Interactions agonistiques en fonction de la densité et de la structure dans une population insulaire de Mouflons (Ovis musimon)

D. Reale, P. Bousses

▶ **To cite this version:**

D. Reale, P. Bousses. Interactions agonistiques en fonction de la densité et de la structure dans une population insulaire de Mouflons (Ovis musimon). Revue d'Écologie, 1995, 50 (1), pp.49-67. hal-03529100

HAL Id: hal-03529100
https://hal.science/hal-03529100

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

INTERACTIONS AGONISTIQUES EN FONCTION DE LA DENSITÉ ET DE LA STRUCTURE DANS UNE POPULATION INSULAIRE DE MOUFLONS (*OVIS MUSIMON*)

D. RÉALE* et P. BOUSSÈS**

INTRODUCTION

L'effectif d'une population est sous la dépendance de facteurs intrinsèques (Chitty, 1967 ; Watson & Moss, 1970 ; Hestbeck, 1982) et (ou) extrinsèques (Andrewartha & Birch, 1954 ; Lack, 1954). Agissant seuls ou en combinaison (Watson & Moss, 1970 ; Sinclair, 1986), ils maintiennent la population dans une marge plus ou moins étroite de fluctuations. Dans le cas des ongulés, cette régulation est généralement le fait de facteurs externes (Caughley & Krebs, 1983) tels que la réduction de disponibilités alimentaires (Sinclair, 1977 ; Leader-Williams, 1988 ; Clutton-Brock *et al.*, 1982), l'action de prédateurs (Sinclair & Norton-Griffiths, 1979), ou de parasites (Sinclair & Norton-Griffiths, 1979 ; Gulland, 1991).

La compétition entre conspécifiques augmente généralement avec l'accroissement de densité. Lorsque les ressources trophiques diminuent, l'intensification de la compétition intraspécifique peut se matérialiser de deux façons : (1) suite à des conflits ouverts de plus en plus fréquents, certains individus dominants limitent l'accès des dominés à la nourriture (*contest competition*) ; (2) la compétition est indirecte et passive, et tous les individus pâtissent de la diminution des ressources (*scramble competition,* Nicholson, 1954).

L'accès au partenaire sexuel est également source de compétition. Chez les mammifères polygynes, les femelles en œstrus à un instant donné sont généralement peu nombreuses par rapport aux mâles, créant une forte compétition entre ces derniers (Emlen & Oring, 1977). Le plus souvent, le succès reproducteur d'un mâle dépend fortement de son statut social (Trivers, 1972 ; Emlen & Oring, 1977), comme cela a été démontré par exemple chez le cerf *Cervus elaphus* (Clutton-Brock *et al.*, 1982 ; Pemberton *et al.*, 1992). Des interactions agonistiques plus intenses et plus fréquentes, liées à l'acquisition ou au maintien d'un rang social élevé, sont donc attendues chez les mâles (Trivers, 1972).

* Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, U.A. 1853, Muséum National d'Histoire Naturelle, 36, rue Geoffroy St-Hilaire, F-75005 Paris.

** Adresse actuelle. Large Animal Research Group, Department of Zoology, University of Cambridge, Cambridge CB2 3EJ, UK.

Rev. Ecol. (Terre Vie), vol. 50, 1995.

La forme et l'intensité de la compétition intraspécifique sont donc susceptibles d'être affectées par la disponibilité en ressources trophiques, ainsi que par la densité et (ou) la structure de population. De telles variations interviennent rapidement dans la population de mouflons (*Ovis musimon,* Pallas, 1802) introduits dans une île de l'archipel de Kerguelen. Cette espèce, comme les autres représentants du genre *Ovis,* est caractérisée par un système de reproduction basé sur la promiscuité (Geist, 1971 ; Hogg, 1987 ; Bon *et al.,* 1991), les mâles entrant en compétition directe pour les femelles en œstrus. La hiérarchie entre mâles est établie à partir de leurs interactions agonistiques (Geist, 1971).

La population de mouflons de Kerguelen est caractérisée par d'importantes fluctuations démographiques cycliques, des épisodes de mortalité hivernale massive survenant tous les trois à cinq ans (Boussès *et al.,* 1992). Les mâles étant plus sévèrement touchés que les femelles, d'importantes variations de structure de population accompagnent donc ces changements de densité (Boussès *et al.,* 1994). En l'absence de prédation, de flux migratoires, et de compétition avec d'autres herbivores, le facteur principal de mortalité est la limitation par les ressources alimentaires (Boussès *et al.,* 1994), mais d'autres facteurs tels que le parasitisme ou les comportements sociaux peuvent moduler le processus. Dans ce contexte, l'objectif de cette étude est d'examiner si la compétition directe pour les ressources trophiques, identifiée par le fait qu'un individu déplace un congénère d'un site de nourriture, diminue entre deux périodes, à forte et à relativement faible densités. Les interactions agonistiques survenant en dehors du contexte alimentaire sont également susceptibles d'être affectées par le contexte démographique. Nous examinons donc si la forme et la fréquence de ces interactions, qui ont pour fonction essentielle de positionner l'individu dans la hiérarchie sociale, ont varié entre deux années aux situations démographiques contrastées.

SITE D'ÉTUDE ET MÉTHODES

Site d'études

Un couple de mouflons introduit en 1957 est à l'origine de la population de l'île Haute (49° 24 S, 69° 56 E), île de 8,8 km^2 située dans l'archipel de Kerguelen (Lésel, 1967). Les caractéristiques du milieu ont été décrites par Boussès *et al.* (1994). Le climat est du type subantarctique (hivers doux, étés frais, précipitations fréquentes et abondantes, vents violents). La flore originelle, constituée uniquement d'herbacées, ne compte que 22 phanérogames et 9 ptéridophytes (Greene & Walton, 1975 ; Massé *et al.,* 1982). En 1972, la flore de l'île Haute a été enrichie par l'introduction d'une douzaine d'espèces fourragères (Bourzat & Monié, 1977).

Les animaux introduits ont rapidement inversé leur cycle de reproduction par rapport aux populations européennes, le rut se produisant en mai et le pic des naissances fin octobre. Après une phase de forte croissance, la population est entrée dans un régime de fluctuations cycliques de type catastrophique à la fin des années 1970. Depuis les années 1980, cet ongulé est le seul mammifère terrestre présent sur cette île (Chapuis *et al.,* 1994).

L'étude s'est déroulée lors de deux étés consécutifs (mars 1992 et mars 1993), séparés par une phase de mortalité hivernale massive. Elle a été conduite

dans la partie est de l'île, fréquentée par environ les deux tiers de la population. Sur ce secteur, huit à dix dénombrements ont été réalisés chaque année en février-mars le long d'un itinéraire standardisé. Tous les individus observés étaient notés et répartis autant que possible par classes d'âge et de sexe. Cinq classes ont été distinguées d'après le gabarit, la présence et la taille des cornes : agneaux, femelles, mâles yearlings, mâles subadultes (2 et 3 ans) et mâles adultes (4 ans et plus).

Les interactions sociales ont été observées sur des périodes de quinze jours chaque année, à partir de deux abris dominant la zone d'étude. Ces observations ont été réalisées durant les trois premières et les trois dernières heures de la journée. Les groupes étaient pris au hasard et observés à l'aide de jumelles 10×40. Un groupe a été arbitrairement défini par l'ensemble des individus séparés de moins de 100 mètres de leur voisin le plus proche. L'observateur notait la structure détaillée du groupe puis enregistrait sur magnétophone toutes les interactions pendant 10 minutes, en précisant la classe d'âge et le sexe de l'émetteur et du récepteur ainsi que la nature de l'interaction. Une seule interaction était comptée tant que les deux protagonistes ne s'engageaient pas dans une autre activité, une interaction pouvant donc regrouper plusieurs actes agonistiques. Si au moins un individu quittait ou joignait le groupe durant les 10 minutes, l'observation n'était pas prise en compte. Un total de 23 heures portant sur 1 656 observations ont été ainsi retenues en 1992, et de 20 heures concernant 2 560 observations en 1993 (Tab. I).

TABLEAU I

Nombre d'observations et durée totale d'observation de chaque classe durant les deux années d'étude.

	Agneaux	Femelles	Mâles		
			Yearlings	Subadultes	Adultes
Nombre total d'observations					
1992	384	609	156	459	48
1993	855	1449	15	176	65
Durée totale d'observation (min.)					
1992	930	950	640	700	120
1993	980	1000	150	600	280

Trois types de groupes ont été retenus pour l'analyse : les groupes de femelles et d'agneaux, les groupes de mâles (yearlings, subadultes et/ou adultes) et les groupes mixtes (comptant au moins une femelle et un mâle d'un an ou plus).

Les interactions étudiées sont : (1) les déplacements d'un site d'alimentation (noté déplacement par la suite ; un individu se dirige vers un congénère qui broute, l'écarte et broute à sa place. Ce type d'interaction est en général rapide et peu violent), (2) les interactions agonistiques (se produisant hors du contexte de compétition alimentaire, elles sont supposées intervenir dans la mise en place ou

le renforcement de la hiérarchie entre individus). En général, les individus ont recours à des interactions ritualisées, mais des interactions non ritualisées surviennent également (coup de cornes dans le flanc ou sur la croupe, choc frontal alors que l'un des individus n'est pas préparé, etc). Certaines de ces interactions, nommées mêlées (*huddle* au sens de Geist, 1971), mettent en jeu plus de deux individus. Les mêlées ont impliqué parfois jusqu'à 25 participants, et il était alors impossible de noter en détail toutes les interactions et leurs protagonistes. Lors des mêlées, nous avons admis que chaque individu avait une interaction avec tous les autres. Le nombre d'interactions potentielles est alors égal à $(n-1)+(n-2)+\ldots 1$, n étant le nombre d'intervenants.

Les biomasses disponibles sur les pelouses, principales zones d'alimentation des mouflons, ont été mesurées en février chaque année. L'échantillonnage a été réalisé par 19 (1992) et 27 (1993) lancés de cadres de 50×50 cm au hasard. La végétation présente à l'intérieur du cadre a été prélevée par une coupe au niveau du sol, séchée pendant 48 heures à l'étuve à 60 °C puis pesée au dixième de gramme près.

Analyses des données

Comme les groupes ne sont pas stables dans le temps, nous considérons indépendantes les données recueillies pour une année et d'une année sur l'autre. Suite à l'épisode de mortalité hivernale massive, il ne restait qu'un seul mâle yearling sur la zone d'étude en 1993. Pour des problèmes de non indépendance des données, les comparaisons entre 1992 et 1993 n'ont pas été réalisées pour les mâles yearlings.

Une analyse de variance à 2 voies a été utilisée pour tester un éventuel effet de l'année et de la catégorie de groupe étudiée sur la taille des groupes échantillonnés.

Orientation des interactions

L'objectif de cette analyse est de déterminer le degré d'association entre les individus des différentes classes d'âge et de sexe lors des échanges agonistiques. Les interactions agonistiques et les déplacements ont été regroupés. Les fréquences moyennes d'interactions par dyade et par heure permettent l'analyse précise des relations sociales au sein d'une population (Michener, 1980). Ces fréquences ont été calculées selon le modèle des fréquences d'interactions (Altmann & Altmann, 1977 ; voir aussi Shank, 1972 ; Dittus, 1977) qui considère *a priori* que les individus des différentes classes interagissent de manière aléatoire dans un groupe. Dans notre cas, la durée d'observation étant identique pour tous les groupes, les probabilités d'interactions entre deux classes i et j, et au sein d'une classe i, sont calculées comme suit. Si m_i est le nombre d'individus de classe i et m_j le nombre d'individus de classe j dans un groupe, il existe $m_i m_j$ paires possibles entre les classes i et j, et $m_i\ (m_i - 1)/2$ paires possibles au sein d'une classe i.

Pour la totalité des groupes observés sur une période donnée, nous avons donc :

— dyades potentielles entre les classes i et j : $D_{ij} \Sigma\, m_i m_j$;

— dyades potentielles au sein d'une classe i : $D_{ii} = \Sigma\, m_i\ (m_i - 1)$.

ΣD étant le nombre total de dyades potentielles entre les individus, et N le nombre total d'interactions observées durant cette période, on a :

— nombre théorique d'interactions entre les individus de classes différentes : $N_{tij} = N D_{ij} / \Sigma D$;

— nombre théorique d'interactions entre individus d'une même classe : $N_{tii} = N D_{tii} / \Sigma D$.

En comparant avec le test de conformité du Chi^2 le nombre observé (N_o) d'interactions émises ou reçues pour chaque classe avec le nombre théorique (N_t) d'interactions pour cette même classe, on peut tester si les interactions se produisent ou non de façon aléatoire entre individus. Pour satisfaire la règle de Cochran, nous avons rassemblé les données des mâles subadultes et adultes en 1992 pour calculer le Chi^2 global. En 1993, ces mesures n'étant pas suffisantes pour éliminer les fréquences inférieures à 5, nous n'avons pas réalisé de test global, et nous avons utilisé le Z du test binomial (Siegel & Castellan, 1988) pour les classes de mâles subadultes et adultes.

Fréquences des interactions

Les fréquences moyennes, par individu et par heure, d'interactions agonistiques et d'émission ou de réception de déplacements ont été calculées chaque année pour les diverses classes de sexe et d'âge. Cet indice traduit le degré d'implication dans des interactions agonistiques des différentes classes (Michener, 1980). Les nombres théoriques d'interactions agonistiques, et de déplacements émis et reçus, ont été calculés selon le modèle de fréquence des comportements proposé par Altmann & Altmann (1977). Si on admet que tous les individus ont une équiprobabilité d'interagir entre eux, la probabilité d'observer une interaction de la part de l'un des individus de la classe i est $P_i = m_i / M$, m_i étant le nombre d'individus de la classe i et M le nombre total d'individus observés. Si N est le nombre total d'interactions observées, le nombre théorique d'interactions impliquant un individu d'une classe donnée est $N_t = P_i \times N$. Nous avons également calculé le nombre estimé (N_{est}) d'interactions devant être observées en 1993 dans l'hypothèse d'une stabilité des fréquences d'interactions d'une année sur l'autre (Altmann & Altmann, 1977). Soit $m_{i92} \times t_{i92}$ et $m_{i93} \times t_{i93}$ les nombres respectifs d'individus.heures d'observation sur les deux années :
$N_{est} = N_{o92} \times (m_{i93} \times t_{i93})/(m_{i92} \times t_{i92})$.

Pour chaque classe, les comparaisons entre fréquences observées et fréquences théoriques ont été testées, chaque année et entre années, à l'aide du test de conformité du Chi^2. Lorsque les fréquences théoriques étaient inférieures à 5, nous avons utilisé le Z du test binomial (Siegel & Castellan, 1988). Le coefficient de corrélation de rang de Kendall a été utilisé pour analyser une éventuelle relation entre le taux moyen d'interactions et la taille des groupes.

RÉSULTATS

BIOMASSES

Les biomasses végétales (espèces autochtones et introduites, toutes consommées par les mouflons) présentes sur les pelouses ne différaient pas entre 1992 (144,9 ± 19,3 g/m^2 ; $N = 19$) et 1993 (155,5 ± 16,6 g/m^2 ; $N = 27$; test de Student ; $t = 0{,}42$; $P = 0{,}68$).

INDICES DE DENSITÉ ET DE STRUCTURE DE LA POPULATION

Le nombre moyen de mouflons observés par itinéraire sur la zone d'étude a chuté de 270 à 169 individus entre 1992 et 1993 ($t = 5,76$; 16 ddl ; $P < 0,001$), malgré le recrutement de 52 agneaux (Tab. II). Cette réduction de 37,3 % s'explique par la disparition de 56,4 % des animaux au cours de l'épisode de forte mortalité de l'hiver 1992. Ce changement de densité s'est accompagné d'importantes variations de structure. La quasi disparition de la cohorte d'agneaux nés en 1992 explique l'extrême rareté des yearlings durant l'été 1993. Par ailleurs, la proportion de mâles a été réduite de 37,1 % à 12,4 %, les mâles ayant été beaucoup plus sévèrement touchés que les femelles lors du crash hivernal. En conséquence, le sex-ratio est passée de 1,1 femelle par mâle à 4,3 femelles par mâle. Finalement, la proportion d'adultes parmi les mâles est passée de 1,1 % à 39,3 %.

TABLEAU II

Nombre moyen (± erreur standard à 95 %) d'individus, par classe d'âge et par sexe, observés lors des itinéraires standardisés réalisés sur le secteur d'étude en février et mars 1992 (N = 10) et 1993 (N = 8).

	Agneaux	Femelles	Mâles			Ind.	Total
			Yearlings	Subadultes	Adultes		
1992	64,3 ± 2,6	105,4 ± 6,2	28,6 ± 2,2	70,6 ± 3,8	1,1 ± 0,6	0	270,0 ± 12,1
1993	51,6 ± 3,9	91,0 ± 7,8	0,4 ± 0,2	12,4 ± 1,3	8,3 ± 1,1	5,6 ± 3,7	169,3 ± 12,4

TAILLE ET COMPOSITION DES GROUPES DANS L'ÉCHANTILLON

L'analyse de variance à 2 voies révèle à la fois un effet de la catégorie de groupe étudiée ($F_{2,257} = 21,114$; $P < 0,001$), de l'année ($F_{1,257} = 16,193$; $P < 0,001$), et une interaction entre ces deux facteurs ($F_{2,257} = 6,162$; $P < 0,01$) sur la taille des groupes échantillonnés. Les groupes de mâles et les groupes de femelles étaient moins grands que les groupes mixtes les deux années (Tab. III). Les groupes mixtes et les groupes de femelles avaient des effectifs moyens plus de deux fois supérieurs en 1993 par rapport à 1992 ($t = 4,519$; $P < 0,001$ et $t = 2,898$; $P < 0,01$ respectivement). La taille moyenne des groupes de mâles est restée stable entre les deux années ($t = 1,678$; $P = 0,1$). Ces groupes ne comprenaient que des mâles subadultes ou adultes, les mâles yearlings étant toujours associés aux femelles.

TABLEAU III

Taille moyenne (± erreur standard à 95 %) des groupes de chaque type dans l'échantillon, en 1992 et 1993. N = nombre de groupes. Les nombres entre parenthèses indiquent le minimum et le maximum observés.

Type de groupe	1992	N	1993	N
Mâles	8,6 ± 0,9 (3-26)	41	6,4 ± 0,3 (3-9)	22
Femelles	8,0 ± 0,8 (2-16)	23	20,3 ± 2,7 (5-76)	57
Mixtes	15,6 ± 1,0 (5-48)	72	29,4 ± 3,6 (5-69)	43

ORIENTATION DES INTERACTIONS

Les deux années, les individus n'ont pas interagi de façon aléatoire (Tab. IV et V ; 1992 : $\chi^2_{15} = 4\,606{,}78$; $P < 0{,}001$). Pour 1993 le test du Chi^2 global n'a pas été réalisé car ne satisfaisant pas la règle de Cochran. En 1992, les agneaux, les femelles et les mâles yearlings ont beaucoup moins interagi qu'attendu selon le modèle aléatoire (Tab. IV ; $P < 0{,}001$ dans tous les cas), et les mâles subadultes beaucoup plus ($P < 0{,}001$). Ces mâles ont participé à plus de 75 % des interactions, contre une proportion théorique d'interactions de 19 %.

Quelle que soit la classe considérée, les animaux ont dirigé préférentiellement leurs comportements agonistiques vers des individus de leur propre classe (Tab. IV). Cependant, les mâles yearlings et les femelles ont également interagi de façon non négligeable avec d'autres classes. En effet, les mâles yearlings ont orienté 43,6 % de leurs comportements agressifs vers des femelles. De leur côté, les femelles ont dirigé 38,7 % de leurs actes agressifs vers des agneaux. Les mâles adultes n'ont pas interagi avec des individus d'autres classes. Bien qu'appartenant fréquemment à des groupes mixtes, les mâles subadultes ont interagi très peu avec les femelles et les agneaux. Les mêmes tendances ont été retrouvées en 1993 malgré un faible nombre d'interactions (Tab. V). Toutefois, les mâles adultes ont alors principalement orienté leurs interactions vers des mâles subadultes (19 cas sur 21).

FRÉQUENCE DES INTERACTIONS

Déplacements d'un site d'alimentation

Les fréquences des déplacements ont été très faibles les deux années (Fig. 1 ; moins de 0,03 int./ind. × h). Les déplacements ne sont pas apparus de façon aléatoire dans les différentes classes (Tab. VI). En 1992, les agneaux ont été à l'origine de moins de déplacements qu'attendu théoriquement ($\chi^2_1 = 26{,}83$; $P < 0{,}001$). Les déplacements émis par les mâles yearlings ont été plus fréquents

TABLEAU IV

Matrice d'interactions par dyade et par heure en 1992. (N_o = nombre d'interactions observées, N_t = nombre d'interactions, calculé selon le modèle stochastique). Pour plus de renseignements voir la méthode.

			RECEPTEUR							
			Agneaux	Femelles	Mâles			Total	Chi2	*p*
					Yearlings	Subadultes	Adultes			
EMETTEUR	Agneaux	No	12	2	0	0	0	14		
		Nt	51,91	176,28	43,35	24,77	1,81	298,13	270,79	<0,001
	Femelles	No	41	63	2	0	0	106		
		Nt	176,28	124,72	68,18	40,13	3,63	412,94	228,15	<0,001
	Mâles Yearlings	No	7	41	46	0	0	94		
		Nt	43,35	68,18	11,48	16,52	0,60	140,13	15,19	<0,001
	Mâles Subadultes	No	6	6	10	825	0	847		
		Nt	24,77	40,13	16,52	123,01	0,20	204,63	2016,51	<0,001
	Mâles Adultes	No	0	0	0	0	5	5		
		Nt	1,81	3,63	0,60	0,20	3,93	10,17	2,63	NS
	Total	No	66	112	58	825	5	1066		
		Nt	298,13	412,94	140,13	204,63	10,17	1066,00		
	Chi2		186,74	219,32	48,14	1880,76	2,63			
	p		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	NS			
% d'interactions observées reçues			6,19	10,51	5,44	77,39	0,47	100		
% d'interactions observées émises			1,31	9,94	8,82	79,46	0,47	100		
% d'interactions théoriques			27,97	38,74	13,15	19,20	0,95	100		

et les déplacements reçus plus rares qu'attendu ($\chi^2_1 = 41{,}25$; $P < 0{,}001$ et $\chi^2_1 = 5{,}66$; $P < 0{,}05$ respectivement). Les fréquences observées et théoriques ne différaient pas significativement pour les autres classes.

En 1993, les agneaux ont émis et reçu moins de déplacements que prévu ($\chi^2_1 = 15{,}43$; $P < 0{,}001$ et $\chi^2_1 = 4{,}03$; $P < 0{,}05$ respectivement). Les mâles subadultes et adultes ont provoqué plus de déplacements que le nombre théorique attendu ($Z = 3{,}78$; $P < 0{,}001$ et $Z = 7{,}28$; $P < 0{,}001$ respectivement). Les mâles subadultes ont également été déplacés plus souvent que prévu ($Z = 7{,}05$; $P < 0{,}001$).

Les fréquences moyennes de déplacements ont diminué significativement entre 1992 et 1993 pour les agneaux et les femelles, émetteurs comme récepteurs (Fig. 1 ; agneaux, $\chi^2_1 = 16{,}82$ et $\chi^2_1 = 97{,}68$; femelles, $\chi^2_1 = 118{,}91$ et $\chi^2_1 = 154{,}53$; $P < 0{,}001$ dans tous les cas). Elle sont restées stables pour les mâles subadultes alors que les mâles adultes ont été déplacés moins souvent (Fig. 1b ; $\chi^2_1 = 4{,}429$; $P < 0{,}05$).

Interactions agonistiques

En 1992, les mâles subadultes ont été impliqués dans des interactions agonistiques beaucoup plus souvent que les autres classes (Tab. VI et Fig. 2). Les

TABLEAU V

Matrice d'interactions par dyade et par heure en 1993. (No = nombre d'interactions observées, Nt = nombre d'interactions calculé selon le modèle stochastique). Pour plus de renseignements voir la méthode.

			RECEPTEUR							
			Agneaux	Femelles	Mâles			Total	Chi2 ou Z	*P*
					Yearlings	Subadultes	Adultes			
EMETTEUR	Agneaux	No	3	1	0	0	0	4		
		Nt	11,74	40,34	0,14	1,02	0,06	53,3	45,60	<0,001
	Femelles	No	20	48	0	1	0	69		
		Nt	40,34	32,57	0,32	2,15	0,09	75,47	0,55	NS
	Mâles Yearlings	No	2	2	0	3	0	7		
		Nt	0,14	0,32	0,00	0,07	0,00	0,53		
	Mâles Subadultes	No	2	7	1	15	8	33		
		Nt	1,02	2,15	0,07	0,40	0,43	4,07	14,43	<0,001
	Mâles Adultes	No	0	0	0	19	2	21		
		Nt	0,06	0,09	0,00	0,43	0,09	0,67	24,27	<0,001
	Total	No	27	58	1	38	10	134		
		Nt	53,30	75,47	0,53	4,07	0,67	134,04		
	Chi2 ou Z		12,98	4,04		16,37	10,81			
	P		<0,001	<0,05		<0,001	<0,001			
% d'interactions observées reçues			20,15	43,28	0,75	28,36	7,46	100		
% d'interactions observées émises			2,99	51,49	5,22	24,63	15,67	100		
% d'interactions théoriques			39,78	56,32	0,40	3,04	0,50	100		

interactions agonistiques ont été plus fréquentes que prévu pour les mâles subadultes (χ^2_1 = 2 388,79 ; P < 0,001), et moins fréquentes pour toutes les autres classes (agneaux : χ^2_1 = 367,28 ; P < 0,001 ; femelles : χ^2_1 = 519,28 ; P < 0,001 ; yearlings : χ^2_1 = 25,26 ; P < 0,001 ; mâles adultes : χ^2_1 = 43,87 ; P < 0,001). En 1993, la fréquence des interactions agonistiques a été inférieure au nombre théorique pour les agneaux (χ^2_1 = 20,83 ; P < 0,001), et supérieure pour les mâles subadultes (χ^2_1 = 88,66 ; P < 0,001) et adultes (Z = 6,70 ; P < 0,001).

Les fréquences d'interactions ont diminué entre 1992 et 1993 pour les agneaux (χ^2_1 = 20,13 ; P < 0,001), les femelles (χ^2_1 = 58,30 ; P < 0,001), et surtout les mâles subadultes (χ^2_1 = 435,55 ; P < 0,001 ; Fig. 2). Ainsi, en supposant une stabilité des fréquences d'interactions, nous aurions dû enregistrer 517 interactions pour les mâles subadultes en 1993, soit 12 fois plus qu'observé.

Relation entre taille des groupes et fréquence des interactions

En 1992, les fréquences de déplacements ou d'interactions agonistiques augmentaient très significativement avec la taille des groupes pour des groupes comptant de 2 à 20 individus (déplacements ; Tau = 0,22 ; P < 0,001 et agonisti-

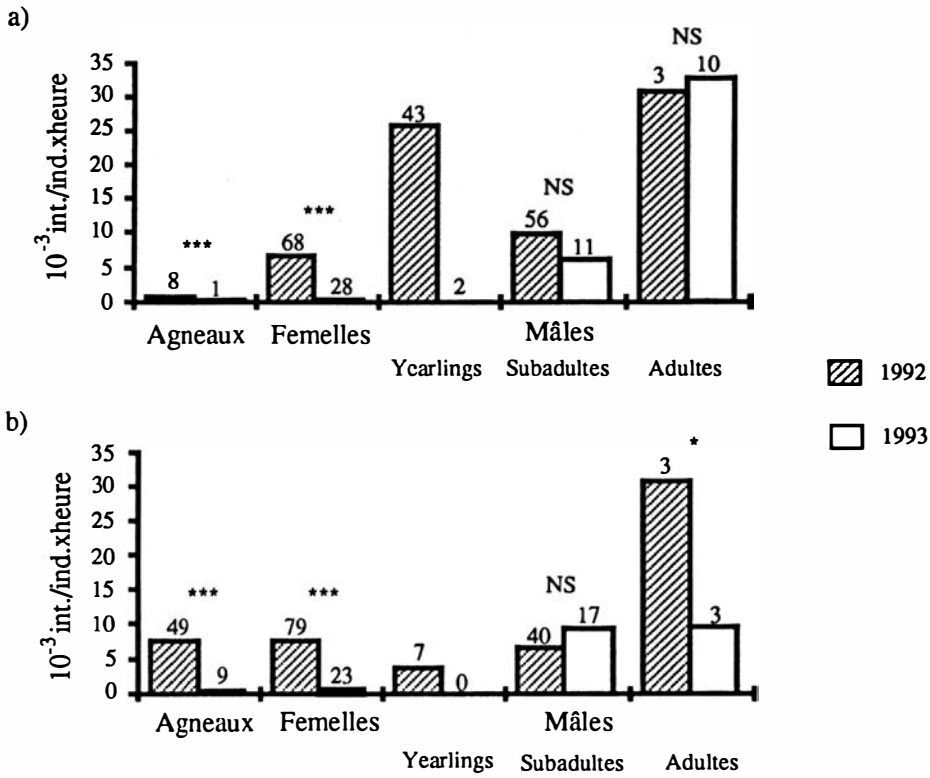

Figure 1. — Fréquences moyennes de déplacements d'un site d'alimentation émis (a) et reçus (b) par individu x heure, pour chaque classe d'âge et de sexe en 1992 et 1993, dans la population de mouflons de Kerguelen. Les nombres observés sont indiqués au dessus des histogrammes.
(NS = non significatif ; * < 0,05 ; ** < 0,01 ; *** < 0,001).

ques ; Tau = 0,16 ; $P < 0,05$; $N = 113$). Pour des tailles supérieures à 20 individus, la relation restait positive pour les déplacements (Tau = 0,43 ; $P < 0,01$; $N = 23$) mais s'annulait pour les interactions agonistiques (Tau = – 0,05 ; $P = 0,37$; $N = 23$). En 1993, les fréquences de déplacements ou d'interactions agonistiques ont été indépendantes de la taille dans les groupes inférieurs à 20 individus (déplacements ; Tau = – 0,11 ; $P = 0,13$ et agonistiques ; Tau = – 0,05 ; $P = 0,37$; $N = 89$). Pour des tailles supérieures, la relation s'est avérée nulle voire négative (déplacements ; Tau = – 0,003 ; $P = 0,39$ et agonistiques ; Tau = – 0,25 ; $P < 0,05$; $N = 33$).

Fréquence des mêlées

Les femelles, les agneaux et les mâles adultes n'ont jamais été impliqués dans des mêlées et les yearlings n'y ont participé qu'en une seule occasion.

TABLEAU VI

Nombres de déplacements d'un site d'alimentation émis et reçus et d'interactions agonistiques observées (N_o), calculés à partir du modèle stochastique (N_t), et estimés pour 1993 à partir des fréquences de 1992 (N_{est}). P est obtenue à partir du test de conformité du Chi^2 ou du test binomial (NS = non significatif ; * < 0,05 ; ** < 0,01 ; *** < 0,001).

		Agneaux	Femelles	Mâles		
				Yearlings	Subadultes	Adultes
Déplacements émis						
	No	8	68	43	56	3
1992	Nt	41,28	65,5	16,73	49,31	5,16
	p	***	NS	***	NS	NS
	No	1	28	2	11	10
1993	Nt	17,37	29,43	0,3	3,59	1,3
	p	***	NS	-	***	***
	Nest	18,77	170,31	-	18,41	9,48
Déplacements reçus						
	No	49	79	7	40	3
1992	Nt	41,28	65,5	16,73	49,31	5,16
	p	NS	NS	*	NS	NS
	No	9	23	0	17	3
1993	Nt	17,37	29,43	0,3	3,59	1,3
	p	*	NS	-	***	NS
	Nest	114,97	197,86	-	13,15	9,48
Interactions agonistiques						
	No	23	71	102	1576	4
1992	Nt	412,03	653,57	166,94	491,95	51,56
	p	***	NS	***	***	***
	No	21	76	6	43	18
1993	Nt	54,78	92,82	0,98	11,32	4,1
	p	***	NS	-	***	***
	Nest	53,96	177,82	-	517,98	12,64

L'essentiel des interactions agonistiques entre mâles subadultes a par contre été réalisé lors des mêlées. Dans leur cas, la fréquence des interactions agonistiques a été en effet de 0,288 int./ind. × h à l'occasion des mêlées contre seulement 0,006 int./ind. × h en d'autres circonstances. Les analyses suivantes ont donc été réalisées pour les groupes comptant au moins trois mâles subadultes ou yearlings (mêlées possibles).

Dans les groupes de mâles, 8,8 ± 2,1 mâles subadultes en moyenne ont participé aux mêlées (min = 3 ; max = 25 ; N = 10 mêlées). L'occurrence des

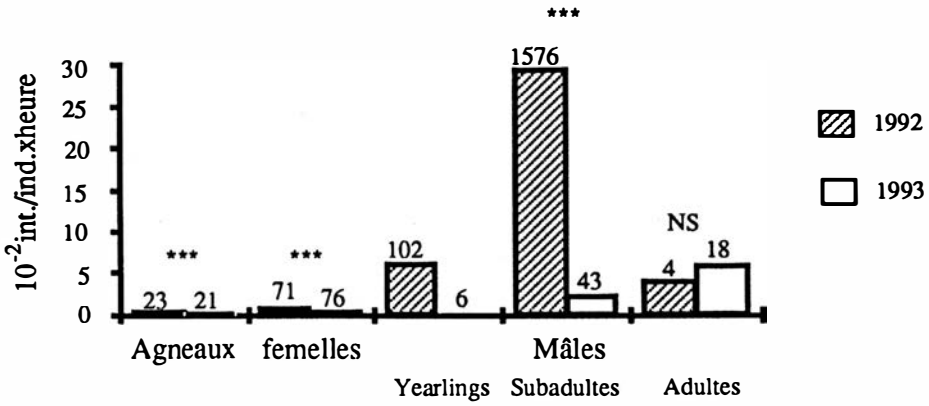

Figure 2. — Fréquences moyennes d'interactions agonistiques par individu x heure, pour chaque classe d'âge et de sexe en 1992 et 1993, dans la population de mouflons de Kerguelen. Les nombres observés sont indiqués au dessus des histogrammes.
(NS = non significatif ; * < 0,05 ; ** < 0,01 ; *** < 0,001).

mêlées a été plus forte dans les groupes de mâles que dans les groupes mixtes (sept groupes sur 32 contre un sur 45 ; $\chi^2_1 = 7{,}76$; $P < 0{,}01$). Dans le seul groupe mixte où nous avons observé des mêlées (quatre en 10 minutes), celles-ci ont été réalisées par des mâles yearlings. Les mêlées ont été plus fréquentes en 1992 qu'en 1993 (14 mêlées pour 77 groupes contre une pour 37 ; $\chi^2_1 = 4{,}424$; $P < 0{,}05$). La seule mêlée observée en 1993 a mis en jeu seulement trois mâles subadultes et a été de courte durée et de faible intensité (trois interactions).

Un nombre élevé de mâles subadultes dans un groupe semble favoriser l'apparition de mêlées. En 1992, les groupes de mâles dans lesquels au moins une mêlée est survenue comptaient en moyenne 14,7 ± 3,5 mâles subadultes ($N = 7$). Cette valeur est supérieure au nombre de mâles subadultes dans les groupes de mâles sans mêlée (8,5 ± 0,9 ; $N = 25$; $t = 2{,}516$; $P < 0{,}001$). Elle est également supérieure au nombre de mâles subadultes présents dans les groupes mixtes en 1992 (3,0 ± 0,6 ; $N = 45$; $t = 6{,}092$; $P < 0{,}001$) et dans les groupes de mâles observés en 1993 (4,1 ± 0,2 ; $N = 20$; $t = 5{,}263$; $P < 0{,}001$).

DISCUSSION

Les biomasses végétales présentes en février sur les pelouses étaient voisines en 1992 et 1993, bien que la densité en mouflons ait chuté de 37 % sur la zone d'étude. Ceci peut être attribué à une inertie dans la repousse de la végétation après le crash, ou à un effet réduit de la densité de population sur la biomasse estivale. La disponibilité en ressources trophiques ne peut expliquer la réduction de la fréquence des interactions entre ces deux étés. Les facteurs responsables doivent plutôt être recherchés au niveau des fortes variations de densité et de structure de

population enregistrées entre les deux périodes. En été, période de relativement forte disponibilité trophique, la compétition directe pour la nourriture semble donc faible, même durant le pic de densité de la population.

Les interactions entre individus n'ont pas été dirigées de façon aléatoire, les individus orientant préférentiellement leurs comportements vers des congénères de leur propre classe. Les variations de taille et de structure intervenues dans la population n'ont pas affecté cette tendance. Ce phénomène est très général et a été mis en évidence notamment chez le mouflon (Bon, 1992) et divers mammifères (Altmann, 1968 ; Geist, 1971 ; Shank, 1972 ; Dittus, 1977 ; Michener, 1980). L'orientation potentielle des interactions agonistiques est souvent limitée par le type de partenaires disponibles. Par exemple, comme de nombreux ongulés polygames à dimorphisme sexuel marqué, les mouflons montrent généralement une forte ségrégation spatiale entre sexes en dehors du rut (Gonzalez & Berducou, 1985) accompagnée d'une forte ségrégation sociale (Bon, 1992), les animaux tendant à s'associer avec des congénères de leur propre sexe (Bon *et al.*, 1993). En conséquence, les interactions entre sexes sont rares en dehors de la période de rut. A Kerguelen par contre, la densité élevée de la population et la faible surface occupée par les pelouses (Boussès *et al.*, 1994), principales zones d'alimentation des mouflons, réduisent la ségrégation spatiale et sociale entre sexes. Les animaux sont souvent observés en groupes mixtes, et les groupes de mâles s'alimentent sur les mêmes sites que les femelles et les agneaux. La rareté des interactions entre sexes persiste néanmoins et suggère que des mécanismes d'isolement comportemental ont évolué et assurent également la ségrégation sexuelle, habituellement effective par simple ségrégation sociale et spatiale.

Les déplacements d'un site d'alimentation ont été extrêmement rares quelle que soit la catégorie d'animaux considérée. Les femelles par exemple ont été déplacées environ une fois toutes les 67 heures seulement en 1992 et une fois toutes les 455 heures en 1993. Les mâles ont en moyenne déplacé un autre individu une fois toutes les 16 heures en 1992, et une toutes les 23 heures en 1993. Ces résultats rejoignent ceux obtenus pour les femelles de bighorn (*Ovis canadensis*) pour lesquelles la quasi-totalité des interactions agonistiques intervient en dehors des phases d'alimentation (Hass, 1991). Du fait de leur extrême rareté, les déplacements doivent générer un stress et un coût énergétique négligeables. La compétition directe pour la nourriture ne semble donc pas être un facteur important au sein de cette population, du moins en été, période de relativement forte disponibilité trophique. La distribution spatiale des aliments, qui affecte souvent la compétition intraspécifique pour les ressources trophiques et plus généralement l'organisation sociale d'une espèce (Wrangham, 1980), en est certainement responsable. La compétition est souvent très ouverte lorsque les individus utilisent des ressources trophiques distribuées en agrégats, comme c'est le cas pour certains primates (Post *et al.*, 1980 ; Cheney *et al.*, 1981 ; Whitten, 1983). Le contrôle de l'accès à ces ressources peut affecter la survie de certaines classes (Dittus, 1977). Chez certains ongulés, les individus dominants accèdent aussi en priorité à des ressources à distribution ponctuelle (Appleby, 1980 ; Barrette & Vandal, 1985 ; Skogland, 1989). Une forte mortalité des subordonnés a été parfois observée lors de l'appauvrissement de ces ressources (Epsmark, 1974 ; Hamilton III *et al.*, 1977). A l'inverse, les coûts induits par la défense de ressources trophiques réparties de façon homogène sont plus importants que les bénéfices acquis, et de nombreux ongulés montrent une grande tolérance pour leurs congénères (Geist, 1974). Dans la population étudiée, bien que les pelouses soient localisées, à

l'intérieur de chacune d'elles les ressources sont réparties de façon homogène. Il semble que l'impossibilité d'une défense économique des ressources limite les situations de conflit ouvert. La compétition est donc du type *scramble competition,* et il est probable que tous les individus pâtissent de l'appauvrissement des ressources trophiques, indépendamment de leur statut social (Nicholson, 1954).

Les interactions agonistiques ont été beaucoup plus fréquentes pour les mâles que pour les femelles. Ce phénomène est commun à la plupart des ongulés (Geist, 1971 ; Clutton-Brock *et al.,* 1982 ; Berger, 1986 ; Eccles & Shackleton, 1986 ; Thouless, 1990), et pourrait être lié à un effet plus marqué du rang social sur le succès reproducteur de chaque mâle (Emlen & Oring, 1977 ; Wrangham, 1980 ; Clutton-Brock *et al.,* 1982).

Malgré une importante chute de la densité après le crash de l'hiver 1992-93, la taille moyenne des groupes de femelles et des groupes mixtes observés a doublé. Par contre, la chute de densité s'est traduite par une forte réduction de la fréquence des interactions agonistiques pour la plupart des classes d'âge et de sexe. Il semble donc que la fréquence des interactions agonistiques soit plus fortement affectée par la densité de population que par l'environnement social immédiat.

Les mâles adultes n'ont toutefois pas réduit la fréquence des interactions agonistiques en 1993. Cette exception semble liée aux changements de structure ayant affecté la population. Les mâles adultes constituent en effet la seule classe dont l'effectif a augmenté en 1993 (Tab. II). Du fait de l'orientation privilégiée des interactions agonistiques vers des congénères de la même classe sociale, la densité en individus de la classe considérée rend mieux compte de la fréquence des interactions agonistiques que la densité globale de la population. De plus, seulement quatre mâles adultes fréquentaient la zone d'étude en 1992. La familiarité entre ces individus, très souvent associés dans un même groupe, s'accompagnait d'une hiérarchie bien établie entre eux, ce qui devait également tendre à limiter les conflits. Enfin, aucune interaction n'a été observée entre mâles adultes et subadultes en 1992. Suite à la disparition complète de certaines cohortes lors de crashs précédants, plusieurs années séparaient ces deux classes d'âges. L'absence d'interactions entre ces classes est conforme aux résultats de Geist (1971) qui a montré que la probabilité d'interactions entre mâles diminue avec l'écart d'âge entre eux. En 1993 par contre, les mâles adultes comptaient essentiellement des animaux de quatre ans, qui ont également interagi avec des subadultes de trois ans.

Bien que l'effet de densité semble prédominer, la taille des groupes affecte néanmoins la fréquence des interactions agonistiques. Cet effet ne se manifeste toutefois qu'à forte densité, la fréquence des interactions agonistiques restant basse quelle que soit la taille des groupes à faible densité. A forte densité par contre, la fréquence des interactions agonistiques augmentant avec la taille des groupes dans la population étudiée, il peut être avantageux pour un individu de s'intégrer à un groupe de petite taille. Ainsi, l'évitement d'interactions agonistiques trop fréquentes contribuerait à la réduction de la taille moyenne des groupes en 1992. Risenhoover & Bailey (1985) observent une réduction des interactions agonistiques des chèvres des Rocheuses (*Oreamnos americanus*) qui, lorsque la taille des groupes augmente, passent d'une compétition de type *défense d'un site d'alimentation* à une compétition de type *scramble.* Ce changement leur permettrait d'exploiter des sites riches en ressources tout en réduisant les risques de prédation.

La fréquence des interactions agonistiques n'augmente toutefois pas indéfiniment avec la taille des groupes. L'augmentation initiale de la fréquence des

interactions agonistiques avec la taille des groupes s'explique par une élévation parallèle du nombre de partenaires potentiels. Toutefois, dans des groupes de grande taille, un individu ne peut interagir à un instant donné qu'avec ses voisins les plus proches. Le nombre de partenaires potentiels ne s'accroît donc pas indéfiniment, ce qui explique que la fréquence des interactions agonistiques demeure stable dans les groupes importants (> 20 individus).

Outre la fréquence des interactions agonistiques, leur forme a été également affectée par les changements survenus dans la population. Ainsi, la réduction de la fréquence des interactions agonistiques des mâles subadultes en 1993 a été principalement due à la chute de la fréquence des mêlées. Les mâles adultes n'ont jamais été impliqués dans des mêlées, et la participation exclusive des mâles subadultes ou yearlings conforte l'hypothèse de Geist (1971) selon laquelle la mêlée favoriserait la mise en place de la hiérarchie entre jeunes mâles dont le rang social n'est pas encore tout à fait fixé. Les mêlées ne surviennent presque jamais dans les groupes mixtes. La rareté des interactions violentes entre mâles dans ces groupes a donc pour effet secondaire de limiter les conséquences de ces interactions sur les femelles et les agneaux (réduction du stress et des risques de blessure).

Le phénomène particulier des mêlées n'a été que rarement observé chez le mouflon (Schaller, 1977 ; Cavalini, 1987), mais ce comportement a été décrit par ailleurs chez les bighorns et quelques autres ongulés (Geist, 1971 ; Schaller, 1977). Dans la population de l'île Haute, l'inhabituelle grande taille des groupes de mâles (Boussès & Réale, 1993) favoriserait l'apparition de mêlées. Le nombre réduit d'individus dans les groupes mixtes en 1992 ou les groupes de mâles en 1993 expliquerait la faible fréquence des mêlées dans ces groupes. Ces mêlées pourraient résulter d'une situation anxiogène (Calhoun, 1962) liée à la forte densité en 1992. Par ailleurs, la synchronisation des interactions agonistiques entre mâles pourrait être avantageuse en évitant de multiplier les confrontations par dyades.

Bien que les mécanismes comportementaux ne soient généralement pas suffisants pour réguler les populations animales, ils peuvent affecter la survie de certains individus (Dittus, 1977 ; Berger, 1986 ; Sinclair, 1986). La régulation de la population de mouflons de Kerguelen est principalement liée à la disponibilité des ressources trophiques (Boussès *et al.,* 1994). Dans cette population, les contraintes sociales s'accentuent avec l'accroissement des effectifs, en particulier pour les mâles. Pour ces derniers, les mêlées (dont certaines durent plusieurs minutes) sont l'occasion d'agressions non ritualisées énergétiquement coûteuses et impliquant des risques de blessures. En 1992 par exemple, deux mâles ont boité durant plusieurs mois à la suite de mêlées et ont très peu participé au rut. L'important effort de reproduction des mâles durant le rut, juste avant l'hiver, se traduit par une réduction de leurs réserves énergétiques, ce qui paraît réduire leur survie hivernale (Geist, 1971 ; Clutton-Brock *et al.,* 1982). En forte densité, bien avant le rut, la multiplication des interactions agressives énergétiquement coûteuses par les mâles subadultes pourrait être un des facteurs limitant leur capacité à accumuler des réserves énergétiques, et par ce biais réduire leur probabilité de survie hivernale en période de forte densité.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tout particulièrement Jacques Dubois et Pascal Gendreau, volontaires à l'aide technique durant l'hivernage 1993, pour leur

collaboration sur le terrain, ainsi que J.L. Chapuis, M.L. Maublanc, D. Pépin et un lecteur anonyme pour leurs remarques et leurs suggestions constructives sur le manuscrit. Cette étude a bénéficié des soutiens financiers et logistiques de l'Institut Français pour la Recherche et la Technologie Polaires (programme n° 276), et de l'Office National de la Chasse (convention Muséum/ONC n° 94/47).

RÉSUMÉ

La population de mouflons (*Ovis musimon,* Pallas, 1802) introduits sur l'île Haute, dans l'archipel de Kerguelen (TAAF), est caractérisée par un cycle démographique marqué, des épisodes de forte mortalité hivernale survenant tous les trois à cinq ans. Les fréquences de déplacements d'individus par un congénère de sites d'alimentation et les taux d'interactions agonistiques ont été comparés entre une période de forte densité et sex-ratio équilibrée (été 1992) et une période de relative faible densité et forte proportion de femelles succédant à un crash hivernal (été 1993). Les deux années, les animaux des différentes classes d'âge et de sexe ont interagi préférentiellement avec des congénères de leur propre classe. Avec la réduction de densité, la fréquence de déplacements d'un site d'alimentation a diminué pour les femelles et les agneaux, mais est restée stable pour les mâles. Ces interactions sont néanmoins très rares et suggèrent une faible compétition alimentaire directe dans cette population. D'autre part, la fréquence des interactions agonistiques a chuté pour toutes les classes, à l'exception des mâles adultes. A forte densité, les mâles subadultes ont interagi beaucoup plus que les autres classes. La plupart de leurs interactions agonistiques sont survenues à l'occasion de mêlées, interactions impliquant simultanément plus de deux individus. La fréquence des mêlées a fortement chuté à faible densité. L'importante participation des mâles à des interactions agressives, impliquant des coûts énergétiques importants et des risques de blessures, pourrait contribuer à réduire leur probabilité de survie hivernale.

Mots-clés : mouflon, *Ovis musimon,* densité, interactions agonistiques, compétition, Kerguelen.

SUMMARY

The Haute island (Kerguelen subantarctic archipelago) population of Corsican Mouflon *(Ovis musimon)* is characterized by a demographic cycle, with periodic die-offs every three to five years. The frequency of displacement from feeding sites between a period of peak population density (1992) and a period of relative low density that followed a winter crash (1993) were compared. Agonistic interactions that occurred in other situations than feeding competition were also investigated. During both years, mouflons did not interact at random, but mainly selected individuals of their own age-sex class. The frequency of displacements decreased for females and lambs between the two years but remained stable for males. Nevertheless, displacements from feeding sites were very infrequent, even at peak population density. This result suggests a low direct competition for food in this population. In contrast, the frequency of agonistic interactions decreased for

all the age-sex classes except the adult males. At peak population density, the frequency of agonistic behaviours was much higher among subadult males than among the other classes. This was due to their frequent involvement in huddles (simultaneous interactions of three individuals or more). The high frequency of subadult male aggressive interactions, with associated high energy expenditure and risk of wounding, could reduce their winter survival probability at peak population density.

Key words : mouflon, *Ovis musimon,* density, agonistic interactions, competition, Kerguelen.

RÉFÉRENCES

ALTMANN, S.A. (1968). — Sociobiology of Rhesus monkeys. III : the basics communication network. *Behaviour,* 32 : 364-372.

ALTMANN, S.A. & ALTMANN, J. (1977). — On the analysis of rates of behaviour. *Anim. Behav.,* 25 : 364-372.

ANDREWARTHA, H.G. & BIRTCH, L.C. (1957). — *The distribution and abundance of animals.* University of Chicago Press, Chicago.

APPLEBY, M.C. (1980). — Social rank and food access in red deer stags. *Behaviour,* 74 : 294-309.

BARRETTE, C. & VANDAL, D. (1985). — Social rank, dominance, antler size, and access to food in snow-bound wild woodland caribou. *Behaviour,* 97 : 118-146.

BERGER, J. (1986). — *Wild horses of the great basin : social competition and population size.* Wildlife Behavior and Ecology series, University of Chicago Press, Chicago.

BON, R. (1992). — Social and spatial segregation of males and females in polygamous ungulates : proximate factors, pp. 195-198. *In :* F. Spitz, G. Gonzalez & S. Aulagnier (eds.). *Ongulés/Ungulates 91.* Toulouse, SFEPM, IRGM.

BON, R., CUGNASSE, M., DUBRAY, D., GIBERT, P., HOUARD, T. & RIGAUD, P. (1991). — Le mouflon de Corse. *In :* Les ongulés sauvages de France. *Rev. Ecol. (Terre Vie),* suppl. 6 : 67-110.

BON, R., DUBOIS, M. & MAUBLANC, M.T. (1993). — Does age influence between-rams compagnionship in mouflon (*Ovis gmelini*) ? *Rev. Ecol. (Terre Vie),* 48 : 57-64.

BOURZAT, D. & MONIÉ, J.-P. (1977). — *Evolution des pâturages aux îles Kerguelen.* Mémoire ITA, INSPA, Dijon, 124 p.

BOUSSÈS, P., BARBANSON, B. & CHAPUIS, J.L. (1992). — The Corsican mouflon (*Ovis ammon musimon*) on Kerguelen archipelago : structure and dynamics of the population, pp. 317-320. *In :* F. Spitz, G. Janeau, G. Gonzalez & S. Aulagnier (eds.). *Ongulés/Ungulates 91.* Toulouse, SFEPM, IRGM.

BOUSSÈS, P. & RÉALE, D. (1993). — Facteurs proximaux affectant la taille des groupes sociaux d'une population insulaire de mouflons de Corse (*Ovis ammon musimon*), pp. 205-211. *In :* A. Cloarec (ed.). *L'information.* Actes du 25e colloque annuel SFECA, Rennes, 7-9 avril 1993.

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.

CALHOUN, J.B. (1962). — Population density and social pathology. *Scient. Amer.,* 206 : 139-148.

CAUGHLEY, G. & KREBS, C.J. (1983). — Are big mammals simply little mammals writ large ? *Oecologia,* 59 : 7-17.

CAVALINI, P. (1987). — On the behaviour of male Sardinian mouflons (*Ovis orientalis musimon*) during the pre-rut. *Mammalia,* 51 : 195-200.

CHAPUIS, J.L., BOUSSÈS, P. & BARNAUD, G. (1994). — Alien mammals, impact and management in the French Subantarctic islands. *Biol. Conserv.,* 67 : 97-104.

CHENEY, D., LEE, P.C. & SEYFARD, R. (1981). — Behavioural correlates on non-random mortality among free-ranging female vervet monkeys. *Behav. Ecol. Sociobiol.,* 9 : 153-161.

CHITTY, D. (1967). — The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proc. Ecol. Soc. Australia,* 2 : 51-78.

CLUTTON-BROCK, T.H., ALBON, S.D. & GUINNESS, E. (1982). — *Red deer : behavior and ecology of two sexes.* Wildlife Behavior and Ecology series, University of Chicago Press, Chicago.

DITTUS, W.P.J. (1977). — The social regulation of population density and age-sex distribution in the toque monkey. *Behaviour,* 63 : 281-322.

ECCLES, T.R. & SHACKLETON, D.M. (1986). — Correlates and consequences of social status in females bighorn sheep. *Anim. Behav.,* 34 : 1392-1401.

EMLEN, S.T. & ORING, L.W. (1977). — Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science,* 197 : 215-223.

ESPMARK, Y. (1974). — Dominance relationships as a possible regulating factor in roe deer and reindeer populations, pp. 787-796. *In :* V. Geist & F. Walther (eds.), *The behaviour of ungulates in relation to their management,* IUCN, Morges.

GEIST, V. (1971). — *Moutain sheep. A study in behavior and evolution.* Wildlife Behavior and Ecology series, University of Chicago Press, Chicago.

GEIST, V. (1974). — On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *Amer. Zool.,* 14 : 205-220.

GONZALEZ, G. & BERDUCOU, C. (1985). — Les groupes sociaux d'isards et de mouflons au massif du Carlit (Pyrénées-Orientales). *Gibier Faune Sauvage,* 4 : 85-102.

GREENE, S.W. & WALTON, D.W.H. (1975). — A annoted check list of the Subantarctic and Antarctic vascular flora. *Polar Record,* 17 : 473-484.

GULLAND, F.M.D. (1991). — *The role of parasites in the population dynamics of Soay sheep on St-Kilda.* PH. D. Thesis, Cambridge University, 176 p.

HAMILTON III, W.J., BUSKIRK, R. & BUSKIRK, W.H. (1977). — Intersexual dominance and differential mortality of Gemsbok *Oryx gazella* at Namib Desert waterholes. *Madoqua,* 10 : 5-19.

HASS, C.C. (1991). — Social status in female bighorn sheep (*Ovis canadensis*) : expression, development and reproductive correlates. *J. Zool. Lond.,* 225 : 509-523.

HESTBECK, J.B. (1982). — Population regulation of cyclic mammals : the social fence hypothesis. *Oikos,* 39 : 157-163.

HOGG, J.T. (1987). — Intrasexual competition and mate choice in rocky moutain bighorn sheep. *Ethology,* 75 : 119-144.

LACK, D. (1954). — *The natural regulation of animal numbers.* Clarendon Press, Oxford.

LEADER-WILLIAMS, N. (1988). — *Reindeer on south Georgia. The ecology of an introduced population.* Studies in polar research. Cambridge University Press, Cambridge.

LÉSEL, R. (1967). — Contribution à l'étude écologique de quelques mammifères importés aux îles Kerguelen. *TAAF,* 38 : 3-40.

MASSÉ, L., DELARUE, D. & THOMAS, T. (1982). — Une fougère nouvelle pour les îles Kerguelen (Terres Australes et Antarctiques Françaises) : *Elaphoglossum randii* ; Alston et Schelpe. *CNFRA,* 51 : 25-32.

MICHENER, G.R. (1980). — The measurement and interpretation of interaction rates : an example with adult Richardon's ground squirrels. *Biol. Behav.,* 53 : 71-384.

NICHOLSON, A.J. (1954). — An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool.,* 2 : 9-65.

PEMBERTON, J.M., ALBON S.D., GUINNESS, F.E., CLUTTON-BROCK, T.H. & DOVER, G.A. (1992). — Behavioral estimates of male mating success tested by DNA fingerprinting in a polygynous mammal. *Behavioral Ecology,* 3 : 66-75.

POST, D.G., HAUSFATER, G. & MCCUSKEY, S.A. (1980). — Feeding behavior of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) : relationship to age, gender and dominance rank. *Folia Primatol.,* 34 : 170-195.

PULLIAM, H.R. (1976). — The principle of optimal behavior and the theory of communities, pp. 311-332. *In :* P.H. Klopfer & P.P.G. Bateson (eds.), *Perspectives in Ethology,* New York, Plenum Press.

RISENHOOVER, K.L. & BAILEY, J.A. (1985). — Relationships between group size, feeding time and agonistic behavior of mountain goats. *Can. J. Zool.,* 63 : 2501-2506.

SCHALLER, G.B. (1977). — *Mountain monarchs. Wild sheep and goats of the Himalaya.* University of Chicago Press, Chicago.

SHANK, C.C. (1972). — Some aspects of social behaviour in a population of feral goats (*Capra hircus* L.). *Z. Tierpsychol.,* 30 : 488-528.

SIEGEL, S. & CASTELLAN, N.J. Jr. (1988). — *Nonparametric statistics for behavioral sciences.* Second Edition. McGraw-Hill international Editions.

SINCLAIR, A.R.E. (1977). — *The african buffalo. A study of resource limitation of populations.* Wildlife Behavior and Ecology series, University of Chicago Press, Chicago.

SINCLAIR, A.R.E. (1986). — Testing multi-factor causes of population limitation : an illustration using snowshoe hares. *Oikos,* 47 : 360-364.

SINCLAIR, A.R.E. & NORTON-GRIFFITHS, M. (1979). — *Serengeti : dynamics of an ecosystem.* Wildlife Behavior and Ecology series, University of Chicago Press, Chicago.

SKOGLAND, T. (1989). — Comparative social organization of wild reindeer in relation to food, mates and predator avoidance. *Advance in Ethology,* 29 : 1-71.
THOULESS, C.R. (1990). — Feeding competition between grazing red deer hinds. *Anim. Behav.,* 40 : 105-111.
TRIVERS, R.L. (1972). — Parental investment and sexual selection, pp. 136-179. *In :* B. Campbell (ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971,* Chicago, Aldine-Atherton.
WATSON, A. & MOSS, R. (1970). — Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates, pp. 167-218. *In :* A. Watson (ed.), *Animal population in relation to their food resources,* Blackwell, Oxford.
WHITTEN, P.L. (1983). — Diet and dominance among female vervet monkeys. *Am. J. Primatol.,* 5 : 139-159.
WRANGHAM, R.W. (1980). — An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour,* 75 : 262-300.