkatunturi region in Finnish Lapland. *Polar Research*, 19 : 99–105.
- LEGAY, J.-M. & DEBOUZIE, D. (1985). *Introduction à une biologie des populations*. Masson, Paris, France.
- LEGRAND, C. (1992). *Régénération d'espèces arbustives méditerranéennes par rejet ou semis après brûlage dirigé et pâturage*. PhD thesis, Université de Droit, d'Economie et des Sciences d'Aix-Marseille.

Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, Marseille, France.

- LEIMGRUBER, P., MCSHEA, W. J., BROOKES, C. J., BOLOR-ERDENE, L., WEMMER, C., & LARSON, C. (2001). Spatial patterns in relative primary productivity and gazelle migration in the Eastern Steppes of Mongolia. *Biological Conservation*, 102 : 205–212.
- LEMBKE, M. (2005). *L'habitat alimentaire du bouquetin des Alpes (Capra i. ibex) au cours de la saison de végétation sur le massif de Belledonne - Sept Laux (Isère, France). Variations spatio-temporelles, effets du dimorphisme sexuel et implication pour sa gestion*. PhD thesis, Université de Savoie, Chambéry, France.
- LEOPOLD, A. (1933). *Game Management*. Charles Schribner's Sons, New York, 1st edition.
- LERESCHE, R. E. & RAUSCH, R. A. (1974). Accuracy and precision of aerial moose censusing. *Journal of Wildlife Management*, 38 : 175–182.
- LEVINS, R. (1968). *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- LEWIS, D. M. & ALPERT, P. (1997). Trophy hunting and wildlife conservation in Zambia. *Conservation Biology*, 11 : 59–68.
- LEWONTIN, R. C. & PROUT, T. (1956). Estimation of the number of different classes in a population. *Biometrics*, 12 : 211–223.
- LIGHT, M. E., SPARG, S. G., STAFFORD, G. I., & VAN STADEN, J. (2005). Riding the wave : South Africa's contribution to ethnopharmacological research over the last 25 years. *Journal of Ethnopharmacology*, 100 : 127–130.
- LINCOLN, F. C. (1930). Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. Technical report, Circular 118, U.S. Department of Agriculture.
- LINCOLN, G. A. (1998). Reproductive seasonality and maturation throughout the complete life-cycle in the mouflon ram (*Ovis musimon*). *Animal Reproduction Science*, 53 : 87–105.
- LINDNER, K. (1941). *La chasse préhistorique*. Payot, Paris, France.
- LINDSTEDT, S. L. & BOYCE, M. S. (1985). Seasonality, fasting endurance, and body size in mammals. *American Naturalist*, 125 : 873–878.
- LINDSTRÖM, J. (1998). Harvesting and sex differences in demography. *Wildlife Biology*, 4 : 213–221.
- LINDSTRÖM, J. (1999). Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 14 : 343–348.
- LINK, W. A. & SAUER, J. R. (1997). Estimation of population trajectories from count data. *Biometrics*, 53 : 488–497.
- LINNELL, J. D. C., AANES, R., & ANDERSEN, R. (1995). Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. *Wildlife Biology*, 1 : 209–223.
- LINNELL, J. D. C. & ANDERSEN, R. (1998). Timing and synchrony of birth in a hider species, the roe deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Zoology, London*, 244 : 497–504.
- LOE, L. E., BONENFANT, C., MYSTERUD, A., GAILLARD, J.-M., LANGVATN, R., KLEIN, F., CALENGE, C., ERGON, T., PETTORELLI, N., & STENSETH, N. C. (2005). Climate predictability and breeding phenology in red deer : timing and synchrony of rutting and calving in Norway and France. *Journal of Animal Ecology*.
- LOISON, A., APPOLINAIRE, J., JULLIEN, J.-M., & DUBRAY, D. (2006). How reliable are total counts to detect trends in population size of chamois *Rupicapra rupicapra* and *R. pyrenaica*? *Wildlife Biology*, 12 : 77–88.
- LOISON, A., FESTA-BIANCHET, M., GAILLARD, J.-M., JORGENSEN, J. T., & JULLIEN, J.-M. (1999a). Age-specific survival in five populations of ungulates : evidence of senescence. *Ecology*, 80 : 2539–2554.
- LOISON, A., GAILLARD, J.-M., PELABON, C., & YOCCOZ, N. (1999b). What factors shape sexual size dimorphism in ungulates. *Evolutionary Ecology Research*, 1 : 611–633.
- LOISON, A., JULLIEN, J.-M., & MENAUT, P. (1999c). Relationship between chamois and isard survival and variation in global and local climate regimes : contrasting examples from the Alps and Pyrenees. *Ecological Bulletins*, 47 : 126–136.
- LOISON, A. & LANGVATN, R. (1998). Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia*, 116 : 489–500.

RÉFÉRENCES

- LOISON, A., LANGVATN, R., & SOLBERG, E. J. (1999d). Body mass and winter mortality in red deer calves : disentangling sex and climate effects. *Ecography*, 22 : 20–30.
- LOOMIS, J., GRIFFIN, D., WU, E., & GONZALES-CABAN, A. (2002). Estimating the economic value of big game habitat production from prescribed fire using a time series approach. *Journal of Forest Economics*, 8 : 119–129.
- LOTKA, A. (1925). *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- LUDDENI, V. (1993). *Contribution à l'étude du croisement entre mouflon et mouton dans le parc national du Mercantour*. PhD thesis, Ecole Nationale Vétérinaire, Toulouse, France.
- LUDWIG, J. & PEUKERT, R. (1992). The significance of the horn length of mufflon rams (*Ovis ammon musimon* P.) for evaluating class quality. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 38 : 212–216.
- LUIKART, G. & ENGLAND, P. R. (1999). Statistical analysis of microsatellite DNA data. *Trends in Ecology and Evolution*, 14 : 253–256.
- LUKEFAHR, S. D. & JACOBSON, H. A. (1998). Variance component analysis and heritability of antler traits in white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 62 : 262–268.
- LÜPS, P., CAPT, S., & CRETENAND, Y. (2003). Der Mufflon *Ovis ammon musimon* in der Schweiz - eine geographische, wildkundliche und jagdliche Randerscheinung. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung*, 28 : 99–104.
- MAILLARD, D., DUNCAN, P., GAILLARD, J.-M., & GAULTIER, P. (1999). Le retour des grands mammifères sauvages dans la région méditerranéenne française. *Forêt Méditerranéenne*, 20 : 9–15.
- MAISELS, F. G. (1988). *The feeding ecology of the Cyprus mouflon *Ovis orientalis gmelin* 1774, In the Paphos Forest, Cyprus*. PhD thesis, University of Edinburgh, Edinburgh, UK.
- MANN, M. E., BRADLEY, R. S., & HUGHES, M. K. (1999). Northern hemisphere temperatures during the past millennium : Inferences, uncertainties, and limitations. *Geophysical Research Letters*, 26 : 759–762.
- MARKGREN, G. (1974). The moose in Fennoscandia. *Le Naturaliste Canadien*, 101 : 185–194.
- MARTIN, J. F. (1997). Length of the follicular phase, time of insemination, coïtal rate and the sex of offspring. *Human Reproduction*, 12 : 611–616.
- MARTINETTO, K. (1995). Le développement du tourisme est-il compatible avec le maintien d'un peuplement de grand gibier ? Technical report, DESS Ressources naturelles et Environnement, SCIFA de Metz, Metz, France.
- MARTINETTO, K. & CUGNASSE, J.-M. (2001). Reaction distance in Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) in the presence of hikers with a dog on the Caroux Plateau (Hérault, France). *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie*, 56 : 231–242.
- MARTINETTO, K., CUGNASSE, J.-M., & GILBERT, Y. (1998). La cohabitation du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) et des touristes dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault). *Gibier Faune Sauvage*, 15 : 905–919.
- MARTINEZ, M., RODRIGUEZ-VIGAL, C., JONES, O. R., COULSON, T. N., & SAN MIGUEL, A. (2005). Different hunting strategies select for different weights in red deer. *Biology letters*, 1 : 353–356.
- MARTINS, A. G., NETTO, N. T., AULAGNIER, S., BORGES, A., DUBOIS, M., VICENTE, L., GÉRARD, J.-F., & MAUBLANC, M.-L. (2002). Population subdivision among mouflon sheep (*Ovis gmelini*) ewes and ranging behaviour of rams during the rut. *Journal of Zoology, London*, 258 : 27–37.
- MASSOL, G. (1991). *La réserve nationale de faune du Caroux-Espinouse*. Imprimerie Maraval, Saint-Pons de Thomières, France.
- MASSOL, G. (2005). *Le Mouflon. Quel avenir pour les grands mammifères sauvages de montagne face à des activités humaines croissantes ?* Imprimerie Maraval, Saint-Pons de Thomières, France.
- MATHIEU, R. (2005). Le chamois, la chasse et le grand public. Ou comment la pression de chasse fabrique une faune génétiquement modifiée... *Epines Drômoises*, 126 : 16–17.
- MATTEI, C. (2006). Conservation et extension des populations de mouflons corses en Corse. Projet LIFE03NAT/F/000099. Rapport intermédiaire. Technical report, Parc Naturel Régional de Corse, Corte, France.
- MAUBLANC, M.-L., DUBOIS, M., BON, R., & LE PENDU, Y. (1994). Spatial organization of a corsican mouflon population *Ovis ammon musimon* determined by individual space use. In THOMPSON,

- I. D., editor, *Proceedings of the XXI Congress of the International Union of Game Biologists*, pages 343–347, Chalk River, Canada. Canadian Forest Service.
- MAUBLANC, M.-L., DUBOIS, M., TEILLAUD, P., & CUGNASSE, J.-M. (1992). Effects of recreational and hunting activities on the mouflon (*Ovis ammon musimon*) population of Caroux-Espinouse. In SPITZ, F., JANEAU, G., GONZALEZ, G., & AULAGNIER, S., editors, "Ongulés / Ungulates 91", *Proceedings of the International Symposium*, pages 611–615, Toulouse, France. SFPEM-IRGM.
- MAUDET, C. & DUBRAY, D. (2002). Comparison of the genetic structures of two Corsican mouflon (*Ovis gmelini musimon*) populations (Cinto/Asco and Bavella). Poster. In *IV International Mouflon Symposium*, Nuoro, Sardinia.
- MCCARTHUR, R. A., GEIST, V., & JOHNSTON, R. H. (1982). Cardiac and behavioral responses of mountain sheep to human disturbance. *Journal of Wildlife Management*, 46 : 351–358.
- MCCARTHUR, R. A., JOHNSTON, R. H., & GEIST, V. (1979). Factors influencing heart rate in free-ranging bighorn sheep : a physiological approach to the study of wildlife harassment. *Canadian Journal of Zoology*, 57 : 2010–2021.
- MCCBREARTY, S. & BROOKS, A. S. (2000). The revolution that wasn't : a new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of Human Evolution*, 39 : 453–563.
- MCCARTY, J. P. (2001). Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, 15 : 320–331.
- MCCUTHEN, H. E. (1977). A minimum breeding age for a desert bighorn ewe. *Southwestern Naturalist*, 22 : 153–155.
- MCELLIGOTT, A. G., GAMMELL, M. P., HARTY, H. C., PAINI, D. R., MURPHY, D. T., WALSH, J. T., & HAYDEN, T. J. (2001). Sexual size dimorphism in fallow deer (*Dama dama*) : do larger, heavier males gain greater mating success? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49 : 266–272.
- MCKINNEY, T., BOE, S. R., & DEVOS, J. C. (2003). GIS-based evaluation of escape terrain and desert bighorn sheep populations in Arizona. *Wildlife Society Bulletin*, 31 : 1229–1236.
- MENAB, B. K. (1971). On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, 52 : 845–854.
- MDUMA, S. A. R., SINCLAIR, A. R. E., & HILBORN, R. (1999). Food regulates the sderengeti wildebeest : a 40-year record. *Ecology*, 68 : 1101–1122.
- MECH, L. D., MCROBERTS, R. E., PETERSON, R. O., & PAGE, R. E. (1987). Relationship of deer and moose populations to previous winters' snow. *Journal of Animal Ecology*, 56 : 615–627.
- MEIRI, S. & DAYAN, T. (2003). On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography*, 30 : 331–351.
- MERILÄ, J., KRUK, L. E. B., & SHELDON, B. C. (2001). Cryptic evolution in a wild bird population. *Nature*, 412 : 76–79.
- MESSIER, F. (1991). The significance of limiting and regulating factors on the demography of moose and white-tailed deer. *Journal of Animal Ecology*, 60 : 377–393.
- MESSIER, F. (1994). Ungulate population models with predation : a case study with the North American moose. *Ecology*, 75 : 478–488.
- MESSIER, F. & CRÊTE, M. (1984). Body condition and population regulation by food resources in moose. *Oecologia*, 65 : 44–50.
- MICHELS, H., DECUYPERE, E., & ONAGBESAN, O. (2000). Litter size, ovulation rate and prenatal survival in relation to ewe body weight : genetic review. *Small Ruminant Research*, 38 : 199–209.
- MILLER, J. R. (2005). Biodiversity conservation and the extinction of experience. *Trends in Ecology and Evolution*, 20 : 430–434.
- MILNER, J. M., ELSTON, D. A., & ALBON, S. D. (1999). Estimating the contributions of population density and climatic fluctuations to interannual variation in survival of Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 68 : 1235–1247.
- MILNER-GULLAND, E. J. (1994). A population model for the management of the Saïga antelope. *Journal of Applied Ecology*, 31 : 25–39.
- MILNER-GULLAND, E. J., BENNETT, E. L., & THE SCB 2002 ANNUAL MEETING WILD MEAT GROUP, . (2003a). Wild meat : the bigger pictures. *Trends in Ecology and Evolution*, 18 : 351–357.
- MILNER-GULLAND, E. J., BUKREEVA, O. M., COULSON, T. N., LUSHCHEKINA, A. A., KHOLODOVA,

RÉFÉRENCES

- M. V., BEKENOV, A. B., & GRACHEV, I. A. (2003b). Reproductive collapse in saiga antelope harems. *Nature*, 422 : 135.
- MILNER-GULLAND, E. J., COULSON, T. N., & CLUTTON-BROCK, T. H. (2000). On harvesting a structured ungulate population. *Oikos*, 88 : 592–602.
- MILNER-GULLAND, E. J., COULSON, T. N., & CLUTTON-BROCK, T. H. (2004). Sex differences and data quality as determinants of income from hunting red deer *Cervus elaphus*. *Wildlife Biology*, 10 : 167–181.
- MINTA, S. & MANGEL, M. (1989). A simple population estimate based on simulation for capture-recapture and capture-resight data. *Ecology*, 70 : 1738–1751.
- MIQUELLE, D. G. (1990). Why don't bull moose eat during the rut? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27 : 145–151.
- MODAFFERI, R. D. & BECKER, E. F. (1997). Survival of radiocollared adult moose in lower Sustina river valley, southcentral Alaska. *Journal of Wildlife Management*, 61 : 540–549.
- MOEN, A. (1999). *National atlas of Norway : Vegetation*. Norwegian Mapping Authority, Hønefoss, Norway.
- MONELLO, R. J., MURRAY, D. L., & CASSIRER, E. F. (2001). Ecological correlates of pneumonia epizootics in bighorn sheep herds. *Canadian Journal of Zoology*, 79 : 1423–1432.
- MONTGELARD, C., NGUYEN, T. C., & DUBRAY, D. (1994). Genetic variability in French populations of the Coriscan mouflon (*Ovis ammon musimon*) : analysis of 2 blood proteins and red-cell blood groups. *Genetics Selection Evolution*, 26 : 303–315.
- MOORCROFT, P. R., ALBON, S. D., PEMBERTON, J. M., STEVENSON, I. R., & CLUTTON BROCK, T. H. (1996). Density-dependent selection in a fluctuating ungulate population. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263 : 31–38.
- MOORE, J. E., SCHEIMAN, D. M., & SWIHART, R. K. (2004). Field comparison of removal and modified double-observer modeling for estimating detectability and abundance of birds. *Auk*, 121 : 865–876.
- MOORE, P. D. (2005). Roots of stability. *Nature*, 437 : 959–961.
- MORELLET, N., CHAMPELY, S., GAILLARD, J.-M., BALLON, P., & BOSCARDIN, Y. (2001). The browsing index : new tool uses browsing pressure to monitor deer populations. *Wildlife Society Bulletin*, 29 : 1243–1252.
- MORRIS, P. (1972). A review of mammalian age determination methods. *Mammal Review*, 2 : 69–104.
- MOTTL, S. (1960). *Mufloni Zver, Biologi a chov*. S.Z.N., Prag.
- MUNDINGER, J. G. (1981). White-tailed deer reproductive biology in the Swan Valley, Montana. *Journal of Wildlife Management*, 45 : 132–139.
- MURPHY, E. C., SINGER, F. J., & NICHOLS, L. (1990). Effects of hunting on survival and productivity of Dall sheep. *Journal of Wildlife Management*, 54 : 284–290.
- MYSTERUD, A. (2006). The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology*, 12 : 129–141.
- MYSTERUD, A., COULSON, T. N., & STENSETH, N. C. (2002a). The role of males in the dynamics of ungulate populations. *Journal of Animal Ecology*, 71 : 907–915.
- MYSTERUD, A., HOLAND, Ø., ROED, K. H., GJOSTEIN, H., KUMPULA, J., & NIEMINEN, M. (2003). Effects of age, density and sex ratio on reproductive effort in male reindeer (*Rangifer tarandus*). *Journal of Zoology, London*, 261 : 341–344.
- MYSTERUD, A., LANGVATN, R., YOCCOZ, N., & STENSETH, N. C. (2001a). Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore : the effect of a variable topography. *Journal of Animal Ecology*, 70 : 915–923.
- MYSTERUD, A., SOLBERG, E. J., & YOCCOZ, N. G. (2005). Ageing and reproductive effort in male moose under variable levels of intra-sexual competition. *Journal of Animal Ecology*, 74 : 742–754.
- MYSTERUD, A., STEINHEIM, G., YOCCOZ, N., HOLAND, Ø., & STENSETH, N. C. (2002b). Early onset of reproductive senescence in domestics sheep, *Ovis aries*. *Oikos*, 97.
- MYSTERUD, A., STENSETH, N. C., YOCCOZ, N., LANGVATN, R., & STEINHEIM, G. (2001b). Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores. *Nature*, 410 : 1096–1099.

- MYSTERUD, A., YOCCOZ, N. G., STENSETH, N. C., & LANGVATN, R. (2000). Relationship between sex-ratio, climate and density in red deer : the importance of spatial scale. *Journal of Animal Ecology*, 69 : 959–974.
- NADLER, C. F., KOROBITSINA, K. V., HOFFMANN, R. S., & VORONTSOV, N. N. (1973). Cytogenic differentiation, geographic distribution, and domestication in Palearctic sheep (*Ovis*). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 38 : 109–125.
- NAHLIK, A. (2001). Fecundity and survival of mouflon and factors affecting them. In NAHLIK, A. & ULOTH, W., editors, *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon*, pages 22–30, Sopron, Hungary.
- NELIN, P. (1995). Radiocaesium uptake in moose in relation to home range and habitat composition. *Journal of Environmental Radioactivity*, 26 : 189–203.
- NEWTON, I. (1991). Concluding remarks. In PERRINS, C. M., LEBRETON, J.-D., & HIRONS, G. J. M., editors, *Bird populations studies : relevance to conservation and management*, pages 637–654. Oxford University Press, Oxford.
- NICHOLS, J. D. (1992). Capture-recapture models. *BioScience*, 42 : 94–102.
- NICHOLS, J. D., BROWNIE, C., HINES, J. E., POLLOCK, K. H., & HESTBECK, J. B. (1993). The estimation of exchanges among populations or subpopulations. In LEBRETON, J.-D. & NORTH, P. M., editors, *Marked individuals in the study of animal populations*, pages 265–279. Birkhäuser Verlag, Basel.
- NICHOLS, J. D., HINES, J. E., POLLOCK, K. H., HINZ, R. L., & LINK, W. A. (1994). Estimating breeding proportions and testing hypotheses about cost of reproduction with capture-recapture data. *Ecology*, 75 : 2052–2065.
- NICHOLS, J. D., HINES, J. E., SAUER, J. R., FALLON, F. W., FALLON, J. E., & HEGLUND, P. J. (2000). A double-observer approach for estimating detection probability and abundance from point counts. *Auk*, 117 : 393–408.
- NICHOLS, J. D. & KAISER, A. (1999). Quantitative studies of bird movement : a methodological review. *Bird Study*, 46 (Suppl.) : S289–S298.
- NICHOLS, J. D. & POLLOCK, K. H. (1990). Estimation of recruitment from immigration versus in situ reproduction using Pollock's robust design. *Ecology*, 71 : 21–26.
- NICHOLS, L. (1978). Dall sheep reproduction. *Journal of Wildlife Management*, 42 : 570–580.
- NICHOLSON, A. J. (1933). The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, 2 : 131–178.
- NILSEN, E. B., PETTERSEN, T., GUNDERSEN, H., MILNER, J. M., MYSTERUD, A., SOLBERG, E. J., ANDREASSEN, H. P., & STENSETH, N. C. (2005). Moose harvesting strategies in the presence of wolves. *Journal of Applied Ecology*, 42 : 389–399.
- NOVOA, C., MAGNANI, Y., GULIAC, P., ROCHE, P., BERGER, M., & ELLISON, L. (2002). La restauration des habitats de reproduction du tétras-lyre dans les Alpes du Nord. *Faune Sauvage*, 257 : 49–54.
- NOYES, J. H., JOHNSON, B. K., BRYANT, L. D., FINDHOLT, S. L., & THOMAS, J. (1996). Effects of bull age on conception dates and pregnancy rates of cow elk. *Journal of Wildlife Management*, 60 : 508–517.
- NOYES, J. H., JOHNSON, B. K., DICK, B. L., & KIE, J. G. (2). Effects of male age and female nutritional condition on elk reproduction. *Journal of Wildlife Management*, 66 : 1301–1307.
- O'CONNELL, J. F., HAWKES, K., & BLURTON JONES, N. G. (1999). Grandmothering and the evolution of *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*, 36 : 461–485.
- O'GARA, B. (1994). Report to trustees of the damon estate concerning mouflon on the Kahuku ranch. Technical report, University of Montana, USA.
- OWEN-SMITH, N. (1990). Demography of a large herbivore, the greater kudu *Tragelaphus strepsiceros* in relation to rainfall. *Journal of Animal Ecology*, 59 : 893–913.
- OWEN-SMITH, N. (1993). Comparative mortality rates of male and female kudus : the costs of sexual size dimorphism. *Journal of Animal Ecology*, 62 : 428–440.
- OZOGA, J. J. & VERME, L. J. (1985). Comparative breeding behavior and performance of yearling vs. prime-age white-tailed bucks. *Journal of Wildlife Management*, 49 : 364–372.

RÉFÉRENCES

- PAETH, H. & HENSE, A. (2005). Mean versus extreme climate in the Mediterranean region and its sensitivity to future global warming conditions. *Meteorologische Zeitschrift*, 14 : 329–347.
- PALO, R. T. & WALLIN, K. (1996). Variability in diet composition and dynamics of radiocaesium in Moose. *Journal of Applied Ecology*, 33 : 1077–1084.
- PALUMBI, S. R. (2001). Evolution - Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science*, 293 : 1786–1790.
- PARDON, P., SANCHIS, R., MARLY, J., LANTIER, F., PEPIN, M., & POPOFF, M. (1988). Salmonellose ovine due à *Salmonella abortusovis*. *Annales de Recherches Vétérinaire*, 19 : 221–235.
- PARKER, K. L., ROBBINS, C. T., & HANLEY, T. A. (1984). Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. *Journal of Wildlife Management*, 48 : 474–488.
- PATRIAT, F. (2000). *Proposition pour une chasse responsable et apaisée : rapport au Premier ministre*. Rapports Officiels. La Documentation française, Paris, France.
- PATTERSON, B. R. & POWER, V. A. (2002). Contributions of forage competition, harvest, and climate fluctuation to changes in population growth of northern white-tailed deer. *Oecologia*, 130 : 62–71.
- PELABON, C. (1994). *La sélection sexuelle chez le daim : une étude de l'investissement maternel et des stratégies de reproduction*. PhD thesis, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France.
- PELLETIER, F., HOGG, J. T., & FESTA-BIANCHET, M. (2004). Effect of chemical immobilization on social status of bighorn rams. *Animal Behaviour*, 67 : 1163–1165.
- PEMBERTON, J. M., ALBON, S. D., GUINNESS, F. E., & CLUTTON-BROCK, T. H. (1991). Counter-vailing selection in different fitness components in female red deer. *Evolution*, 45 : 93–103.
- PEMBERTON, J. M., ALBON, S. D., GUINNESS, F. E., CLUTTON-BROCK, T. H., & BERRY, R. J. (1988). Genetic variation and juvenile survival in red deer. *Evolution*, 42 : 921–934.
- PEREZ-BARBERIA, F. J., GORDON, I. J., & PAGEL, M. (2002). The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution*, 56 : 1276–1285.
- PETIT, E., AULAGNIER, S., BON, R., DUBOIS, M., & CROUAU-ROY, B. (1997). Genetic structure of populations of the Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini*). *Journal of Mammalogy*, 78 : 459–467.
- PETTORELLI, N., GAILLARD, J.-M., DUNCAN, P., OUELLET, J.-P., & VAN LAERE, G. (2001). Population density and small-scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia*, 128 : 400–405.
- PETTORELLI, N., GAILLARD, J.-M., MYSTERUD, A., DUNCAN, P., STENSETH, N. C., DELORME, D., VAN LAERE, G., TOÏGO, C., & KLEIN, F. (2006). Using a proxy of plant productivity (NDVI) to find key periods for animal performance : the case of roe deer. *Oikos*, 112 : 565–572.
- PETTORELLI, N., GAILLARD, J.-M., VAN LAERE, G., DUNCAN, P., KJELLANDER, P., LIBERG, O., DELORME, D., & MAILLARD, D. (2002). Variation in adult body mass in roe deer : the effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269 : 747–753.
- PETTORELLI, N., GAILLARD, J.-M., YOCOZ, N. G., DUNCAN, P., MAILLARD, D., DELORME, D., VAN LAERE, G., & TOÏGO, C. (2005a). The response of fawn survival to changes in habitat quality varies according to cohort quality and spatial scale. *Journal of Animal Ecology*, 74 : 972–981.
- PETTORELLI, N., VIK, J. O., MYSTERUD, A., GAILLARD, J.-M., TUCKER, C. J., & STENSETH, N. C. (2005b). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution*, 20 : 503–510.
- PETTORELLI, N., WELADJI, R. B., HOLAND, Ø., MYSTERUD, A., BREIE, H., & STENSETH, N. C. (2005c). The relative role of winter and spring conditions : linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biology Letters*, 1 : 24–26.
- PFEFFER, P. (1967). Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782) ; Position systématique, écologie et éthologie comparées. *Mammalia*, 31 (Suppl.) : 1–262.
- PFEFFER, P. & GENEST, H. (1969). Biologie comparée d'une population de mouflons de Corse (*Ovis ammon musimon*) du parc naturel du Caroux. *Mammalia*, 33 : 165–192.
- PFEFFER, P. & SETTIMO, R. (1974). Seasonal displacements and competition between Corsican sheep, Chamois and Ibex in the Reserve of Mercantour. *Mammalia*, 37 : 203–219.
- PICTON, H. D. (1979). A climate index and mule deer fawn survival in Montana. *International Journal*

- of *Biometeorology*, 23 : 115–122.
- PICTON, H. D. (1984). Climate and the prediction of reproduction of three ungulates species. *Journal of Applied Ecology*, 21 : 869–879.
- PIEGERT, H. & ULOTH, W. (2005). *Der Europäische Mufflon*. DSV-Verlag GmbH, Edition Natur Life, Hamburg, Germany.
- POJAR, T. M. (1981). A management perspective of population modeling. In FOWLER, C. & SMITH, T. D., editors, *Dynamics of Large Mammal Populations.*, pages 241–261. Wiley, New York, USA.
- POLLOCK, K. H. (1982). A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management*, 46 : 752–757.
- POLLOCK, K. H., KENDALL, W. L., & NICHOLS, J. D. (1993). The "robust" capture-recapture design allows components of recruitment to be estimated. In LEBRETON, J.-D. & NORTH, P. M., editors, *Marked individual on the study of bird population*. Birkhäuser Verlag Basel, Switzerland.
- POLLOCK, K. H., NICHOLS, J. D., BROWNIE, C., & HINES, J. E. (1990). Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*, 107 : 1–97.
- POLLOCK, K. H., NICHOLS, J. D., SIMONS, T. R., FARNSWORTH, G. L., BAILEY, L. L., & SAUER, J. R. (2002). Large scale wildlife monitoring studies : statistical methods for design and analysis. *Environmetrics*, 13 : 105–119.
- POLLOCK, K. H., WINTERSTEIN, S. R., BUNCK, C. M., & CURTIS, P. D. (1989). Survival analysis in telemetry studies : the staggered entry design. *Journal of Wildlife Management*, 53 : 7–15.
- PONTIER, D., RIOUX, N., & HEIZMANN, A. (1995). Evidence of selection on the orange allele in the domestic cat *Felis catus* : the role of social structure. *Oikos*, 73 : 299–308.
- POPLIN, F. (1979). Origine du mouflon de Corse dans un nouvelle perspective paléontologique, par marronnage. *Annales de génétique et de sélection animale*, 11 : 133–143.
- POPLIN, F. & VIGNE, J.-D. (1983). Observations sur l'origine des ovins en Corse. *Congrès Préhistoire de France*, 21 : 238–245.
- PORTIER, C. (1997). *Soins maternels et dynamique des populations d'ongulés : approches aux niveaux intra et inter-spécifiques*. PhD thesis, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France.
- PORTIER, C., FESTA-BIANCHET, M., GAILLARD, J.-M., JORGENSEN, J. T., & YOCOZ, N. G. (1998). Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology, London*, 245 : 271–278.
- POST, E., BOVING, P. S., PEDERSEN, C., & MACARTHUR, M. A. (2003). Synchrony between caribou calving and plant phenology in depredated and non-depredated populations. *Canadian Journal of Zoology*, 81 : 1709–1714.
- POST, E., FORCHHAMMER, M. C., & STENSETH, N. C. (1999a). Population ecology and the North Atlantic Oscillation (NAO). *Ecological Bulletins*, 47 : 117–125.
- POST, E., LANGVATN, R., FORCHHAMMER, M. C., & STENSETH, N. C. (1999b). Environmental variation shapes sexual dimorphism in red deer. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 96 : 4467–4471.
- POST, E. & STENSETH, N. C. (1998). Large-scale climatic fluctuation and population dynamics of moose and white-tailed deer. *Journal of Animal Ecology*, 67 : 537–543.
- POST, E. & STENSETH, N. C. (1999). Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology*, 80 : 1322–1339.
- POST, E., STENSETH, N. C., LANGVATN, R., & FROMENTIN, J.-M. (1997). Global climatic change and phenotypic variation among red deer cohorts. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264 : 1317–1324.
- POULLE, M.-L. (1995). Le suivi des loups dans le Parc national du Mercantour. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 201 : 36–43.
- POULLE, M.-L., CARLES, L., & LEQUETTE, B. (1997). Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (southeastern France). *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie*, 52 : 357–368.
- PRADEL, R. (1996). Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, 52 : 703–709.

RÉFÉRENCES

- PRADEL, R. (2005). Multievent : an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics*, 61 : 442–447.
- PRADEL, R., COOCH, E., & COOKE, F. (1995). Transient animals in a resident population of snow geese : local emigration or heterogeneity? *Journal of Applied Statistics*, 22 : 695–710.
- PRADEL, R., HINES, J. E., LEBRETON, J.-D., & NICHOLS, J. D. (1997). Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, 53 : 60–72.
- PULLIAINEN, E. (1974). Seasonal movements of moose in Europe. *Le Naturaliste Canadien*, 101 : 379–392.
- PULLIAM, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, 132 : 652–661.
- PULLIAM, H. R. & DANIELSON, B. J. (1991). Sources, sinks, and habitat selection : a landscape perspective on population dynamics. *The American Naturalist*, 137 (Suppl.) : S50–S66.
- PUTMAN, R. J., LANGBEIN, J., HEWISON, A. J. M., & SHARMA, S. K. (1996). Relative roles of density-dependent and density-independent factors in population dynamics of British deer. *Mammal Review*, 26 : 81–101.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, . (2005). *R : A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- RALLS, K. (1976). Mammals in which females are larger than males. *The Quarterly Review of Biology*, 51 : 245–276.
- RALLS, K. (1977). Sexual dimorphism in mammals : avian models and unanswered questions. *American Naturalist*, 111 : 917–938.
- RAMAKRISHNAN, V. & MEETER, D. (1993). Negative binomial cross-tabulation, with application to abundance data. *Biometrics*, 49 : 195–207.
- RAMSAY, M. A. & STIRLING, I. (1986). Long-term effects of drugging and handling free-ranging polar bears. *Journal of Wildlife Management*, 50 : 619–626.
- RANNALA, B. & MOUNTAIN, J. L. (1997). Detecting immigration by using multilocus genotype. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 94 : 9197–9201.
- RANTA, E., LAURILA, A., & ELMBERG, J. (1994). Reinventing the wheel : analysis of sexual dimorphism in body size. *Oikos*, 70 : 313–321.
- RATNER, S. & LANDE, R. (2001). Demographic and evolutionary responses to selective harvesting in populations with discrete generations. *Ecology*, 82 : 3093–3104.
- REED, B. C., BROWN, J. F., VANDERZEE, D., LOVELAND, T. R., MERCHANT, J. W., & OHLEN, D. O. (1994). Measuring phenological variability from satellite imagery. *Journal of Vegetation Science*, 5 : 703–714.
- REED, W. J. (1980). Optimum age-specific harvesting in a nonlinear population model. *Biometrics*, 36 : 579–593.
- REIMERS, E. (1983). Reproduction in wild reindeer in Norway. *Canadian Journal of Zoology*, 61 : 211–217.
- REIMERS, E. & NORDBY, Ø. (1968). Relationship between age and tooth cementum layers in Norwegian reindeer. *Journal of Wildlife Management*, 32 : 957–961.
- RENECKER, L. A. & SCHWARTZ, C. C. (1998). Food habits and feeding behavior. In FRANZMANN, A. W. & SCHWARTZ, C. C., editors, *Ecology and Management of the North American Moose*, pages 404–439. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- RIECK, W. (1975). Muffelwildalter. *Brochure de l'association des chasseurs d'Allemagne Fédérale*, ? : 1–10.
- RIGAUD, P. (1985). *Le mouflon (Ovis ammon musimon, Shreber 1782) dans le massif du Sancy (Puy de Dôme). Ecologie. Structure des populations. Régime alimentaire. Parasitisme*. PhD thesis, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France.
- RIGGS, R. A. & PEEK, J. M. (1980). Mountain sheep habitat-use patterns related to post-fire succession. *Journal of Wildlife Management*, 44 : 933–938.
- RISENHOVER, K. L. & BAILEY, J. A. (1985). Foraging ecology of mountain sheep : implications for habitat management. *Journal of Wildlife Management*, 49 : 797–804.
- RISENHOVER, K. L., BAILEY, J. A., & WAKELYN, L. A. (1988). Assessing the rocky mountain bighorn

- sheep management problem. *Wildlife Society Bulletin*, 16 : 346–352.
- RIVALS, F. (2002). *Les petits bovidés pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Étude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléocologique*. PhD thesis, Université de Perpignan, Perpignan, France.
- RIVALS, F., KACIMI, S., & MOUTOUSSAMY, J. (2004). Artiodactyls, favourite game of prehistoric hunters at the Caune de l'Arago Cave (Tautavel, France). Opportunist or selective hunting strategies? *European Journal of Wildlife Research*, 50 : 25–32.
- ROCHET, M.-J., CORNILLON, P.-A., SABATIER, R., & PONTIER, D. (2000). Comparative analysis of phylogenetic and fishing effects in life history patterns of teleost fishes. *Oikos*, 91 : 255–270.
- ROCK, A. (1942). Das Ansprechen lebenden Muffelwildes nach dem Alter. *Zeitschrift für Jagdkunde*, 4 : 75–85.
- RODOLAKIS, A. (1994). Chlamydirose et fièvre Q : agents d'avortements et zoonoses? *Point Vétérinaire*, 26 : 846–855.
- RODRIGUEZ, J., RODRIGUEZ, J., & RAMOS, M. (1988). Autumn diet selectivity of the Corsica mouflon (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782) on Tenerife (Canary Islands). *Mammalia*, 52 : 475–481.
- RODRIGUEZ PINERO, J. C., RODRIGUEZ LUENGO, J. L., & DOMINGUEZ CASANOVA, F. (1987). Datos sobre la alimentación del muflon de Corcega (*Ovis ammon musimon*) (Bovidae) en Tenerife, Islas Canarias. *Vieraea*, 17 : 11–18.
- ROFF, D. A. (1992). *The evolution of life histories : theory and analysis*. Chapman and Hall, New York.
- ROSE, K. E., CLUTTON-BROCK, T. H., & GUINNESS, F. E. (1998). Cohort variation in male survival and lifetime breeding success in red deer. *Journal of Animal Ecology*, 67 : 979–986.
- ROUSSET, E., RUSSO, P., PEPIN, M., & RAOULT, D. (2001). Épidémiologie de la fièvre Q animale. Situation en France. *Médecine et Maladies infectieuses*, 31 : 233–246.
- ROZOY, J.-G. (1998). Stratégies de chasse et territoires tribaux au mésolithique. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 95 : 525–536.
- RUBIN, E. S., BOYCE, W. M., & BLEICH, V. C. (2000). Reproductive strategies of desert bighorn sheep. *Journal of Mammalogy*, 81 : 769–786.
- RUBIN, E. S., BOYCE, W. M., JORGENSEN, M. C., TORRES, S. G., HAYES, C. L., O'BRIEN, C. S., & JESSUP, D. A. (1998). Distribution and abundance of bighorn sheep in the Peninsular Ranges, California. *Wildlife Society Bulletin*, 26 : 539–551.
- RUCKSTUHL, K. E. & NEUHAUS, P. (2000). Sexual segregation in ungulates : a new approach. *Behaviour*, 137 : 361–377.
- RUCKSTUHL, K. E. & NEUHAUS, P. (2002). Sexual segregation in ungulates : a comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews*, 77 : 77–96.
- RUTBERG, A. T. (1987). Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants : an interspecific test. *American Naturalist*, 130 : 692–710.
- RYDER, M. L. (1983). *Sheep and man*. Duckworth, Londres.
- RÉALE, D. & BOUSSÈS, P. (1999). Effects of summer and winter birth on growth of lambs in a feral sheep population. *Journal of Mammalogy*, 80 : 1028–1037.
- RÉALE, D., BOUSSÈS, P., & CHAPUIS, J.-L. (1999a). Nursing behaviour and mother-lamb relationships in mouflon under fluctuating population densities. *Behavioural Processes*, 47 : 81–94.
- RÉALE, D., BOUSSÈS, P., PISANU, B., & CHAPUIS, J.-L. (2000). Biannual reproductive cycle in the Kerguelen feral sheep population. *Journal of Mammalogy*, 81 : 169–178.
- RÉALE, D. & FESTA-BIANCHET, M. (2000). Mass-dependent reproductive strategies in wild bighorn ewes : a quantitative genetic approach. *Journal of Evolutionary Biology*, 13 : 679–688.
- RÉALE, D., FESTA-BIANCHET, M., & JORGENSEN, J. T. (1999b). Heritability of body mass varies with age and season in wild bighorn sheep. *Heredity*, 83 : 526–532.
- SADLEIR, R. M. F. S. (1969). The role of nutrition in the reproduction of wild mammals. *Journal of Reproduction and Fertility*, 6 (Suppl.) : 39–48.
- SANCHEZ, E., GALLARDO, C., GAERTNER, M. A., ARRIBAS, A., & CASTRO, M. (2004). Future climate

RÉFÉRENCES

- extreme events in the Mediterranean simulated by a regional climate model : a first approach. *Global and Planetary Change*, 44 : 163–180.
- 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.
- SAND, H. & CEDERLUND, G. (1996). Individual and geographical variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*). *Canadian Journal of Zoology*, 74 : 954–964.
- SAND, H., CEDERLUND, G., & DANELL, K. (1995). Geographical and latitudinal variation in growth patterns and adult body size of Swedish moose (*Alces alces*). *Oecologia*, 102 : 433–442.
- SANTIAGO-MORENO, J., LOPEZ-SEBASTIAN, A., GONZALEZ-BULNES, A., GOMEZ-BRUNET, A., & TORTONESE, D. (2001). The timing of the onset of puberty, extension of the breeding season, and length of postpartum anestrus in the female mouflon (*Ovis gmelini musimon*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 32 : 230–235.
- SANTOSA, Y. (1990). *Utilisation de paramètres eco-ethologiques pour la mise au point d'une méthode d'étude quantitative des populations de grands mammifères : exemple du mouflon (Ovis ammon musimon) du Caroux-Espinouse*. PhD thesis, Université Paul Sabatier (Toulouse III), Toulouse, France.
- SANTOSA, Y., MAUBLANC, M.-L., CUGNASSE, J.-M., & EYCHENNE, D. (1990). Influence de facteurs climatiques sur le rendement d'échantillonnages de mouflons (*Ovis ammon musimon*). *Gibier Faune Sauvage*, 7 : 365–375.
- SARNO, R. J., CLARK, W. R., BANK, M. S., PREXL, W. S., BEHL, M. J., JOHNSON, W. E., & FRANKLIN, W. L. (1999). Juvenile guanaco survival : management and conservation implications. *Journal of Applied Ecology*, 36 : 937–945.
- SAUER, J. R. & BOYCE, M. S. (1983). Density dependence and survival of elk in northwestern Wyoming. *Journal of Wildlife Management*, 47 : 31–37.
- SAÏDI, S. (2002). Mesure de l'impact d'un groupe de chevaux (*Equus caballus gmelini* Ant. *forma sylvaticus* Vet.) sur l'évolution de la flore et des formations végétales du domaine de La Peyroutarié : mise en place du protocole et état des lieux. Technical report, ONCFS, CNERA Faune de Montagne, Fagairolles, France.
- SCHALLER, G. B. (1977). *Mountain monarchs. Wild sheep and goats of the Himalaya*. Chicago University Press, Chicago.
- SCHERRER, V. (2003). *Réinventer la chasse pour le XXIème siècle*. Avis et rapports du conseil économique et social. Les Journaux Officiels, Paris, France.
- SCHULTE-HOSTEDDE, A., MILLAR, J. S., & HICKLING, G. J. (2005). Condition dependence of testis size in small mammals. *Evolutionary ecology research*, 7 : 143–149.
- SCHWARTZ, C. C. (1998). Reproduction, natality and growth. In FRANZMANN, A. W. & SCHWARTZ, C. C., editors, *Ecology and Management of the North American Moose*, pages 141–171. Smithsonian Institutional Press, Washington, DC.
- SCHWARTZ, C. C. & HUNDERTMARK, K. J. (1993). Reproductive characteristics of alaskan moose. *Journal of Wildlife Management*, 57 : 454–468.
- SCHWARTZ, C. C., REGELIN, W. L., & FRANZMANN, A. W. (1987). Seasonal weights dynamics of moose. *Swedish Wildlife Research*, 1 (Suppl.) : 301–309.
- SCHWARTZENBERG, R.-G. (2001). Discours d'introduction. In CNRS, editor, *Assises de la culture scientifique et technique*, Paris, France.
- SCHWARZ, C. J. & ARNASON, A. N. (1990). Use of tag-recovery information in migration and movement studies. *American Fisheries Society Symposium*, 7 : 588–603.
- SCHWARZ, C. J., BURNHAM, K. P., & ARNASON, A. N. (1988). Post-release stratification in band-recovery models. *Biometrics*, 44 : 765–785.
- SCHWARZ, C. J., SCHWEIGERT, J. F., & ARNASON, A. N. (1993). Estimating migration rates using tag-recovery data. *Biometrics*, 49 : 177–193.
- SCHWARZ, C. J. & SEBER, G. A. F. (1999). Estimating animal abundance : review III. *Statistical Science*, 14 : 427–456.
- SCHWARZ, C. J. & STOBO, W. T. (1997). Estimating temporary migration using the robust design.

- Biometrics*, 53 : 178–194.
- SCHÄR, C., VIDALE, P. L., LÜTHI, D., FREI, C., HÄBERLI, C., LINIGER, M. A., & APPENZELLER, C. (2004). The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, 427 : 332–336.
- SCRIBNER, K. T., SMITH, M. H., & JOHNS, P. E. (1989). Environmental and genetic components of antler growth in white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, 70 : 284–291.
- SEBER, G. A. F. (1965). A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, 52.
- SEBER, G. A. F. (1982). *The estimation of animal abundance and related parameters*. 2nd edition. Griffin, London.
- SEBER, G. A. F. (1986). A review of estimating animal abundance. *Biometrics*, 42 : 267–292.
- SEDDON, P. J., LAUNAY, F., VAN HEEZIK, Y., & BOWARDI, M. A. (1999). Methods for live trapping Houbara bustards. *Journal of Field Ornithology*, 70 : 169–181.
- SEIP, D. R. & BUNNELL, F. L. (1985). Nutrition of stone's sheep on burned and unburned ranges. *Journal of Wildlife Management*, 49 : 397–405.
- SERVANTY, S. (2003). Impacts de la chasse sur la biologie des populations de mammifères. Rapport bibliographique de Diplôme d'Etudes Approfondies. Technical report, Université Claude Bernard Lyon I, Lyon, France.
- SHACKLETON, D. M. (1991). Social maturation and productivity in bighorn sheep : are young males incompetent? *Applied Animal Behaviour Science*, 29 : 173–184.
- SHACKLETON, D. M. & LOVARI, S. (1997a). Classification adopted for the Caprinae survey. In SHACKLETON, D. M., editor, *Wild Sheep and goats and their relatives. Status survey and Conservation action Plan for Caprina*, pages 9–14. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge.
- SHACKLETON, D. M. & LOVARI, S. (1997b). Conservation of Eurasian wild sheep. An overview. In *Proceedings of the Second International Symposium on Mediterranean Mouflon*, pages 20–36, Cyprus.
- SHANNON, N. H., HUDSON, R. J., BRINK, V. C., & KITTS, W. D. (1975). Determinants of spatial distribution of rocky mountain bighorn sheep. *Journal of Wildlife Management*, 39 : 387–401.
- SHEA, S. M. & VANDERHOOF, R. E. (1999). Evaluation of a five-inch regulation for increasing antler size of harvested deer in northwest Florida. In *Proceedings of the Annual Southeastern Deer Study Group*, volume 22, pages 18–19.
- SHINE, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism : a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64 : 419–461.
- SHIPLEY, L. A., BLOMQUIST, S., & DANELL, K. (1998). Diet choices made by free-ranging moose in northern Sweden in relation to plant distribution, chemistry, and morphology. *Canadian Journal of Zoology*, 76 : 1722–1733.
- SIGOUIN, D., OUELLET, J.-P., & COURTOIS, R. (1997). Geographical variation in the mating and calving periods of moose. *Alces*, 33 : 85–95.
- SINCLAIR, A. R. E. & ARCESE, P. (1995). Population consequences of predation-sensitive foraging : the Serengeti wildebeest. *Ecology*, 76 : 882–891.
- SINGER, F. J. & ZEIGENFUSS, L. C. (2002). Influence of trophy hunting and horn size on mating behavior and survivorship of mountain sheep. *Journal of Mammalogy*, 83 : 682–698.
- SINGER, F. J., ZEIGENFUSS, L. C., & SPICER, L. (2001). Role of patch size, disease, and movement in rapid extinction of bighorn sheep. *Conservation Biology*, 15 : 1347–1354.
- SKOGLAND, T. (1985). The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *Journal of Animal Ecology*, 54 : 359–374.
- SKOLE, D. & TUCKER, C. (1993). Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon : Satellite data from 1978 to 1988. *Science*, 260 : 1905–1909.
- SKONHOFT, A., YOCCOZ, N. G., STENSETH, N. C., GAILLARD, J.-M., & LOISON, A. (2002). Management of chamois (*Rupicapra rupicapra*) moving between a protected core area and a hunting area. *Ecological Applications*, 12 : 1199–1211.
- SLATE, J., KRUK, L. E. B., MARSHALL, T. C., PEMBERTON, J. M., & CLUTTON-BROCK, T. H. (2000). Inbreeding depression influences lifetime breeding success in a wild population of red deer (*Cervus elaphus*). *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267 : 1657–1662.

RÉFÉRENCES

- SLATKIN, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural population. *Science*, 236 : 787–792.
- SLATKIN, M. (1994). Gene flow and population structure. In REAL, L. A., editor, *Ecological genetics*, pages 3–17. Princeton University Press, Princeton.
- SLATKIN, M. (1995). A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics*, 139 : 457–62.
- SMITH, B. L. (1988a). Criteria for determining age and sex of American mountain goats in the field. *Journal of Mammalogy*, 69 : 395–402.
- SMITH, B. L. (1988b). Simulated field test of age and sex classification criteria for mountain goats. In SAMUEL, W. M., editor, *Proceedings of the Northern Wild Sheep and Goat Council Biennial Meeting*, pages 204–209, Edmonton, Alberta, Canada. Alberta Fish and Wildlife Division.
- SMITH, B. L. & ANDERSON, S. H. (1998). Juvenile survival and population regulation of the Jackson elk herd. *Journal of Wildlife Management*, 62 : 1036–1045.
- SMITH, D. W., DRUMMER, T. D., MURPHY, K. M., GUERNSEY, D. S., & EVANS, S. B. (2004). Winter prey selection and estimation of wolf kill rates in yellowstone national park, 1995–2000. *Journal of Wildlife Management*, 68 : 153–166.
- SMITH, R. H. & LECOUNT, A. (1979). Some factors affecting survival of desert mule deer fawns. *Journal of Wildlife Management*, 43 : 657–665.
- SMITH, T. S., HARDIN, P. J., & FLINDERS, J. T. (1999). Response of bighorn sheep to clear-cut logging and prescribed burning. *Wildlife Society Bulletin*, 27 : 840–845.
- SOLBERG, E. J., GRØTAN, V., ROLANDSEN, C. M., BRØSETH, H., & BRAINERD., S. (2005). Change-in-sex ratio as an estimator of population size for Norwegian moose. *Wildlife Biology*, 11 : 163–172.
- SOLBERG, E. J. & HEIM, M. (2002). Monitoring moose in Norway : see them, shoot them, measure them and eat them. *Moose and Deer*, (Suppl.) : 16–19.
- SOLBERG, E. J., JORDHOY, P., STRAND, O., AANES, R., LOISON, A., SÆTHER, B.-E., & LINNELL, J. D. C. (2001). Effects of density-dependence and climate on the dynamics of a Svalbard reindeer population. *Ecography*, 24 : 441–451.
- SOLBERG, E. J., LOISON, A., GAILLARD, J.-M., & HEIM, M. (2004). Lasting effects of conditions at birth on moose body mass. *Ecography*, 27 : 677–687.
- SOLBERG, E. J., LOISON, A., RINGSBY, T. H., SÆTHER, B.-E., & HEIM, M. (2002). Biased adult sex ratio can affect fecundity in primiparous moose *Alces alces*. *Wildlife Biology*, 8 : 117–128.
- SOLBERG, E. J., LOISON, A., SÆTHER, B.-E., & STRAND, O. (2000). Age-specific harvest mortality in a Norwegian moose *Alces alces* population. *Wildlife Biology*, 6 : 41–52.
- SOLBERG, E. J., ROLANDSEN, C., HEIM, M., GRØTAN, V., GAREL, M., SÆTHER, B.-E., BRØSETH, H., AUSTRHEIM, G., & HERFINDAL, I. (2006). Elgen i Norge sett med jegerøyne. En analyse av jaktmaterialet fra overvåk-ningsprogrammet for elg og det samlede Sett elg materialet for perioden 1968–2004. Technical report, Norsk institutt for naturforskning, Trondheim, Norway.
- SOLBERG, E. J. & SÆTHER, B.-E. (1994). Male traits as life-history variables : annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy*, 75 : 1069–1079.
- SOLBERG, E. J. & SÆTHER, B.-E. (1999). Hunter observations of moose *Alces alces* as a management tool. *Wildlife Biology*, 5 : 107–117.
- SOLBERG, E. J., SÆTHER, B.-E., STRAND, O., & LOISON, A. (1999). Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. *Journal of Animal Ecology*, 68 : 186–204.
- SOURIE, M. (2004). Impacts de la fermeture du milieu et des activités humaines sur la population de mouflons méditerranéens (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) du massif du Caroux-Espinouse (Hérault). Technical report, Ecole Nationale d'Ingenieurs des Travaux Agricoles de Bordeaux, Bordeaux, France.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46 : 337–365.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1988). Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 52 : 3–18.
- SPALDING, D. J. (1966). Twinning in bighorn sheep. *Journal of Wildlife Management*, 30 : 207.

- STAMPS, J. A. (1993). Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50 : 123–145.
- STEARNS, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- STEINHEIM, G., WELADJI, R., SKOGAN, T., ÅDNØY, T., SKJELVÅG, A. O., & HOLAND, Ø. (2004). Climatic variability and effects on ungulate body weight : the case of domestic sheep. *Annales Zoologici Fennici*, 41 : 525–538.
- STENSETH, N. C., MYSTERUD, A., OTTERSEN, G., HURRELL, J. W., CHAN, K.-S., & LIMA, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297 : 1292–1296.
- STENSETH, N. C., OTTERSEN, G., HURRELL, J. W., MYSTERUD, A., LIMA, M., CHAN, K.-S., YOCCOZ, N. G., & ADLANDSVIK, B. (2003). Studying climate effects on ecology through the use of climate indices : the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270 : 2087–2096.
- STEPHENS, P. A., FREY-ROOS, F., ARNOLD, W., & SUTHERLAND, W. J. (2002). Sustainable exploitation of social species : a test and comparison of models. *Journal of Applied Ecology*, 39 : 629–642.
- STEVENSON, I. R. & BANCROFT, D. R. (1995). Fluctuating trade-offs favour precocial maturity in male Soay sheep. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 262 : 267–275.
- STUBSJØEN, T., SÆTHER, B.-E., SOLBERG, E. J., HEIM, M., & ROLANDSEN, C. M. (2000). Moose (*Alces alces*) survival in three populations on northern Norway. *Canadian Journal of Zoology*, 78 : 1882–1830.
- SUTHERLAND, W. J. (1990). Evolution and fisheries. *Nature*, 344 : 814–815.
- SUTHERLAND, W. J. (2001). Sustainable exploitation : a review of principles and methods. *Wildlife Biology*, 7 : 131–140.
- SWENSON, J. E., WABAKKEN, P., SANDEGREN, F., BJARVALL, A., FRANZEN, R., & SODERBERG, A. (1995). The near extinction and recovery of brown bears in Scandinavia in relation to the bear management policies of Norway and Sweden. *Wildlife Biology*, 1 : 11–25.
- SÆTHER, B.-E. (1985). Annual variation in carcass weight of Norwegian moose in relation to climate along a latitudinal gradient. *Journal of Wildlife Management*, 49 : 977–983.
- SÆTHER, B.-E. (1997). Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores : a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 12 : 143–149.
- SÆTHER, B. E. & ANDERSEN, R. (1990). Resource limitation in a generalist herbivore, the moose *Alces alces* : ecological constraints on behavioural decisions. *Canadian Journal of Zoology*, 68 : 993–999.
- SÆTHER, B.-E., ANDERSEN, R., HJELJORD, O., & HEIM, M. (1996). Ecological correlates of regional variation in life history of the moose *Alces alces*. *Ecology*, 77 : 1493–1500.
- SÆTHER, B.-E., ENGEN, S., & SOLBERG, E. J. (2001). Optimal harvest of age-structured populations of moose *Alces alces* in a fluctuating environment. *Wildlife Biology*, 7 : 171–179.
- SÆTHER, B. E. & HAAGENRUD, H. (1985a). Geographical variation in body weight and sexual size dimorphism of Norwegian moose (*Alces alces*). *Journal of Zoology, London*, 206 : 83–96.
- SÆTHER, B.-E. & HAAGENRUD, H. (1985b). Life history of the moose *Alces alces* : relationship between growth and reproduction. *Holarctic Ecology*, 8 : 100–105.
- SÆTHER, B.-E. & HEIM, M. (1993). Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*) : the effects of environmental variability. *Journal of Animal Ecology*, 62 : 482–489.
- SÆTHER, B.-E., SOLBERG, E. J., & HEIM, M. (2003). Effects of altering sex ratio structure on the demography of an isolated moose population. *Journal of Wildlife Management*, 67 : 455–466.
- SÆTHER, B.-E., SOLBERG, E. J., HEIM, M., STACY, J. E., JACKOBSEN, K. S., & OLSTAD, R. (2004). Offspring sex ratio in moose *Alces alces* in relation to paternal age : an experiment. *Wildlife Biology*, 10 : 51–57.
- TENHUMBERG, B., TYRE, A. J., POPLE, A. R., & POSSINGHAM, H. P. (2004). Do harvest refuges buffer kangaroos against evolutionary responses to selective harvesting? *Ecology*, 85 : 2003–2017.
- TESTA, J. W. (2004). Population dynamics and life history trade-offs of moose (*Alces alces*) in south-central Alaska. *Ecology*, 85 : 1439–1452.

RÉFÉRENCES

- THELEN, T. H. (1991). Effects of harvest on antlers of simulated populations of Elk. *Journal of Wildlife Management*, 55 : 243–249.
- THIEBAUT, B. (1971). La transition climatique dans le massif de l'Agoût. *Vie et Milieu Serie C-Biologie Terrestre*, 22 : 167–206.
- THOMPSON, F. R., I., BURHANS, D. E., & ROOT, B. (2002). Effects of point count protocol on bird abundance and variability estimates and power to detect population trends. *Journal of Field Ornithology*, 73 : 141–150.
- TILMAN, D. & KAREIVA, P. (1997). *Spatial ecology : the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- TOMASSONE, R., DERVIN, C., & MASSON, J. (1993). *Modélisation de phénomènes biologiques*. Masson, Paris, France.
- TOMICZEK, H. (1985). The mouflon (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782) in the southern and western countries of Europe. In HOEFS, M., editor, *Northern Wild Sheep and Goat Council Special Report. Wild Sheep Distribution, Abundance, Management, and Conservation of the Sheep of the world and closely related mountain Ungulates*, pages 127–132.
- TOMICZEK, H. (1989). Altersansprache des Muffelwildes. *Der Anblick*, 6 : 254–257.
- TOÏGO, C. & GAILLARD, J.-M. (2002). Causes of sex-biased adult survival in ungulates : sexual size dimorphism, mating tactic or environment harshness? *Oikos*, 101 : 376–384.
- TOÏGO, C., GAILLARD, J.-M., & MICHALLET, J. (1997). Adult survival pattern of the sexually dimorphic Alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Canadian Journal of Zoology*, 75 : 75–79.
- TOÏGO, C., GAILLARD, J.-M., & MICHALLET, J. (1999). Cohort affects growth of males but not females in alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Journal of Mammalogy*, 80 : 1021–1027.
- TOÏGO, C., GAILLARD, J.-M., VAN LAERE, G., HEWISON, A. J. M., & MORELLET, N. (2006). How does environmental variation influence body mass, body size, and body condition? Roe deer as a case study. *Ecography*, 29 : 301–308.
- TRACEY, J. P., FLEMING, P. J. S., & MELVILLE, G. J. (2005). Does variable probability of detection compromise the use of indices in aerial surveys of medium-sized mammals? *Wildlife Research*, 32 : 245–252.
- TRENKEL, V. M., BUCKLAND, S. T., MCLEAN, C., & ELSTON, D. A. (1997). Evaluation of aerial line transect methodology for estimating red deer (*Cervus elaphus*) abundance in Scotland. *Journal of Environmental Management*, 50 : 39–50.
- TRIVERS, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In CAMPBELL, B., editor, *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*, pages 136–179. Aldine, Chicago.
- TRIVERS, R. L. (1976). Sexual selection and resource-accruing abilities in *Anolis garmani*. *Evolution*, 30 : 253–269.
- TSUKAMOTO, G. (1977). Evaluation of methods used in determining deer population trends. Technical report, Pittman-Robertson Job Performance Report W-48-7, Nevada Department of Fish and Game, USA.
- TUCK, G. & POSSINGHAM, H. (1994). Optimal harvesting strategies for a metapopulation. *Bulletin of Mathematical Biology*, 56 : 107–127.
- TUCKER, C. J., SLAYBACK, D. A., PINZON, J. E., LOS, S. O., MYNENI, R. B., & TAYLOR, M. G. (2001). Higher northern latitude normalized difference vegetation index and growing season trends from 1982 to 1999. *International Journal of Biometeorology*, 45 : 184–190.
- TUFTO, J. & CAVALLINI, P. (2005). Should wildlife biologists use free software? *Wildlife Biology*, 1 : 67–76.
- TURNER, W., SPECTOR, S., GARDINER, N., FLADELAND, M., STERLING, E., & STEININGER, M. (2003). Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in Ecology Evolution*, 18 : 306–314.
- TÜRCKE, F. & SCHMINCKE, S. (1965). *Das Muffelwild. Naturgeschichte*. Paul Parey, Hambourg.
- ULOTH, W. (1972). To the history of the distribution, introduction and cross-breeding of the Tyrrhenis mouflon in Europe and oversea. *Acta Theriologica*, 17 : 412–413.
- ULOTH, W. & PRIEN, S. (1985). The history of introductions of mouflon sheep (*Ovis ammon musimon*,

- Schreber 1782) in central and eastern Europe, and the development and management of these wild sheep populations. In HOEFS, M., editor, *Northern Wild Sheep and Goat Council Special Report. Wild Sheep Distribution, Abundance, Management, and Conservation of the Sheep of the world and closely related mountain Ungulates.*, pages 133–137.
- VALDEZ, R. (1976). Fecundity of wild sheep (*Ovis orientalis*) in Iran. *Journal of Mammalogy*, 57 : 762–763.
- VALDEZ, R., CARDENAS, M., & SANCHEZ, J. (1991). Disruptive mating behavior by subadult Armenian wild sheep in Iran. *Applied Animal Behaviour Science*, 29 : 165–171.
- VALIÈRE, N., FUMAGALLI, L., GIELLY, L., MIQUEL, C., LEQUETTE, B., POULLE, M.-L., WEBER, J.-M., ARLETTAZ, R., & TABERLET, P. (2003). Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. *Animal Conservation*, 6 : 83–92.
- VAN DEELEN, T. R., HOLLIS, K. M., ANCHOR, C., & ETTER, D. R. (2000). Sex affects age determination and wear of molariform teeth in white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 64 : 1076–1083.
- VAN HORNE, B. (1983). Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management*, 47 : 893–901.
- VAN SOEST, P. J. (1994). *Nutritional ecology of the ruminant. Second Edition*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- VAN VUREN, D. & COBLENTZ, B. E. (1989). Population characteristics of feral sheep on Santa Cruz Island. *Journal of Wildlife Management*, 53 : 306–313.
- VANDEL, J.-M. & STAHL, P. (2005). Distribution trend of the Eurasian lynx *Lynx lynx* populations in France. *Mammalia*, 69 : 145–158.
- VENABLES, W. N. & RIPLEY, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S. Fourth edition*. Springer, New York.
- VERME, L. J. (1977). Assessment of natal mortality in upper Michigan deer. *Journal of Wildlife Management*, 41 : 700–708.
- VERME, L. J. & OZOGA, J. J. (1981). Sex ratio of white-tailed deer and the estrus cycle. *Journal of Wildlife Management*, 45 : 710–715.
- VIGNE, J.-D. (1992). Zooarchaeology and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last age. *Mammal Review*, 22 : 87–96.
- VINCENT, J.-P., ANGIBAULT, J.-M., BIDEAU, E., & GAILLARD, J.-M. (1994). Le problème de la détermination de l'âge : une source d'erreur négligée dans le calcul des tables de vie transversales. *Mammalia*, 58 : 293–299.
- VINCENT, J.-P., GAILLARD, J.-M., & BIDEAU, E. (1991). Kilometric index as biological indicator for monitoring forest roe deer populations. *Acta Theriologica*, 36 : 315–328.
- VISSER, M. E., VAN NOORDWIJK, A. J., TINBERGEN, J. M., & LESSELLS, C. M. (1998). Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265 : 1867–1870.
- VOLTERRA, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118 : 558–560.
- WABAKKEN, P., SAND, H., LIBERG, O., & BJÄRVALL, A. (2001). The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978–1998. *Canadian Journal of Zoology*, 79 : 710–725.
- WAKELYN, L. A. (1987). Changing habitat conditions on bighorn sheep ranges in Colorado. *Journal of Wildlife Management*, 51 : 904–912.
- WALKER, M. D., INGERSOLL, R. C., & WEBBER, P. J. (1995). Effects of interannual climate variation on phenology and growth of two alpine forbs. *Ecology*, 76 : 1067–1083.
- WALLIN, K., CEDERLUND, G., & PEHRSON, A. (1996). Predicting body mass from chest circumference in moose *Alces alces*. *Wildlife Biology*, 2 : 53–58.
- WALTHER, G.-R., POST, E., CONVEY, P., MENZEL, A., PARMESANK, C., BEEBEE, T. J. C., FROMENTIN, J.-M., HOEGH-GULDBERG, O., & BAIRLEIN, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416 : 389–395.

RÉFÉRENCES

- WASER, P. M. & STROBECK, C. (1998). Genetic signatures of interpopulation dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 13 : 43–44.
- WATKINSON, A. R., GILL, J. A., & HULME, M. (2004). Flying in the face of climate change : a review of climate change, past, present and future. *Ibis*, 146 (Suppl.) : 4–10.
- WECKERLY, F. W. (1998). Sexual-size dimorphism : influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *Journal of Mammalogy*, 79 : 33–52.
- WELADJI, R., KLEIN, D. R., HOLAND, Ø., & MYSTERUD, A. (2002). Comparative response of *Rangifer tarandus* and other northern ungulates to climatic variability. *Rangifer*, 22 : 29–46.
- WELLER, K. E. (2001). The status of mouflon (*Ovis musimon*) in Europe. In NAHLIK, A. & ULOTH, W., editors, *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon*, pages 114–140, Sopron, Hungary.
- WHITAKER, D. M. (2003). The use of full-time volunteers and interns by natural-resource professionals. *Conservation Biology*, 17 : 330–333.
- WHITE, G. C. & BENNETTS, R. E. (1996). Analysis of frequency count data using the negative binomial distribution. *Ecology*, 77 : 2549–2557.
- WHITE, G. C. & BURNHAM, K. P. (1999). Program MARK : survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 (Suppl.) : 120–139.
- WHITE, G. C., FREDDY, D. J., GILL, D. J., & ELLENBERGER, J. H. (2001). Effects of adult sex-ratio on mule deer and elk productivity in Colorado. *Journal of Wildlife Management*, 65 : 543–551.
- WHITE, R. G. (1983). Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. *Oikos*, 40 : 377–384.
- WHITE, T. C. R. (2004). Limitation of populations by weather-driven changes in food : a challenge to density-dependent regulation. *Oikos*, 105 : 664–666.
- WHITEHOUSE, A. M. (2002). Tusklessness in the elephant population of the Addo Elephant National Park, South Africa. *Journal of Zoology, London*, 257 : 249–254.
- WHITFIELD, J. (2003). Sheep horns downsized by hunters' taste for trophies. *Nature*, 426 : 595.
- WILEY, R. H. (1974). Evolution of social organisation and life-history patterns among grouse. *The Quarterly Review of Biology*, 49 : 201–227.
- WILLIAMS, B. K. & NICHOLS, J. D. (1990). Modelling and the management of migratory birds. *Natural Resource Modeling*, 4 : 273–311.
- WILLIAMS, B. K., NICHOLS, J. D., & CONROY, M. J. (2002). *Analysis and management of animal populations : modeling, estimation, and decision making*. Academic Press, San Diego.
- WILLIAMS, J. D., KRUEGER, W. F., & HARMEL, D. H. (1994). Heritabilities for antler characteristics and body weight in yearling white-tailed deer. *Heredity*, 73 : 78–83.
- WILSON, D. E., COLE, F. R., NICHOLS, J. D., RUDRAN, R., & FOSTER, M. S. (1996). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- YOCCOZ, N. G., NICHOLS, J. D., & BOULINIER, T. (2001). Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 16 : 446–453.
- ZANNÈSE, A., BAÏSSE, A., GAILLARD, J.-M., HEWISON, A. J. M., SAINT-HILAIRE, K., TOÏGO, C., VAN LAERE, G., & MORELLET, N. (2006). Hind foot length : a new biological indicator for monitoring roe deer populations at a landscape scale. *Wildlife Society Bulletin*, 34 : 351–358.

Glossaire

ADN : *Acide Désoxyribo Nucléique* 16

AVHRR : *Advanced Very High Resolution Radiometer* 115

CIC : *Conseil International de la Chasse* 256

CMR : *Capture-Marquage-Recapture* 13, 22

CNRS : *Centre National de la Recherche Scientifique* 18

DOCOb : *DOCument d'OBjectif* 232

DST : *Dimorphisme Sexuel de Taille* 126

ESB : *Encéphalopathie Spongiforme Bovine* 268

ET : *Écart Type* 19

ETM : *Écart Type de la Moyenne* 159

FIV : *Feline Immunodeficiency Virus* 44

GIEC : *Groupement d'Intérêt Environnemental et Cynégétique* 21

GPS : *Global Positionning System* 23

HCR : *Histoire de Capture-Recapture* 41

IC : *Intervalle de Confiance*. 58

IGN : *Institut Géographique National* 83

INRA : *Institut National de la Recherche Agronomique* 18

IPA : *Indice Ponctuel d'Abondance* 83

IRGM : *Institut de Recherche sur les Grands Mammifères* 18

IUCN : *International Union for the Conservation of Nature and natural resources* 15

NAO : *North Atlantic Oscillation index* 7

NDVI : *Normalized Difference Vegetation Index* 115

NOAA : *National Oceanic and Atmospheric Administration* 115

OGM : *Organisme Génétiquement Modifié* 268

ONCFS : *Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage* 2, 18

ONF : *Office National des Forêts* 18

RNCFS : *Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage* 17

SRAS : *Syndrome Respiratoire Aigu Sévère* 157

THV : *Traits d'Histoire de Vie* 8

VHF : *Very High Frequency* 23

Annexe

Annexe 1. Classification adoptée par l'IUCN/SSC-Caprinae Specialist Group pour le genre *Ovis*, espèces sauvages (adapté de SHACKLETON & LOVARI 1997a et modifié en mai 2000).

Espèce/Sous-espèce	Nom vernaculaire
<i>Ovis canadensis</i> Shaw, 1804	Bighorn du Far-West
<i>Ovis canadensis canadensis</i> Shaw, 1804	Bighorn des Montagnes Rocheuses
<i>Ovis canadensis nelsoni</i> Merriam, 1897	Bighorn du désert (B. de Neslon)
<i>Ovis canadensis californiana</i> Douglas, 1829	Bighorn de Californie
<i>Ovis canadensis mexicana</i> [weemsi ?] Merriam, 1897	Bighorn du Mexique
<i>Ovis dalli</i> Nelson, 1884	Bighorn du Grand Nord
<i>Ovis dalli dalli</i> Nelson, 1884	Bighorn de Dall (B. blanc, B. d'Alaska)
<i>Ovis dalli stonei</i> Allen, 1897	Bighorn de la Stikine
<i>Ovis nivicola</i> Eschscholtz, 1829	Bighorn de Sibérie
<i>Ovis nivicola nivicola</i> Eschscholtz, 1829	Bighorn du Kamtchatka
<i>Ovis nivicola borealis</i> Severtzov, 1873	Bighorn boréal
<i>Ovis nivicola lydekkeri</i> [alleni ?] Kowarzik, 1913	Bighorn à bandeau
<i>Ovis ammon</i> Linnaeus, 1766	Argali
<i>Ovis ammon ammon</i> Linnaeus, 1766	Argali de l'Altaï (A. sibérien)
<i>Ovis ammon hodgsoni</i> Blyth, 1840	Argali du Tibet (A. Navan)
<i>Ovis ammon jubata</i> Peters, 1876	Argali du Shansi (A. de Mandchourie) [Éteinte ?]
<i>Ovis ammon karelini</i> Severtzov, 1873	Argali du Tien Shan (A. de Karéline)
<i>Ovis ammon nigrimontana</i> Severtzov, 1873	Argali du Kara-Tau (A. des Montagnes Noires)
<i>Ovis ammon polii</i> Blyth, 1841	Argali de Marco Polo
<i>Ovis ammon severtzovi</i> Nasonov, 1914	Argali de Severtzov
<i>Ovis vignei</i> Blyth, 1841	Urial (ou mouflon rouge)
<i>Ovis vignei vignei</i> Blyth, 1841	Urial du Cachemire
<i>Ovis vignei arkal</i> , Eversmann, 1850	Urial du Turkestan
<i>Ovis vignei bocharensis</i> Nasonov, 1914	Urial de Boukharie
<i>Ovis vignei cycloceros</i> Hutton, 1842	Urial d'Afghanistan
<i>Ovis vignei orientalis</i> Gmelin, 1774	Urial de l'Elbrouz
<i>Ovis vignei punjabiensis</i> Lydekker, 1913	Urial du Peniab
<i>Ovis gmelini</i> Blyth, 1841	Mouflon
<i>Ovis gmelini gmelini</i> Blyth, 1841	Mouflon d'Arménie
<i>Ovis gmelini anatolica</i> Valenciennes, 1856	Mouflon de Turquie
<i>Ovis gmelini isphahanica</i> Nasonov, 1910	Mouflon d'Ispahan
<i>Ovis gmelini laristanica</i> Nasonov 1909	Mouflon de Laristan
<i>Ovis gmelini musimon</i> Schreber, 1782	Mouflon de Corse et de Sardaigne
<i>Ovis gmelini ophion</i> Blyth, 1841	Mouflon de Chypre