

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/261885458>

Déterminants spatio-temporels de la sélection de l'habitat chez le mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp

Thesis · December 2013

CITATIONS

2

READS

706

1 author:



Pascal Marchand

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

25 PUBLICATIONS 126 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Parasitism and spatial genetic structure. Example of the Mediterranean Mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.). [View project](#)



UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

Spécialité : **BIODIVERSITE - ECOLOGIE - ENVIRONNEMENT**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Pascal MARCHAND

Thèse dirigée par **Anne LOISON**

et codirigée par **Mathieu GAREL**

préparée au sein du **Laboratoire d'Ecologie Alpine - UMR CNRS 5553**
et de l'**Ecole Doctorale Chimie et Sciences du Vivant**

Déterminants spatio-temporels de la sélection de l'habitat chez le mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.

Thèse soutenue publiquement le **20 décembre 2013**,
devant le jury composé de :

Mme Christiane GALLET

Professeur, Laboratoire d'Écologie Alpine (CNRS), Présidente

Mr Aurélien BESNARD

Maître de Conférences, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (CNRS),
Rapporteur

Mr Stefano FOCARDI

Consiglio nazionale delle ricerche, Istituto dei Sistemi Complessi, Rapporteur

Mr Mark HEWISON

Directeur de Recherche, Laboratoire Comportement et Écologie de la Faune Sauvage (INRA), Examinateur

Mme Anne LOISON

Directrice de Recherche, Laboratoire d'Écologie Alpine (CNRS), Directrice de thèse

Mr Mathieu GAREL

Ingénieur, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Centre National d'Étude et de Recherche appliquée Faune de Montagne, Co-Directeur de thèse



Ce document a été mis en page à l'aide du logiciel libre L^AT_EX et du style typographique (largement modifié...) `classicthesis` développé par André Miede et inspiré par l'ouvrage de référence de Robert Bringhurst sur la typographie « *The Elements of Typographic Style* ».

<http://code.google.com/p/classicthesis/>

*« Choisissez un travail que vous aimez
et vous n'aurez pas à travailler un seul jour de votre vie. »*

– Confucius –

Remerciements

Avant que vous ne débutiez la lecture de ce manuscrit, je tiens à ce qu'un certain nombre de personnes soient ici « publiquement » remerciées pour ce qu'elles m'ont apporté pendant cette période de thèse mais aussi pendant l'ensemble du parcours universitaire et professionnel qui m'y a conduit.

Un grand merci à l'ensemble des membres du jury de m'avoir fait l'honneur de juger ce travail : **Madame Christiane Gallet, Messieurs Aurélien Besnard, Hervé Fritz, Stefano Focardi et Mark Hewison**. Merci d'avoir accepté de vous déplacer en cette veille de vacances, me permettant de pouvoir attendre plus sereinement les rennes du Père Noël et surtout sans penser ongulés, GPS et habitat quand je les verrai...

Je tiens également à remercier ici une partie des personnes ayant participé aux comités de thèse (les autres le seront évidemment à d'autres occasions dans ces lignes). Même si je suis très impressionné (voire même carrément stressé) à chacune de nos rencontres, **Jean-Michel Gaillard**, merci pour vos conseils avisés, les discussions fructueuses et vos encouragements à chacune de ces occasions. **Clément Calenge**, pour ces mêmes raisons mais aussi pour avoir fourni à l'ensemble de la communauté scientifique tous les outils nécessaires à la manipulation des données et l'analyse de la sélection de l'habitat, un immense merci et un grand bravo pour cet excellent travail ! J'en ai très largement profité !

Cette thèse n'est pas que le résultat de trois années de travail. Elle est avant tout l'aboutissement d'un parcours sinueux jalonné de rencontres déterminantes qui m'ont permis de m'épanouir dans un domaine qui me passionne : la recherche sur la faune sauvage. Professionnellement, ces personnes m'ont beaucoup appris sur ce domaine dont, il faut bien l'avouer, je ne connaissais que peu de choses au début. A titre plus personnel, elles m'ont permis de devenir ce que je suis aujourd'hui, mais aussi de surmonter les nombreux sacrifices consentis pendant ce périple qui m'a amené aux 4 coins de la France et même en Norvège, mais m'a aussi déraciné de mon Sud-Ouest natal auquel je reste très attaché (en Savoie, il paraît que mon accent en témoigne...). Ce travail leur doit donc beaucoup. Que tous trouvent dans les mots qui suivent tous les remerciements qu'ils méritent.

Pour comprendre ce parcours et le rôle de chacun, il faut retourner quelques années en arrière. Très jeune, j'accompagnais déjà mon père et mes oncles pour des parties de chasse au petit gibier où partage et convivialité étaient les maîtres mots. C'est tout naturellement que j'ai passé le permis de chasser dès mes 15 ans. Dès lors, mes dimanches étaient tous consacrés à parcourir les étendues agricoles voisines de la maison où j'ai grandi, souvent accompagné de mon grand frère et de mon père. Peut-être parce que je ne suis pas très adroit et revenait souvent bredouille, je m'interrogeais alors sur les causes des

si faibles densités d'animaux observées, sur la quasi-absence de gibier « naturel » ou sur les changements apparents dans les migrations des palombes (= pigeons ramiers, mais ce deuxième terme n'existe pas dans le Sud-Ouest !). A l'heure de choisir la voie professionnelle dans laquelle j'allais m'engager, l'idée de joindre cette passion pour la faune sauvage et la chasse à mon projet a peu à peu mûri... A l'été 2005, alors étudiant en licence de Biologie à l'Université Bordeaux 1, je décidais d'en découvrir plus sur le monde de la recherche sur la faune sauvage. Le début de ce long parcours, déjà à l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS)...

En effet, c'est dans la station de recherche sur le sanglier située à Châteauvillain–Arc-en-Barrois (Haute-Marne), au sein du Centre National d'Etudes et de Recherche Appliquée (CNERA) Cervidés-Sanglier, que ma candidature pour un stage est retenue. J'y rencontre **Eric Baubet**, ingénieur chef de projet sur les études sanglier, **Serge Brandt**, dit « **Willy** », technicien en charge des suivis, **Sabrina Servanty**, alors doctorante, et **Sabine Hecquet**, secrétaire. Grâce à eux, je vais vivre une expérience fondatrice pour la suite de mon parcours. J'y découvre les programmes de recherches sur la dynamique des populations ou l'occupation de l'espace. Au détour de nombreuses discussions, Willy m'ouvre les yeux sur la chasse au grand gibier, son fonctionnement et l'économie qu'elle peut générer, ainsi que les problématiques de gestion posées par la grande faune. Moi qui n'avait encore jamais vu de sangliers, j'ai été servi ! A travers les captures et le suivi d'individus marqués par télémétrie VHF et GPS (déjà !), j'ai aussi pu tirer les premiers enseignements du travail de terrain :

- non, ce n'est pas toujours le plus gros qui gagne, même quand on s'attaque à un marcassin...
- il peut faire 3 ° C en plein mois d'août (je me rends compte en écrivant ces lignes que j'ai peut-être le don pour être recruté dans des régions « particulières » en termes de climat, voir Figure 13 page 47 pour plus de détails).

Mais c'est tout naturellement vers la sympathie de cette même équipe que je me tournais à nouveau à l'été 2007 pour me confronter à une autre facette de ce travail, l'analyse de données, dans le cadre d'un stage de Master 1 sur la dispersion juvénile (encore du spatial !). Après ces deux premières expériences très enrichissantes, mon choix était fait : j'essaierai de persévérer dans cette voie, l'idée d'une thèse ayant éclos à cette occasion. Cette équipe, à laquelle j'associe bien entendu **François Klein**, responsable du CNERA Cervidés-Sanglier, est donc à l'origine de ce parcours. MERCI !

Après une brève infidélité aux ongulés et à l'ONCFS (stage de 6 mois sur la cartographie de la diversité génétique française de la truite fario, toujours du spatial... !, dans le cadre d'un second Master 1 pendant le printemps et l'été 2008, pour pouvoir écrire autre chose que ONCFS et ongulés sur mon CV...), le naturel et la passion revint au galop début 2009... Une équipe du CNERA Faune de montagne avait retenu ma candidature pour un stage sur la survie juvénile chez le mouflon méditerranéen, dans le massif héraultais du Caroux-Espinouse... Ne soupçonnant même pas l'existence de cette espèce (plutôt rare dans le Sud-Ouest), n'ayant jamais entendu parlé de ce massif mais basant mon choix sur mes expériences passées à l'ONCFS, et sur les récentes « attaches » que j'avais liées dans ce département (voir par ailleurs), je répondais bien évidemment favorablement...

Je n'allais pas être déçu, puisque ce stage allait être prolongé par 1 an de CDD et cette thèse!

C'est **Jeanne Duhayer**, responsable « temporaire » (le temporaire dure parfois longtemps) de la station d'études, qui me fait découvrir tous les recoins de ce massif qu'elle chérit tant, le mouffon et les suivis dont il fait l'objet. Et ceci par tous les temps : je me souviendrai longtemps de ce premier jour de télémétrie sous la neige et sans gants. Sur le terrain, quand j'arrive à la suivre, elle m'apprend tout : les subtilités de la télémétrie en milieu escarpé, les « lectures colliers », les vrais « recherches cadavres » comme la poursuite des « morts-vivants », une sorte d'entraînement avant les récupérations de colliers GPS par drop-off (quand ceux-ci fonctionnent). Que de souvenirs mémorables... Au bureau, le duo féminin de caractère qu'elle constitue avec **Patricia Michel**, directrice du Groupement Environnemental et Cynégétique du Caroux-Espinouse (GIEC-CE), me permet de prendre toute la mesure des études, de la chasse et de la gestion de cette population et de son habitat. C'est surtout ces 2 ambassadrices hors pair qui m'auront transmis leur amour pour ce massif. Quand les drop-offs ne fonctionnent pas, il y a **Bruno Milhau**, du Service Départemental de l'Hérault (SD 34), qui m'initie à une technique très particulière de récupération de ces colliers. C'est tout le **SD 34** que j'aurai tour à tour la chance de côtoyer lors des moments privilégiés que sont les captures. Cette période de terrain m'aura enfin permis de rencontrer toute une armée de stagiaires et CDD, tous dévoués aux suivis sur le mouffon et son habitat, grâce auxquels j'aurai passé de très bons moments à Fagairolles et sur le terrain (**Maxime Aubert, Loïc Bérard, Jason Crebassa, Simon Escande, Thibault Gravez, Nicolas Issanchou, Bastien Le Page, Clément Mouysset, Grégory Patural, Grégory Persicot**). Je n'oublierai pas de remercier les **guides de chasse du GIEC-CE**, l'ensemble des personnes de l'**Office National des Forêts** et de la **Fédération Départementale des Chasseurs de l'Hérault** (FDC 34) pour leur collaboration dans le cadre de ces suivis et la mise à disposition de données si riches. Je finirai par une sincère pensée pour **Jean-Marc Cugnasse** et **Eric Marty**, pour leur contribution majeure aux 40 années de suivis de cette population. Désormais, c'est **Christian Itty** qui en assume la lourde responsabilité... et avec quelle motivation! Un collier devrait tomber ce dimanche... pas de problème... les données sont dans mon ordinateur le lundi! MERCI A TOUS!

Alors que cette histoire aurait pu prendre une toute autre direction (je venais de réussir le concours de technicien de l'Environnement et pensais fortement à m'engager dans cette voie), c'est à l'été 2010 que tout s'est finalement accéléré. Un financement de thèse était disponible au CNERA Faune de Montagne pour la rentrée universitaire et il venait de m'être proposé...

C'est donc au Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA), à Chambéry, et de temps en temps dans les bureaux grenoblois de l'ONCFS, à Gières, que ce parcours s'est poursuivi à partir de décembre 2010.

A Chambéry, je suis plongé au cœur d'une équipe où la bonne humeur et la solidarité règnent malgré les difficultés inhérentes aux petites structures. Un grand merci à **Claude Miaud et Christiane Gallet**, assurant tour à tour la direction de cette unité, **Jean-Noël Avrilier, Delphine Beyrend, Josepha Bleu, Nadine Curt Grand Gaudin, Arnaud Dehédin, Sébastien Ibanez, Annie Millery, Agnès Millet, François Pellissier, Nathalie Tissot**, à l'équipe **FYSE** et plus généralement à l'ensemble du

LECA Grenoble. Mention spéciale au **bureau 115 (Lionel Bernard, Marjorie Bison, Tony Dejean, Mathilde Destas, Tiphaine Lefebvre, Guillaume Morand, Claire Redjadj, Zullima Tablado)** et très spéciale à **Antoine Duparc**, qui aura partagé du début à la fin mes galères « R » istiques (« la taille d'un objet plus long n'est pas multiple de la taille d'un objet plus court ») et mes problèmes statistiques. Je n'oublie pas de souligner l'ambiance autour du café matinal ou à la pause déjeuner, partagée avec les membres chambériens du Centre Alpin de Recherche sur les Réseaux Trophiques des Ecosystèmes Limniques (**CARRETEL : Florent Arthaud, Elodie Billard, Etienne Dambrine, David et Elise Etienne, Emilie Lyautey, Julie Toury**).

A Gières, c'est tout le « Gières-HLM » qui m'accueille régulièrement à bras ouverts. Ici aussi, malgré les enjeux des problématiques traitées, toujours des mots gentils ou une attention pour les grands événements (je vous souhaite un jour d'être invité au repas-banquet de Noël ! Merci donc à **Elie Augereau, Stéphanie Benoist, Jacques Bonardi, Pierre-Emmanuel Briaudet, Michel Catusse, Thierry Chevrier (mon premier éditeur !), François Couilloud, Pierre-Marie Dubrulle, Antoine Greiller, Magalie Guillot, Jean Hartz, Charlotte Kourkgy, Isabelle Losinger, Eric Marboutin, Benjamin Marcon, Chloé Mathieu, Jacques Michallet, Quentin Richard, Carole Thomas de la Borde, Carole Toïgo, Sylvie Varray et tous les membres de la BMI !**

Enfin, cette thèse m'aura aussi permis de collaborer avec un certain nombre de personnes que je souhaite aussi sincèrement remercier pour m'avoir impliqué dans leurs travaux : **Gaëlle Darmon et Emmanuelle Richard**. J'espère que les projets que nous avons désormais en commun aboutiront et qu'il y en aura de nombreux autres ! Parmi ces collaborateurs, un merci particulier à **Gilles Bourgoïn**, qui, après avoir « essuyé les plâtres » sur l'analyse des données GPS mouflon, aura été un véritable co-co-directeur de thèse. Merci pour les innombrables relectures.

Au cours de ce parcours, plusieurs personnes, que j'ai jusqu'ici volontairement omises, m'ont sans cesse renouvelé leur confiance, me permettant de prolonger l'aventure et d'en apprendre toujours plus dans le domaine où je m'épanouis. Parmi elles, **Daniel Maillard**, responsable du CNERA Faune de Montagne, a joué un rôle prépondérant. Je n'oublierai jamais notre entrevue dans les bureaux de Fagairrolles où vous m'avez pour la première fois parlé de ce sujet de thèse ! Merci ! Merci au reste de l'équipe de Juvignac (mentions spéciales à **Dominique Dubray** pour nos échanges sur les données GPS et **Katia Martinez** pour les volets administratifs), aux autres équipes de terrain avec lesquelles j'ai collaboré dans les **Bauges (Thibault Amblard, Jean-Michel Jullien, Mathias Rennes)** ou en **Corse (Pierre Benedetti, Frédéric Sanchis)**, aux autres **membres du CNERA Faune de Montagne**, et plus généralement à l'**ONCFS** pour avoir financièrement soutenu ce parcours. Je mesure la chance que vous m'avez donnée d'avoir pu être formé et d'avoir participé de façon significative à toutes les étapes de ces recherches, de l'acquisition de données sur le terrain, à la création d'outils en favorisant la gestion (l'une de mes missions lors de cette période était la création d'une base de données Access, devenue effective avec le concours de **Dominique Tatin**) jusqu'à leur analyse !

Au LECA, c'est **Anne Loison**, qui a eu la lourde tâche de diriger cette thèse. Pour les aspects théoriques, une référence ! Un petit mail pour une notion ou une discussion banquale, et c'est de la lecture pour la semaine ! Pour moi qui ne lisait même pas le journal

local avant le début de cette thèse... Une révolution ! Mais elle a raison, c'est un aspect fondamental de ce travail. Merci pour les relectures assidues et les bonnes idées... malgré le planning souvent très serré. Merci aussi pour ton soutien logistique et les propositions de week-ends lors de mon séjour norvégien. I would also like to warmly thank **Erling Solberg** for his winter bike, Storfosna and its big cods, **Ivar Herfindal**, **Bram Van Moorter**, **Manuella Panzacchi** and **Bernt-Erik Saether** who welcomed me so well during my norwegian period !

Que dire alors de **Mathieu Garel**, co-directeur de cette thèse ! D'abord maître de stage officieux mais si précieux pour les analyses de survie et la rédaction du rapport de Master 2, c'est sous son aile que j'ai (presque) tout appris en termes d'analyses. Son enthousiasme, débordant, ses idées, parfois trop nombreuses pour arriver à toutes les suivre, son efficacité quelles que soient les conditions, au bureau comme sur le terrain, sa disponibilité, même aux 4 coins de la France, et son incroyable maîtrise de tous les outils modernes d'analyse (comment fais-tu pour cliquer sur autant de touches du clavier en une seule fois ?) ont été le carburant de cette thèse. Un merci élargi à **ta petite famille** lorsqu'il s'agit d'évoquer les soirées crêpes, barbecue, et autres moments de détente...

Si être doctorant n'a pas été tous les jours facile, m'accompagner dans ce périple au quotidien n'a pas dû l'être non plus ! Il y avait vraiment de quoi devenir chèvre à entendre parler autant de mouflon... mais elle a résisté ! Donc un grand merci à **Amélie**, qui a accepté de vivre ces trois années à mes côtés, faisant face lors des moments de doute, de fatigue ou de mauvaise humeur, acceptant les vacances raccourcies, les week-ends studieux, les courtes soirées et cette dernière ligne droite « no life »... Une pensée pour **ma « belle-famille »** : après deux étés de disette, j'espère rapidement pouvoir vous accompagner aux arènes ou aux prés, à l'ombre du figuier de « **Mamé** » avec une excellente paëlla ou à Rieutord, et partager avec vous ces bons moments qui m'ont manqué ! Merci également pour les relectures et les corrections orthographiques !

Enfin, ces quelques lignes ne suffiront pas pour évoquer le soutien sans faille que j'ai reçu de **ma famille** pendant tout ce temps. **Lous rats**, *i.e.* **Lou Baoutic**, **Lou grand Minas**, **El Duche**, et **Ninito**, merci pour vos encouragements et les trop courts mais excellents moments dans notre cocon commun ou à Maillas. **Maman**, **Papa**, merci de m'avoir toujours fait confiance, d'avoir continuellement cru en ce parcours et de m'avoir donné tous les moyens pour le mener à son terme, au prix de nombreux sacrifices, alors que vous-mêmes n'avez pas eu cette chance...

*A celle qui m'a transmis l'amour de la terre et des animaux qui la peuplent.
Si seulement tu avais pu savoir pourquoi je suis parti si loin de toi ...
Si seulement tu pouvais être encore là pour que je te rende ce que tu m'as donné ...*

Résumé

S'appuyant sur l'exemple du mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. et sur plusieurs échelles spatio-temporelles, nous avons pour objectifs dans cette étude de mieux comprendre comment ces animaux modulent leurs comportements dans l'espace et/ou dans le temps face à l'hétérogénéité et la dynamique de leur environnement et de leurs propres besoins. Une revue du régime alimentaire du mouflon au sein de son aire de répartition mondiale nous a permis de vérifier l'importance des graminées chez cette espèce tout en révélant l'étendue des variations de son comportement alimentaire. Proposant une approche originale pour mesurer indirectement la qualité de son habitat, nous avons aussi évalué les conséquences de la répartition hétérogène de ces ressources alimentaires sur la masse corporelle des mâles de la population du massif du Caroux-Espinouse (Hérault). C'est à partir d'un suivi par colliers GPS dans cette population que nous avons ensuite mis en évidence une sélection de l'habitat nettement divergente entre les sexes au printemps et en été. Ce processus comportemental s'organise alors en une hiérarchie de décisions. Les choix des femelles sont d'abord largement dictés par les conditions qui devraient assurer la survie de leur progéniture, tandis que les mâles se concentrent sur les habitats offrant les meilleures conditions d'alimentation et une bonne protection thermique en été. A fine échelle, nos travaux montrent de nettes modulations de ces choix et des relations fortes entre comportements spatiaux et temporels chez ce ruminant, lui permettant de faire face au compromis nourriture/couverture. Nous nous sommes aussi intéressés de près à l'influence des activités humaines sur le comportement de cette espèce. Nous montrons que la chasse a des conséquences plus importantes que le tourisme, avec des réponses durant les périodes risquées mais aussi quand le risque est moindre à l'échelle journalière, et des effets y compris dans un espace protégé. Dans un contexte de changements globaux et de pressions anthropiques accrues, la mise en évidence de l'influence de l'hétérogénéité de l'habitat, du climat, des activités humaines et de leurs dynamiques respectives sur le comportement d'un grand herbivore devrait aider à mieux cerner les relations entre ces espèces et leurs habitats et à améliorer leur gestion.

Mots-clés : mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., sélection de l'habitat, activité, échelles spatio-temporelles, ségrégation sexuelle, dérangements humains, GPS, Caroux-Espinouse, coexistence, massif des Bauges, chamois *Rupicapra rupicapra*.

Abstract

Using Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. as a case study and based on several spatio-temporal scales, we aimed at better understanding how animals' choices change in space and/or time according to environmental heterogeneity and dynamics, and to own needs. A review on mouflon's diet across its range at the world level allowed us to confirm the importance of grass for this species, but also to reveal the wide variation in its foraging behaviour. Using an original approach allowing an indirect measure of habitat quality, we also evaluated the consequences of the heterogeneous distribution of foraging resources on the body mass of rams from the population of the Caroux-Espinouse massif (southern France). Based on data from a GPS monitoring in this population, we revealed sex-specific habitat selection during spring and summer. This behavioural process results from a hierarchy of decisions. Females' choices are mostly driven by the conditions that should ensure lamb survival, whereas males select the habitats providing the best foraging conditions and high thermal cover during summer. At fine scale, choices concurrently varied in space and time allowing this ruminant to cope with the food/cover trade-off. We also focused on the influence of human activities on the behaviour of this species. We showed that hunting had more marked consequences than tourism, with responses during both high and low-risk periods at the daily scale, and a spill-over effect in a protected area. In a context of global changes and increasing human pressures, revealing the influence of habitat heterogeneity, climate, human activities and of their relative dynamics on the behaviour of a large herbivore may help to better grasp the relationships between these species and their habitats and to improve their management.

Key-words : Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., habitat selection, activity, spatio-temporal scales, sexual segregation, human disturbance, GPS, Caroux-Espinouse, coexistence, Bauges massif, chamois *Rupicapra rupicapra*.

Table des matières

PARTIE I	INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1	: CONTEXTE GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE	3
1.1	Des changements majeurs, globaux et rapides	3
1.2	Décrire et comprendre les comportements pour prédire les effets des changements en cours et améliorer la gestion	4
1.3	Au cœur des écosystèmes terrestres, des grands herbivores...	5
1.4	...avec de forts enjeux de gestion	6
1.5	Quelle gestion dans un environnement multi-usages ?	8
CHAPITRE 2	: CONTEXTE THÉORIQUE	11
2.1	Être au bon endroit au bon moment pour survivre et se reproduire	12
2.1.1	Survivre et se reproduire face à la sélection naturelle	12
2.1.2	L'exemple de l'acquisition des ressources alimentaires	12
2.1.3	Être au bon endroit dans un environnement aux multiples contraintes	13
2.1.4	Sélection sexuelle, allocation des ressources et conséquences	17
2.1.5	Être au bon endroit au bon moment ? Des compromis à toutes les échelles	21
2.2	Choisir le bon habitat – Principales notions	22
2.2.1	Habitat et niche écologique	23
2.2.2	La sélection de l'habitat	24
2.2.3	Le bon habitat ?	27
2.3	La sélection de l'habitat chez les grands herbivores	28
2.4	Objectifs et structure de la thèse	31
PARTIE II	CONTEXTE MÉTHODOLOGIQUE	35
CHAPITRE 3	: MODÈLE D'ÉTUDE : LE MOUFLON MÉDITERRANÉEN	37
3.1	Taxonomie, origine, et situation de l'espèce	37
3.1.1	Taxonomie et Origine	37
3.1.2	Les populations françaises de mouflons	39
3.2	Quelques éléments sur la biologie de l'espèce	40
3.2.1	Caractéristiques morphologiques	40
3.2.2	Organisation sociale et cycle annuel de reproduction	42
CHAPITRE 4	: LE MASSIF DU CAROUX-ESPINOUSE ET SA POPULATION DE MOUFLONS	45
4.1	Le massif du Caroux-Espinouse	45
4.1.1	Situation administrative et topographie	45
4.1.2	Climat	47

4.1.3	Types de végétation, Flore et Faune	48
4.1.4	Activités humaines	51
4.2	La population de mouflons	51
4.2.1	Historique de la population et de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage	51
4.2.2	La chasse au mouflon et la chasse en général	52
4.3	Le territoire national de référence pour l'étude du mouflon	53
4.3.1	Suivi à long terme de la population	53
4.3.2	Suivis de l'utilisation de l'habitat et des rythmes d'activités par colliers GPS	54

PARTIE III RESSOURCES ALIMENTAIRES – VARIATIONS ET CONSÉQUENCES 59

ARTICLE 1 : LES MOUFLONS SONT-ILS VRAIMENT DES PAISSEURS ? 61

ARTICLE 2 : VARIATIONS DE LA MASSE DE LA CARCASSE LIÉES À L'HABITAT CHEZ UN GRAND HERBIVORE RÉVÉLÉES PAR LA COMBINAISON DE DONNÉES ISSUES DE LA CHASSE ET DE GPS 85

PARTIE IV SÉLECTION DE L'HABITAT DANS L'ESPACE ET DANS LE TEMPS 105

ARTICLE 3 : L'ORDRE DE PRIORITÉ IMPORTE DANS L'INTERACTION ENTRE DÉTERMINANTS EXTERNES ET INTERNES DE LA SÉLECTION DE L'HABITAT : RÉPONSES SEXE- ET ACTIVITÉ-SPÉCIFIQUES AUX VARIATIONS SAISONNIÈRES DU RISQUE ET DES RESSOURCES 107

ARTICLE 4 : LES CONDITIONS CLIMATIQUES ESTIVALES ENGENDRENT DES RÉPONSES SPÉCIFIQUES À CHAQUE SEXE DANS LA SÉLECTION DE L'HABITAT DU MOUFLON MÉDITERRANÉEN 127

PARTIE V COMPORTEMENTS SPATIAUX ET TEMPORELS DANS UN ENVIRONNEMENT PARTAGÉ 143

ARTICLE 5 : CONSÉQUENCES DIRECTES ET INDIRECTES DU TOURISME ET DE LA CHASSE SUR LE COMPORTEMENT SPATIO-TEMPOREL D'UN GRAND HERBIVORE DANS ET AUTOUR D'UN ESPACE PROTÉGÉ 145

ARTICLE 6 : LES ESPÈCES ÉCOLOGIQUEMENT PROCHES MODIFIENT-ELLES LEURS ACTIVITÉS JOURNALIÈRES EN SITUATION DE SYMPATRIE ? UN TEST CHEZ LE CHAMOIS EN PRÉSENCE DU MOUFLON 163

PARTIE VI	SYNTHÈSE GÉNÉRALE	173
CHAPITRE 5	: SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES	175
5.1	Synthèse et discussion des principaux résultats	175
5.1.1	Sélection des ressources alimentaires :	
	un paisseur éclectique ou la stratégie la moins pire?	175
5.1.2	Importance de l'échelle spatio-temporelle et de l'activité dans la compréhension de la sélection de l'habitat et des différences entre sexes	177
5.1.3	Des mouflons dérangés par les activités humaines (massif du Caroux-Espinouse) mais pas « dérangeants » pour les chamois (massif des Bauges)	179
5.2	Implications pour la gestion	180
5.3	Perspectives	183
5.3.1	Prise en compte de l'hétérogénéité inter-individuelle	183
5.3.2	Échelles? Quelles échelles?	184
5.3.3	Des comportements dans l'espace et dans le temps à la dynamique des popula- tions dans un environnement en plein changement	185
5.3.4	Prise en compte de l'hétérogénéité des contextes : Et ailleurs?	186
BIBLIOGRAPHIE		189
AUTRES COMMUNICATIONS		245

Table des figures

FIGURE 1	Evolution des tableaux de chasse des principaux ongulés sauvages présents en France entre 1973 et 2011.	7
FIGURE 2	A : Evolution de l'aire de répartition des ongulés de montagne français entre 1988 et 2010 (surfaces estimées en 2010 en légende). B : Nombre d'espèces d'ongulés sauvages présentes par commune (en 2008).	8
FIGURE 3	Répartition théorique des 21 membres d'une population dans deux parcelles de valeurs inégales (V_0 et V_0') selon la Distribution Idéale Libre (Fretwell et Lucas, 1969), d'après Danchin et al. (2005).	15
FIGURE 4	Représentation schématique de la ségrégation sexuelle et de ses différentes composantes.	19
FIGURE 5	La sélection de l'habitat, un processus hiérarchique sur un continuum d'échelles spatio-temporelles (Johnson, 1980; Senft et al., 1987).	24
FIGURE 6	Classification des grands herbivores ruminants européens (sauvages [gris] et domestiques [blanc]) selon leur stratégie alimentaire et leurs caractéristiques morpho-physiologiques, et conséquences sur leur rythme d'activité, d'après Hofmann (1989).	30
FIGURE 7	Schéma de synthèse du contexte et des problématiques abordés dans cette étude.	34
FIGURE 8	Phylogéographie du genre <i>Ovis</i> basée sur une analyse de la diversité de l'ADN mitochondrial (Cytochrome b), d'après Rezaei et al. (2010).	38
FIGURE 9	Aires de répartition du mouflon méditerranéen <i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp. (rouge) et du mouflon de Corse <i>Ovis gmelini musimon</i> var. <i>corsicana</i> (bleu) en France métropolitaine, et origine des principaux réservoirs utilisés pour la création des populations introduites, d'après Corti et al. (2011).	41
FIGURE 10	Les cornes chez le mouflon... Si elles permettent à coup sûr de reconnaître les mâles adultes, il n'est en revanche pas toujours facile de distinguer jeune mâle et femelle cornue!	42
FIGURE 11	Cycle annuel de reproduction du mouflon méditerranéen dans la population du massif du Caroux-Espinouse (Bon et al., 1993a; Garel et al., 2005a).	43
FIGURE 12	Orthophotographie du massif du Caroux-Espinouse (Hérault) en 3 dimensions.	46
FIGURE 13	A : Diagramme ombrothermique et B : Fréquences saisonnières (en %), vitesses (en m/s) et directions des vents enregistrées à la station Météo France de Fraïsse-Murat (1022 m, située à 9 km à l'Est du massif) sur la période 2003-2012.	47
FIGURE 14	Principaux types de végétation représentés sur la massif du Caroux-Espinouse (Hérault).	48

FIGURE 15	Photographies des différents types d'habitats rencontrés sur le massif du Caroux-Espinouse (Hérault).	50
FIGURE 16	Evolution spatiale (A : Evolution de l'aire de répartition) et numérique (B : Evolution du plan de chasse) de la population de mouflons du Caroux-Espinouse au cours des 4 dernières décennies.	52
FIGURE 17	Principe de fonctionnement et données récoltées par les colliers GPS utilisés entre 2003 et 2012 sur le massif du Caroux-Espinouse.	55
FIGURE 18	Locations of the sites (see Table 3) where the diet of mouflon <i>Ovis gmelini musimon</i> has been studied (in the 33 studies retained in analysis, resulting in 51 independent data points).	67
FIGURE 19	Variation in documented mouflon <i>Ovis gmelini musimon</i> diet (% of grasses, forbs and shrubs) according to the main environmental factors (seasons, climate, vegetation types, altitude and insularity) and research techniques, recorded from 51 reviewed data points on the diet of mouflon.	73
FIGURE 20	Projection of the diet of mouflon <i>Ovis gmelini musimon</i> from each data point (publication × site × season × technique; grey dots) against food items (arrows) on the first (horizontal) and second (vertical; A) and on the first (horizontal) and third (vertical; B) axes of the principal component analysis [representation of the proportion of diet variation explained by each of the six axes is given in the bottom left corner of (A)]. Food items were categorized according to Table 4. Projection of the diet of mouflon from each data point (publication × site × season × technique; grey dots) against environmental variables (arrows) on the first (horizontal) and second (vertical; C) and on the first (horizontal) and third (vertical; D) axes of the multiple correspondence analysis [representation of the proportion of environmental variation explained by each axis is given in the bottom left corner of (C)].	74
FIGURE 21	Projection of (A) the diet of mouflon <i>Ovis gmelini musimon</i> from each data point (publication × site × season × technique; grey dots) against environmental variables (arrows) and (B) against food items on the first (horizontal) and second (vertical) co-inertia axes (representation of the proportion of co-inertia explained by each of the six axes is given in the top left corner).	76
FIGURE 22	Projection of the diet of mouflon <i>Ovis gmelini musimon</i> according to habitat types (see the text for details) and (A) seasons and (B) research techniques.	77
FIGURE 23	(A) Digital elevation model and (B) Vegetation cover (for details on vegetation classification, see Garel et al. 2007), of the range of Mediterranean mouflon population from the Caroux-Espinouse massif (altitude range = 118-1,124 m a.s.l.).	90
FIGURE 24	Computational procedure used to determine home range composition of 257 mouflon rams harvested between 2005 and 2010 in the Caroux-Espinouse massif (southern France).	93

FIGURE 25	Variation in adjusted carcass mass (kg) of mouflon rams harvested between 2005 and 2010 in the Caroux-Espinouse massif (southern France) in response to age (A), harvesting date (days from 1 September, B) and cohorts (C).	98
FIGURE 26	Variation in adjusted carcass mass (kg) of mouflon rams harvested between 2005 and 2010 in the Caroux-Espinouse massif (southern France) in response to diversity of aspect (A), mean slope (B) and proportion of open habitats (C) in their home range (fixed home range size and position).	99
FIGURE 27	Schematic representation of our main hypotheses concerning variations in sex-, scale- and activity-specific habitat selection of Mediterranean mouflon (top left box).	111
FIGURE 28	Description of the Caroux-Espinouse massif (southern France, inset map in the bottom right corner), where habitat selection by Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp.) was investigated during 2003-2010 period. (A) Ranges of the 5 sub-populations considered (see Table 10 and <i>Home ranges selection</i> for details). (B) Digital elevation model. (C) Habitat types (for details on classification, see Table 10).	112
FIGURE 29	Seasonal variation in sex-specific habitat selection of Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp.) within 5 sub-populations situated in the Caroux-Espinouse massif (southern France) during 2003-2010 period.	118
FIGURE 30	Results from sex- and season-specific step selection functions during active (black) and inactive (light gray) movements (see Appendix 3.A for details on activity states) of males (A : March-September ; B : October-February) and females (C : March-June ; D : July-September ; E : October-February) Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp.) from the Caroux-Espinouse massif (southern France) during 2003-2010 period.	119
FIGURE 31	Identification of activity states in Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp.) with similar head motions and movement characteristics by combining k-means clustering and gap statistic (Van Moorter et al., 2010). A : Gap statistic for different number of clusters. The selected number of clusters using a tolerance of 1 and 2 are marked with a black dot and a grey square, respectively. B : Distribution of the standardized values of clustering variables for each cluster type revealed by gap statistic.	125
FIGURE 32	Three-dimensional land cover map of the Caroux-Espinouse study area (390-1,124 m a.s.l., 3550 ha, southern France), where sex-specific summer habitat selection of Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp.) was studied during 2010-2012 summers (July-August ; see Table 11 and Appendix 4.A for details on weather conditions).	131

FIGURE 33	Average (95% CI) temperature (°C) recorded in the different habitat types by GPS collars while on mouflon (26 ewes and 18 rams) according to day period and weather conditions (see Table 11 and Appendix 4.A for details).	135
FIGURE 34	Broad-scale habitat selection of GPS-collared Mediterranean mouflon ewes (n = 26; red) and rams (n = 18; blue) during 2010-2012 summers (July-August) in the Caroux-Espinouse study area (southern France).	136
FIGURE 35	Fine-scale habitat selection of GPS-collared Mediterranean mouflon ewes (n = 26; top panels) and rams (n = 18; bottom panels) during 2010-2012 summers in the Caroux-Espinouse study area (southern France) according to weather conditions (blue = cool – windy; black = moderate; red = hot – non windy, for details, see Table 11 and Appendix 4.A) and day periods (day = 7h–17h; twilight = 4h–6h + 18h–20h; night = 21h–3h UTC).	138
FIGURE 36	Areas occupied by the 66 GPS-collared mouflon (18 males, 48 females) studied between 2003 and 2012 in three areas of the Caroux-Espinouse massif ($n_{th} = 24$, $n_{tH} = 19$, $n_{TH} = 23$; for details, see Tab. 14).	151
FIGURE 37	Tourism (A) and hunting (B) consequences on the daily sinuosity of movements of GPS-collared Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp.) in the Caroux-Espinouse massif (southern France) between 2003 and 2012.	156
FIGURE 38	Tourism and hunting consequences on use of safe habitats (forests and slope > 30°), unsafe habitats (slope < 10°) and/or habitats providing the best foraging conditions (moorlands) by GPS-collared Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp.) in two unprotected areas (tH, where tourism pressure is low, and TH, where tourism pressure is high, both of them being harvested areas) of the Caroux-Espinouse massif (southern France).	157
FIGURE 39	Daily patterns of differences in proportions of time active per hour (pA) in GPS-collared Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp.) living in a protected reserve (th, where tourism pressure is low and restricted to main trails, and hunting is forbidden) and two surrounding unprotected areas (tH, where tourism pressure is low, and TH, where tourism pressure is high, both of them being harvested areas) of the Caroux-Espinouse massif (southern France).	158
FIGURE 40	Représentation cartographique du massif des Bauges (Savoie–Haute-Savoie).	164
FIGURE 41	3D spatial distribution of all individuals (top left), and of chamois and mouflon in the sympatric site (shaded square) represented on the elevation map (range: 600-2217 m).	169
FIGURE 42	Daily activity patterns of chamois in allopatry, of chamois in sympatry with mouflon, and of mouflon, in January when the spatial overlap of mouflon on chamois was minimal (6% of 319.1 ha [5043 ha occupied by the two species]; left) and in August while it was maximal (34% of 245.8 ha [565 ha occupied by the two species]; right).	171

FIGURE 43	Variations de la surface du domaine vital annuel des mouflons (en hectares) entre les 3 populations françaises qui font l'objet de suivis par colliers GPS.	187
-----------	---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----

Liste des tableaux

TABLEAU 1	Synthèse des principales hypothèses permettant d'expliquer la ségrégation sexuelle et de leurs prédictions (chez les espèces dimorphiques), d'après Bonenfant et al. (2004), Ruckstuhl et Neuhaus (2006) et Ruckstuhl (2007).	20
TABLEAU 2	Stratégie d'acquisition des données de colliers GPS et nombre de dispositifs posés au sein de la population de mouflons du massif du Caroux-Espinouse sur la période 2003-2012.	57
TABLEAU 3	Summary of the literature on the diet of mouflon reviewed in this study, showing site data, research methods and percentages of each plant category reported in the diet.	68
TABLEAU 4	Food categories applied to dietary studies to ensure consistency (see Allen et al. 2011 for detailed definitions). Rameau et al. (1993) was used to assign each taxon to one of these categories. see Appendix 1.B for details).	71
TABLEAU 5	Average percentages of the dietary components found in mouflon rumen content and faeces in the main habitat types highlighted by the co-inertia analysis and seasons.	78
TABLEAU 6	Characteristics of the home ranges of 13 GPS-collared rams whose data were used to describe the habitat characteristic that a harvested ram encountered.	92
TABLEAU 7	Results for modeling carcass mass of mouflon rams (n=257) harvested between 2005 and 2010 in the Caroux-Espinouse massif (southern France) using model selection for a baseline model based on age, harvest data and cohort without habitat variables and for habitat models added to the selected baseline model.	96
TABLEAU 8	Parameter estimates for the habitat variables expected to explain variation in body mass of 257 mouflon rams harvested between 2005 and 2010 in the Caroux-Espinouse massif (southern France).	97
TABLEAU 9	Results of linear model selection on habitat characteristics obtained from 1000 potential home ranges with variable area and position around the culling location of 257 mouflon rams harvested between 2005 and 2010 in the Caroux-Espinouse massif (southern France, Figure 24B).	100
TABLEAU 10	Characteristics of the 7 habitat types defined to study habitat selection by Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp.) during 2003-2010 period in the Caroux-Espinouse massif (southern France) and their relative proportions (%) within the 5 sub-populations studied.	114

TABLEAU 11	Average (\pm SD) temperature ($^{\circ}$ C) and wind speed ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) recorded by Météo France at the closest automatic weather station to our study area (Météo-France, Fraïsse-Murat; 1,022 m a.s.l., 10 m above the ground, 10 km east from the study area) according to day period and weather conditions during 2010-2012 summers (July-August).	133
TABLEAU 12	Set of models fitted to test for differences in broad scale habitat selection (choices of home range within available landscape, assessed using selection ratios; Manly et al. 2002) between rams and ewes of Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> \times <i>Ovis</i> sp.) during 2010-2012 summers in the Caroux Espinouse massif (southern France).	136
TABLEAU 13	Predictions concerning the impact of tourism and hunting on 3 behavioral metrics of 66 GPS-collared Mediterranean mouflon <i>Ovis gmelini musimon</i> \times <i>Ovis</i> sp. in 3 areas of the Caroux-Espinouse massif during 2003-2012 period.	149
TABLEAU 14	(A) Description of human activities, (B) habitat characteristics, (C) number of GPS-collared individuals and (D) number of 48h periods analyzed in the three studied areas to investigate behavioral consequences of tourism and hunting in Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> \times <i>Ovis</i> sp.) from the Caroux-Espinouse massif (southern France) between 2003 and 2012.	150
TABLEAU 15	Model selection table investigating tourism and hunting disturbance on movements sinuosity (scales = 2 h and 20 min), habitat use and activity patterns of 66 GPS-collared Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> \times <i>Ovis</i> sp.) living in the Caroux-Espinouse massif (southern France), between 2003 and 2012. The acronyms of the 3 studied areas were derived from the combination of “t” = low tourism pressure, “T” = high tourism pressure, “h” = low hunting pressure, “H” = high hunting pressure (see Tab. 14A and Appendix 5 for details). For each behavioral characteristic, differences between data recorded on Sundays and on Mondays were computed for each individual and each 48h period of monitoring. The models examined (linear mixed effect models for movements sinuosity and habitat use, generalized additive mixed models for activity patterns) either opposed disturbed areas from undisturbed ones (tourism = th-tH versus TH; hunting = th versus tH-TH) or all possible areas (sites = th versus tH versus TH; sites* = tH versus TH) and tested for variable responses between sexes and between periods of intense/low human activities (i.e. day/night, except for movement sinuosity at the 2 h scale), and all two- and three-way interactions. Coefficients from models in bold type are represented in Figures 37, 38, and 39. K=number of parameters; ΔAIC_c = difference in Akaike Information Criterion with second-order adjustment. Only null models and models with $\Delta\text{AIC}_c < 2$ were reported.	155
TABLEAU 16	Comparison of the models predicting individual mean proportion of hourly activity for each month: contribution of “species” effect (model M1) compared to the baseline model (M0, details in the text) and of “species-site” effect (model M2) compared to M1.	170

Partie I

INTRODUCTION GÉNÉRALE



CHAPITRE 1 :

Contexte général de l'étude

*« Nous sommes les maîtres absolus de ce que produit la Terre.
Nous savourons les montagnes et les plaines, et les rivières sont nôtres.
Nous semons les graines et nous plantons les arbres.
Nous fertilisons la Terre,[...] nous arrêtons, dirigeons, et détournons les fleuves,
par nos mains, par nos diverses actions en ce monde,
nous nous efforçons de créer, pour ainsi dire, une autre nature. »*

– **Cicéron, De la Nature des Dieux, livre II, 44 avant J.-C** –
(traduit du latin)

1.1 Des changements majeurs, globaux et rapides

Cicéron avait vu juste, il y a plus de 2000 ans, en mettant l'Homme au cœur des transformations de la nature. Nous vivons actuellement une crise biologique majeure en grande partie liée aux activités anthropiques et à leurs conséquences (Vitousek et al., 1997; Barnosky et al., 2011). La surexploitation constitue par exemple une menace directe pour de nombreuses espèces animales (Conover et Munch, 2002; Milner-Gulland et Bennett, 2003; Myers et Worm, 2003). L'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture estime ainsi que 75% des stocks piscicoles européens sont surexploités (Food and Agriculture Organization – Fisheries and Aquaculture Department, 2012a), avec des répercussions très larges, par exemple au sein des réseaux trophiques marins (Frank et al., 2005). Mais, bien souvent, c'est au travers de leurs impacts sur les habitats que les activités humaines affectent le plus fortement les écosystèmes. En effet, les changements climatiques (Walther et al., 2002; Parmesan, 2006), la fragmentation (*e.g.* par les réseaux de transport) et la destruction des habitats (13 millions d'hectares sont déforestés annuellement à l'échelle mondiale; Matson et al. 1997; Brooks et al. 2002; Fahrig 2003; Food and Agriculture Organization – Fisheries and Aquaculture Department 2012b), les modifications dans l'utilisation des terres (*e.g.* intensification de l'agriculture ou au contraire déprise agricole; MacDonald et al. 2000; Foley et al. 2005) atteignent directement le milieu de vie de bon nombre d'espèces. A partir des données couvrant environ 20% de la surface terrestre, Thomas et al. (2004) ont estimé que 15 à 37% des espèces selon les scénarii auraient disparu d'ici 2050 sous le seul effet des changements climatiques. De même, l'introduction d'espèces invasives dans les milieux naturels (Hulme, 2009; Seebens et al., 2013) ou l'utilisation massive de pesticides et autres polluants en tous genres (Palumbi, 2001) ont des effets ravageurs sur la biodiversité. Les exemples ne manquent pas pour illustrer cette situation critique : des ours polaires *Ursus maritimus* bientôt privés de banquise (Derocher et al., 2004), des forêts brûlées pour des biocarburants ou des palme-

raies à huile (Fargione et al., 2008; Fitzherbert et al., 2008), des espèces dont les aires de répartition se déplacent vers les pôles ou en altitude (Hickling et al., 2006; Lenoir et al., 2008), des migrants qui ne migrent plus (Wilcove, 2008; Wilcove et Wikelski, 2008)...

1.2 Décrire et comprendre les comportements pour prédire les effets des changements en cours et améliorer la gestion

Dans ce contexte, décrire les mécanismes qui régissent les relations entre les êtres vivants et leurs habitats est un élément central dans la compréhension des événements en cours. De nombreux travaux se sont donc intéressés à la niche écologique des espèces (au sens de Hutchinson [1957], voir paragraphe 2.2.1 page 23) en tentant d'identifier les facteurs déterminant leur présence en des endroits donnés (*e.g.* Hirzel et al. 2001; Brotons et al. 2004). D'autres études ont intégré les variations spatio-temporelles des caractéristiques de l'habitat dans les analyses des paramètres régissant la dynamique des populations¹ (*e.g.* Fuller et al. 1995; Donovan et al. 1995 chez les oiseaux). Ces avancées ont ensuite permis de calibrer des modèles ayant pour objectif de prédire les résultats des changements en cours à l'échelle des populations ou des espèces au travers de leurs dynamiques numériques et spatiales (*e.g.* Araújo et al. 2006; Thuiller et al. 2006).

Mais, chez les animaux, ces dynamiques sont le résultat de décisions prises par les individus qui composent les populations à des échelles spatio-temporelles plus fines. En effet, des liens étroits entre décisions comportementales relatives à l'habitat, capacités des individus à survivre et se reproduire (voir section 2.1, page 12) et dynamiques démographiques et spatiales ont été clairement établis dans de nombreux groupes taxonomiques (*e.g.* sélection de l'habitat et émigration chez les poissons [McMahon et Matter 2006], migration chez les oiseaux [Gunnarsson et al. 2005], comportements anti-prédateurs [Lind et Cresswell 2005] et vis-à-vis de l'Homme [Gill et Sutherland 2000], dispersion [Bowler et Benton 2005]). D'autre part, les conséquences des activités humaines sur les habitats affectent parfois les informations utilisées par les animaux pour évaluer la qualité des habitats et adopter les comportements appropriés. Sur la base de ces informations erronées, des habitats altérés par les activités humaines et de mauvaise qualité peuvent quand même être fortement sélectionnés par certains animaux, avec des conséquences très importantes sur leur devenir et celui de la population (« piège écologique », Dwernychuk et Boag 1972; Schlaepfer et al. 2002; Kristan 2003; Battin 2004).

Comprendre comment les individus avec leurs caractéristiques propres (*e.g.* sexe, âge, statut reproducteur) modulent leurs choix face aux contraintes biotiques et abiotiques, hétérogènes et dynamiques de leur environnement, et comment ses choix affectent leurs capacités à survivre et à se reproduire sont donc des prérequis indispensables pour une compréhension fine des variations de la démographie et de la distribution des espèces (Łomnicki, 1988; Pulliam et Danielson, 1991; Sutherland, 1996). En outre, ces connaissances doivent permettre d'identifier les facteurs clés à l'origine des tendances observées, de prédire les variations futures et de proposer des mesures adaptées de gestion des populations/espèces et de leurs habitats. Ainsi, l'écologie comportementale, domaine de

1. population : ensemble des individus d'une même espèce qui occupe simultanément un même espace géographique au sein duquel ils peuvent se reproduire.

l'écologie² qui s'intéresse aux processus de décisions par lesquels les individus ajustent leur état et leur situation par rapport aux variations des conditions environnementales abiotiques ou biotiques et dans une perspective évolutive (Krebs et Davies, 1997; Danchin et al., 2005) est une discipline clé dans la compréhension des problématiques et face aux enjeux actuels de gestion et de conservation (Sih et al., 2010, 2011; Tuomainen et Candolin, 2011).

1.3 Au cœur des écosystèmes terrestres, des grands herbivores...

L'analyse des relations entre les populations d'ongulés³ sauvages et leurs habitats revêt une importance particulière à de nombreux égards. En effet, ces animaux sont tout d'abord représentés dans tous les biomes. Ensuite, leur stratégie alimentaire est largement déterminée par leur taille (voir section 2.3, page 28 ; Bell 1971; Jarman 1974; Geist 1974; Demment et Van Soest 1985; Hofmann 1989). Or celle-ci peut varier de quelques kilogrammes à plus d'une tonne en fonction des espèces (Fritz et Loison, 2006). Les grands herbivores terrestres peuvent donc très largement impacter la composition, la structure et la dynamique des communautés végétales dont ils se nourrissent et qui constituent leur lieu de vie, de même que certaines propriétés de leur environnement (*e.g.* celles des sols, les cycles des nutriments ; Côté et al. 2004; Gill 2006; Hester et al. 2006; Vera et al. 2006). Ils peuvent par conséquent affecter également les communautés animales avec lesquelles ils cohabitent. Cette influence prépondérante dans leur environnement leur vaut d'ailleurs le qualificatif d'« ingénieurs des écosystèmes » (Jones et al., 1994; Hobbs, 2006; Smit et Putman, 2011). En outre, leur position intermédiaire entre les producteurs primaires dont ils se nourrissent et les carnivores dont ils sont les proies en font un maillon central au sein des réseaux trophiques (Hopcraft et al., 2010). Par leur intermédiaire, la présence ou l'absence des prédateurs peut indirectement impacter la végétation et les autres composantes des écosystèmes terrestres, et donc induire des cascades trophiques (Paine, 1980; Schmitz et al., 2000). Cette position centrale, déterminant des mécanismes de régulations par les ressources (*bottom-up*) et/ou par la prédation (*top-down*), ainsi que leur longévité (Gaillard et al., 2003a), est à l'origine de leur dynamique complexe soumise à de multiples facteurs (stochasticité environnementale [Sæther 1997] ; densité-dépendance [Bonenfant et al. 2009] ; effets cohorte [Gaillard et al. 2003b] et maternels [Loison et al. 2004], voir Gaillard et al. 2000 pour une revue). L'étude des relations entre ces espèces clés au sein des écosystèmes terrestres et leur environnement devrait donc permettre de mieux cerner et de prédire l'influence des changements en cours, pour elles-mêmes mais aussi pour l'ensemble des communautés, végétales ou animales, avec lesquelles elles cohabitent.

2. écologie : du grec *oikos*, la maison, la demeure et *logos*, la science ; terme introduit en 1866 par le biologiste allemand Ernst Haeckel pour désigner la science qui s'intéresse aux relations entre les êtres vivants et leur habitat (Begon et al., 2006).

3. ongulés : dans cette étude, ce terme sera employé pour désigner l'ensemble des mammifères terrestres se déplaçant sur des doigts généralement entourés de sabots, regroupés dans la taxonomie au sein des Artiodactyles et des Périssodactyles. Tous étant des herbivores stricts ou partiels, ils seront aussi désignés par l'expression « grands herbivores » (par opposition à des herbivores plus petits, comme certains insectes par exemple).

1.4 ...avec de forts enjeux de gestion

Ceci est d'autant plus important que bon nombre de ces espèces font l'objet de très forts enjeux de gestion et de conservation (Gordon et al., 2004). Sur les 259 ongulés sauvages recensées dans le monde par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), 118 sont actuellement classés comme « vulnérables », « en danger », « en danger critique » ou « éteintes », dont 59% des espèces asiatiques et 31% des espèces africaines (source : www.iucnredlist.org). Les espèces européennes et nord-américaines, auxquelles nous réduisons désormais notre propos, ont quant à elles connu au cours des derniers siècles de fortes fluctuations de leurs effectifs et de leurs répartitions (Gill, 1990; McShea et al., 1997; Loison et al., 2003; Côté et al., 2004; Linnell et Zachos, 2011). Subissant de fortes pressions anthropiques jusqu'à la fin du XIX^e et au début du XX^e siècle (chasse intensive, déforestation, concurrence avec les espèces domestiques et présence de prédateurs naturels), nombre d'entre elles ont alors atteint leur effectif minimum. A titre d'exemple, le bouquetin des Alpes *Capra ibex* ne doit son salut qu'à sa protection à partir de 1856 au sein de la réserve royale du Grand Paradis (Italie) par le roi Victor-Emmanuel II. A la fin du XIX^e et au cours du XX^e siècle, le retour de ces espèces a peu à peu été favorisé par de très nombreuses réintroductions. De même, leur « diversification » a été encouragée puisque des espèces exogènes ont alors été introduites (*e.g.* cerf sika *Cervus nippon*, Bartoš 2009 ; mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., Uloth 1972; Weller 2001, voir section 3.1, page 37). Profitant de la mise en place de mesures limitant les prélèvements (diminution de la durée des périodes de chasse et encadrements des prélèvements), de profonds changements dans l'utilisation humaine des terres et de la quasi-disparition de leurs prédateurs naturels (*e.g.* loup *Canis lupus* et lynx *Lynx lynx*; Breitenmoser 1998; Jędrzejewski et al. 2011), ces populations d'ongulés sauvages se sont alors fortement développées pour atteindre des densités importantes (Sáez-Royuela et Telleria, 1986; Loison et al., 2003; Côté et al., 2004; Milner et al., 2006; Austrheim et al., 2011). En Scandinavie, le nombre d'élans *Alces alces* est aujourd'hui 3 à 5 fois plus important que dans les années 1970 (Skolving, 1985; Solberg et al., 1999). En France, la fin du droit d'affût⁴ en 1968 et la généralisation du plan de chasse obligatoire à l'ensemble du territoire⁵ sont des mesures qui ont contribué à ce retour au premier plan. De même, l'intensification de l'agriculture de plaine, la déprise agro-pastorale et la reforestation en montagne leur ont été très favorables. Entre 1973 et 2011, les prélèvements annuels à la chasse ont ainsi été quadruplés pour le chamois *Rupicapra rupicapra* et l'isard *Rupicapra pyrenaica*, décuplés pour le cerf élaphe *Cervus elaphus* et le chevreuil *Capreolus capreolus* et multipliés par 14 pour le sanglier *Sus scrofa scrofa* (Figure 1)! Introduit au cours de la deuxième moitié du XX^e siècle et donc pas ou peu chassé dans les années 1970 (ce qui doit inciter à tempérer le coefficient multiplicateur de 37 présenté dans la Figure 1), les prélèvements de mouflon méditerranéen atteignent désormais les 3500 individus. Ce très fort accroissement démographique a en outre été accompagné d'une expansion géographique importante. L'aire de répartition française des ongulés de montagne en 1988 ne représentait par exemple que 62 (chamois) à 81% (isard) de l'aire utilisée en 2010 (Figure 2A).

4. droit de « légitime défense » donné aux agriculteurs de prélever le grand gibier dans leurs cultures sur pied, de jour comme de nuit.

5. 1979 pour les cervidés et le mouflon méditerranéen, 1990 pour le chamois et l'isard, le sanglier n'y étant pas obligatoirement soumis.

De même, la répartition du cerf élaphe est passée de 13% du territoire métropolitain en 1985 (72 000 km²) à près de 30% en 2010 (161 000 km²). Ce sont désormais trois espèces d'ongulés sauvages qui sont représentées dans la plupart des départements français, et jusqu'à 6 espèces qui cohabitent dans certains massifs de montagne, sans compter les espèces domestiques (Figure 2B).

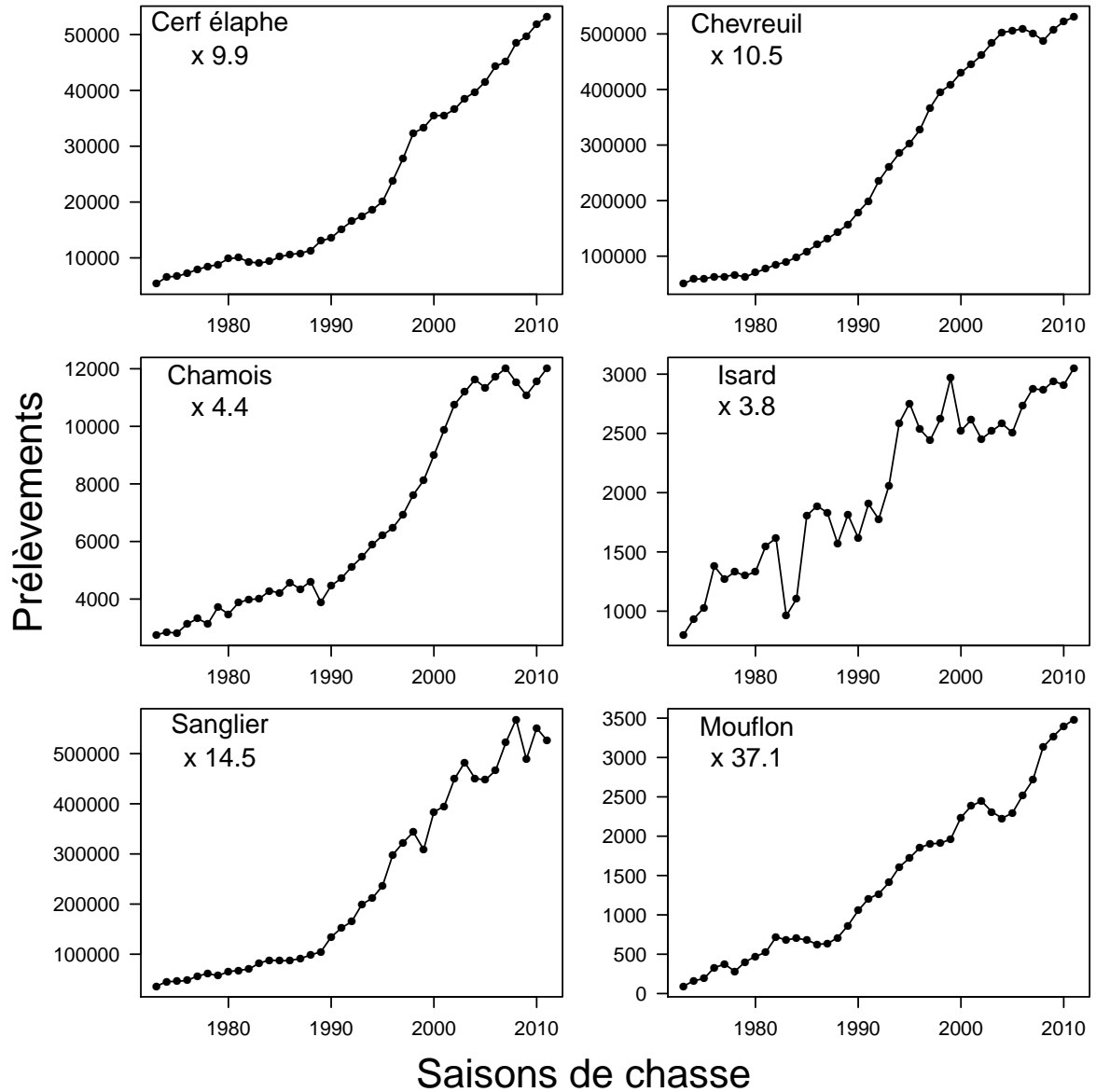


FIGURE 1 Evolution des tableaux de chasse des principaux ongulés sauvages présents en France entre 1973 et 2011.

Source : Réseau ongulés sauvages – ONCFS/FNC/FDC.

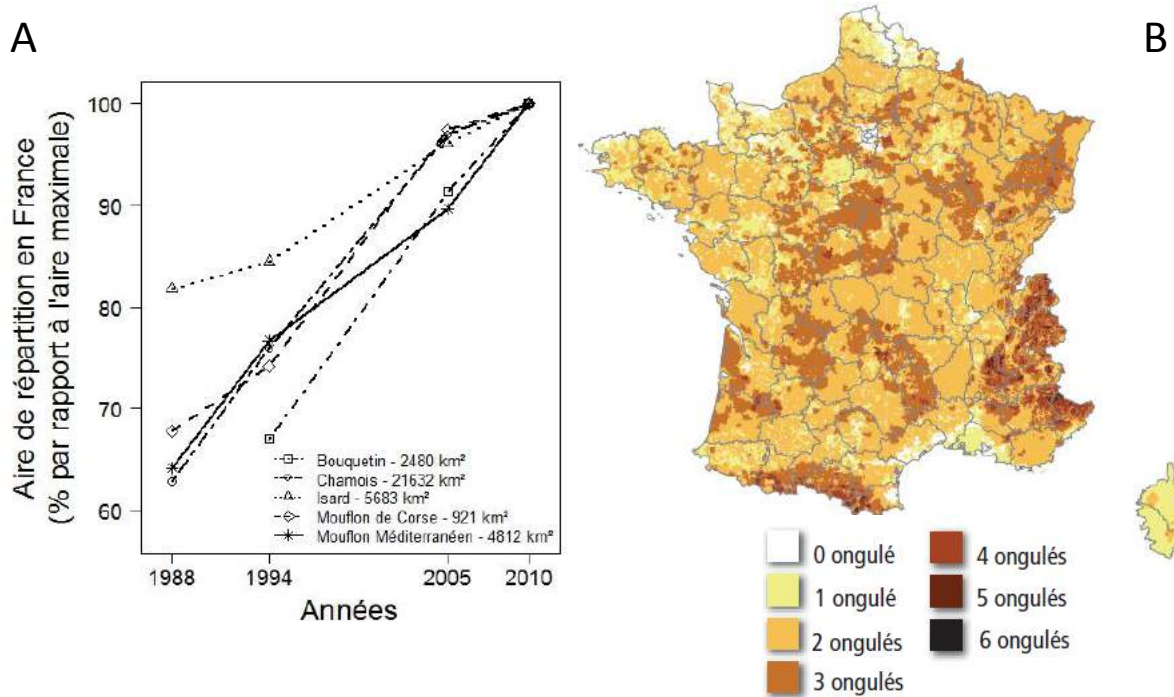


FIGURE 2 **A** : Evolution de l'aire de répartition des ongulés de montagne français entre 1988 et 2010 (surfaces estimées en 2010 en légende). **B** : Nombre d'espèces d'ongulés sauvages présentes par commune (en 2008).

Source : Réseau ongulés sauvages – ONCFS/FNC/FDC.

1.5 Quelle gestion dans un environnement multi-usages ?

Dans un environnement aux usages multiples, où aménageurs du territoire, agriculteurs, forestiers, chasseurs, ou autres « consommateurs » de la nature ont des exigences diverses et parfois contradictoires, la gestion des populations animales se doit de faire un compromis entre toutes ces attentes pour permettre la coexistence entre ces espèces, leur environnement et les activités humaines (Gordon et al., 2004). Or malgré une prise en compte croissante des questions d'écologie et de biodiversité dans les décisions sociétales, malgré le développement d'activités touristiques et cynégétiques florissantes (en 2006, le budget annuel moyen des 1.5 millions de chasseurs français [dont 71% de chasseurs de grand gibier] était par exemple estimé à près de 1 600 euros, budget en augmentation de plus de 25% en 20 ans; source : Fédération Nationale des Chasseurs [FNC] – www.chasseurdefrance.com), force est de constater que le développement exponentiel de ces populations d'ongulés sauvages est de plus en plus problématique (Putman et al., 2011). Les dégâts agricoles et forestiers, de même que les collisions sur les routes, ont par exemple atteint des seuils critiques (Gill, 1992; Conover, 1997; Groot Bruinderink et Hazebroek, 1996; Reimoser et Putman, 2011; Langbein et al., 2011). Aux Etats-Unis, leur coût annuel était estimé dans les années 1990 à près de 2 milliards de dollars (Conover, 1997). En France, les compensations de dégâts agricoles⁶ (dont 87% sont imputés

6. Depuis la loi sur le développement des territoires ruraux (2005), les propriétaires forestiers français sont aussi en droit de réclamer des compensations financières et des aides pour protéger leurs parcelles, mais dans la pratique, extrêmement peu de dossiers ont pour l'heure fait l'objet de ce système en cours d'établissement (Maillard et al., 2010).

au sanglier) sont passées de moins de 10 millions d'euros par an avant 1990 à plus de 20 millions depuis 2001 (Guibert, 2007), payées par les chasseurs au travers de leurs fédérations départementales (Maillard et al., 2010). Les collisions déclarées avec la grande faune y ont été sextuplées entre 1984-1986 et 2004 pour dépasser les 23 000 annuellement, pour un coût total estimé entre 115 et 180 millions d'euros (Vignon et Barbarreau, 2008). La superposition des aires de distribution de ces populations, leurs exigences écologiques parfois proches et le partage de ces espaces et de ces mœurs avec les espèces domestiques posent la question de la compétition entre celles-ci (Vavra et al., 1999). Les conséquences sanitaires de ces interactions sont aussi au cœur des préoccupations de santé publique (Simpson, 2002; Ferroglio et al., 2011). En Amérique du Nord, les cervidés sont depuis les années 1970 le réservoir de la *chronic wasting disease*, une encéphalopathie proche de la maladie de la vache folle ou de la tremblante du mouton (Williams et al., 2002b). La tuberculose bovine (chez le cerf élaphe et le sanglier en Normandie, Côte d'Or ou Dordogne au cours des années 2000, Hars et al. 2006), et la brucellose (détectée en 2012 dans la population de bouquetins des Alpes du massif du Bargy, en Haute-Savoie) sont des maladies présentes en France qui peuvent affecter non seulement les troupeaux domestiques mais aussi l'Homme. La gestion de ces espèces est ainsi de plus en plus souvent pointée du doigt, comme en témoignent pour la France la médiatisation grandissante des problèmes que posent certaines de ces espèces (*e.g.* Vincent 2012), ou les réactions, questions et tergiversations autour des projets récents de réintroduction d'ongulés sauvages (cerf élaphe dans la Loire, Negro 2011 ; bouquetin des Alpes dans le massif des Bauges, Heck 2013) .

Ces problématiques imposent donc de repenser les modes de gestion appliqués au cours des dernières décennies, principalement axés sur une régulation du nombre des individus au travers des plans de chasse déterminés uniquement à partir de mesures d'abondance des populations (Williams et al., 2002a). La diminution du nombre de chasseurs et l'augmentation de leur âge sont des arguments supplémentaires pour une évolution de ces modes de gestion (voir Lecocq et Meine 1998 pour une revue pour l'ensemble de l'Europe). En effet, il y avait en France plus de 2 millions de chasseurs en 1975 contre moins d' 1.4 million en 2010 (source : FNC – www.chasseurdefrance.com). En 2006, 45% des chasseurs avaient plus de 55 ans contre 32% dans la population française en âge de chasser ; à l'inverse, 34% de la population française en âge de chasser était âgée de 16 à 34 ans, contre 13% de la population de chasseurs (source : FNC – www.chasseurdefrance.com). Dans l'optique de ces nécessaires changements, une gestion intégrée des populations mais aussi de l'état d'équilibre entre celles-ci et leurs habitats a récemment été encouragée dans la législation française avec la création des schémas départementaux de gestion cynégétique (chapitre V de la loi du 23 février 2005 sur le développement des territoires ruraux). L'élaboration de ces schémas impose désormais aux Fédérations Départementales des Chasseurs (FDC) d'identifier les aires constituant les habitats naturels de la faune sauvage pour la mise en place d'actions en vue de leur préservation et l'évaluation des conséquences de la présence de ces espèces vis-à-vis des activités humaines (atteinte de l'équilibre agrosylvo-cynégétique⁷). Dès lors, les connaissances nécessaires pour une gestion intégrée de ces espèces et de leurs habitats rejoignent les questionnements fondamentaux sur leurs exigences, les déterminants des choix des individus face à leur environnement, les consé-

7. Article L. 425-4 du Code de l'Environnement : « L'équilibre agrosylvo-cynégétique consiste à rendre compatibles, d'une part, la présence durable d'une faune sauvage riche et variée et, d'autre part, la pérennité et la rentabilité économique des activités agricoles et sylvicoles. ».

quences de ces choix sur les performances individuelles et la dynamique des populations ou les effets des changements en cours (changement globaux, mais aussi, pour la France, le retour de leurs prédateurs naturels dans certaines régions).

C'est dans ce contexte général de besoins accrus de connaissances, tant pour des considérations fondamentales qu'appliquées, qu'après en avoir posé les jalons théoriques (Partie I, page 1) et méthodologiques (Partie II, page 35), nous nous proposons d'étudier les déterminants spatio-temporels de la sélection de l'habitat chez un de ces ongulés sauvages, le mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. .

CHAPITRE 2 :

Contexte théorique : des concepts de l'écologie comportementale à l'écologie d'une espèce

« Tout est plus simple qu'on ne peut l'imaginer et en même temps plus enchevêtré qu'on ne saurait le concevoir »

– Johann Wolfgang Von Goethe – Sentences en prose –

Quels sont les déterminants des choix des ongulés sauvages concernant leur environnement ? Comment ces choix sont-ils modulés en fonction des variations spatiales et temporelles des caractéristiques de leur milieu, en fonction des contraintes liées aux activités humaines, des caractéristiques des individus (sexe, âge) ? Comment peuvent-ils affecter les individus eux-mêmes et à terme, la dynamique et la distribution des populations ? Comment et dans quelle mesure ces populations d'ongulés en plein développement sont/seront affectées par les changements globaux en cours ? Quelles décisions les gestionnaires peuvent-ils prendre pour résoudre les conflits actuels qui opposent faune sauvage et activités humaines tout en permettant d'envisager sereinement le futur de ces espèces face aux changements globaux ? Les réponses à ces questions reposent en grande partie sur la description et la compréhension des mécanismes proximaux et évolutifs⁸ modulant les choix des animaux dans leurs relations avec leur habitat. L'écologie comportementale est le domaine de l'écologie qui s'intéresse aux relations entre comportement, écologie et évolution. Nous présenterons donc dans un premier temps les principaux concepts autour desquels s'articulent les relations entre la faune et leur environnement. Nous nous concentrerons ensuite sur l'habitat, notion jusqu'ici volontairement éludée, et ses dérivés pour comprendre les bases des travaux de recherche présentés ensuite. Nous terminerons ce chapitre par les spécificités de cette relation chez les grands herbivores en général et chez le mouflon méditerranéen en particulier.

8. En éthologie (la science qui s'intéresse au comportement animal), les causes proximales d'un comportement désignent aussi bien les facteurs le déclenchant dans un contexte particulier et son ontogenèse (ce comportement est-il inné, le résultat d'un apprentissage, ou les deux ?). Les causes évolutives désignent sa fonction (quel bénéfice/coût de ce comportement pour l'animal ?) ou sa phylogénie (quand ce comportement est-il apparu dans l'Évolution du règne animal et comment/pourquoi s'est-il transmis de générations en générations ? ; Mayr 1961; Tinbergen 1963).

2.1 Être au bon endroit au bon moment pour survivre et se reproduire

2.1.1 Survivre et se reproduire face à la sélection naturelle

La théorie de l'Évolution proposée en 1859 par Charles Darwin dans « De l'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie⁹ » définit la sélection naturelle comme principal moteur de l'évolution. Elle s'est largement imposée au cours du XX^e siècle pour notamment expliquer l'adaptation des êtres vivants à leur milieu. Au sein d'une population composée d'individus génétiquement uniques, certains possèdent des caractères, résultats de l'expression de leurs gènes (donc héréditaires) qui leur confèrent dans un environnement donné un avantage sur les autres individus en termes de survie et de reproduction. Ces caractéristiques génétiques leur permettent *in fine* d'engendrer un plus grand nombre de descendants et donc d'augmenter la fréquence de ces caractères avantageux dans la population. Au fil des générations, la sélection naturelle conduirait donc à l'émergence d'individus « adaptés » à un environnement donné, c'est-à-dire porteurs d'un ensemble de caractères déterminant une morphologie, une physiologie et des comportements leur conférant leur aptitude à survivre et se reproduire dans ces conditions environnementales.

Au cours de la deuxième moitié du XX^e siècle, de nouveaux paradigmes intégrant cette pensée évolutionniste ont émergé dans de nombreux domaines de l'écologie, la science des relations entre les espèces et leur environnement. C'est particulièrement le cas en écologie comportementale, qui s'intéresse au rôle fonctionnel des comportements face aux conditions hétérogènes de l'environnement. Passé au crible de la sélection naturelle, chaque comportement serait ainsi la réponse optimale en termes de survie et de reproduction, donc de valeur adaptative/sélective ou *fitness*, qu'un individu confronté à l'hétérogénéité de son environnement puisse donner parmi les stratégies alternatives existantes (Parker et Maynard Smith, 1990).

2.1.2 L'exemple de l'acquisition des ressources alimentaires

La théorie de l'approvisionnement optimal ou *Optimal Foraging Theory* suggère par exemple qu'au cours des phases d'acquisition de ressources¹⁰ alimentaires, contributions essentielles au recouvrement des besoins d'un individu et donc à sa valeur sélective, les individus devraient se comporter de manière à maximiser leurs gains nets en énergie par unité de temps (Emlen, 1966; MacArthur et Pianka, 1966; Pyke et al., 1977; Stephens et Krebs, 1986). Les choix alimentaires d'un individu confronté à des ressources hétérogènes

9. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*

10. ressource : élément biotique ou abiotique consommé par un organisme et qui peut conduire à une augmentation de son taux de croissance lorsque sa disponibilité dans l'environnement augmente (Tilman, 1982). *A contrario*, l'abondance d'une ressource diminue avec sa consommation par un organisme et devient de fait de moins en moins disponible. Les organismes peuvent donc entrer en compétition (voir section 2.1.3.1, page 14) pour une ressource. Ex : la nourriture, un territoire (défendu par un organisme, il devient moins accessible pour les autres), les partenaires sexuels (un individu s'étant reproduit n'est plus / est moins disponible pour les autres partenaires potentiels).

devraient donc s'orienter vers celles qui lui permettent d'obtenir un maximum d'énergie tout en minimisant les coûts associés à leur recherche, leur obtention et leur assimilation (Schoener, 1971). En fonction des bénéfices en termes de valeur sélective qu'il pourrait tirer d'une acquisition d'énergie supérieure à ses besoins métaboliques, le comportement de chaque individu devrait donc se placer sur un continuum entre 2 stratégies extrêmes. L'une consisterait à maximiser le gain net en énergie lorsque cela peut permettre de survivre plus longtemps et/ou de se reproduire plus et/ou plus souvent (*energy maximizers*). Dans le cas contraire, l'autre consisterait à minimiser le temps nécessaire à l'acquisition de l'énergie correspondant aux besoins métaboliques pour se consacrer à d'autres activités plus profitables (*time minimizers*; Schoener 1971; Hixon 1982; Bergman et al. 2001). Quelle que soit la position d'un individu sur ce continuum, son exploitation des ressources les plus favorables au sein d'une parcelle¹¹ se traduit par une diminution de leur abondance avec le temps. Lorsque celle-ci devient faible, un individu devrait se tourner soit vers d'autres items alimentaires de la parcelle mais de moindre qualité énergétique, soit vers une autre parcelle selon les rapports coûts/bénéfices de ces 2 possibilités (Schoener, 1971; Charnov, 1976). Le théorème de la valeur marginale ou *Marginal Value Theorem* prédit alors que l'utilisation d'une parcelle par un individu devrait se poursuivre tant que les bénéfices restent supérieurs à la moyenne des bénéfices des parcelles environnantes (Charnov, 1976; Searle et al., 2005).

Malgré des imperfections qui lui ont parfois valu de sévères critiques (*e.g.* Pierce et Ollason 1987), le principe d'optimalité, illustré ici avec l'exemple de l'acquisition des ressources alimentaires, offre un cadre conceptuel heuristique en écologie comportementale. Il permet en effet de comprendre et expliquer les stratégies des animaux dans un environnement plus complexe. Le monde « idéal » précédemment décrit, *i.e.* sans autre contrainte pour un individu que celle de la répartition hétérogène des ressources alimentaires, n'est pas exactement celui auquel les animaux doivent faire face. Les choix des individus se doivent donc d'intégrer les multiples contraintes biotiques et abiotiques qui entrent dans l'évaluation du rapport coûts/bénéfices associé à l'exploitation des ressources alimentaires en plus de leur répartition, leur abondance et les gains énergétiques qu'elles peuvent fournir.

2.1.3 Être au bon endroit dans un environnement aux multiples contraintes

La complexité des choix faits par les individus repose en premier lieu sur le fait qu'ils partagent ces ressources avec leurs congénères et avec certaines espèces, ou constituent eux-mêmes des ressources pour d'autres.

11. parcelle ou *patch* : zone homogène contenant des ressources (ou portion d'habitat) dont les limites physiques sont accessibles, et qui est séparée de zones semblables par des espaces où la disponibilité des ressources est moins favorable (Danchin et al., 2005). Ce terme peut être employé dans d'autres contextes que celui des ressources alimentaires (*e.g.* protection contre les prédateurs, contre les conditions météorologiques difficiles).

2.1.3.1 Un environnement partagé

– Interactions intra- et interspécifiques –

On parle de facilitation, ou d'interaction positive, lorsqu'un individu tire un bénéfice de la relation avec ses congénères ou une autre espèce (Begon et al., 2006). C'est par exemple le cas chez les espèces sociales où la vie en groupes peut permettre de profiter des informations issues des comportements des autres membres du groupe (vigilance : Puliham 1973; Kenward 1978; alimentation : Ward et Zahavi 1973) ou de l'effet de dilution du risque de prédation (voir ci-dessous) avec l'augmentation de la taille du groupe (Foster et Treherne, 1981). L'exploitation des ressources par une espèce peut aussi favoriser l'accès ou stimuler la croissance d'autres ressources favorables à d'autres espèces. En Tanzanie, le piétinement et l'alimentation par les éléphants *Loxodonta africana* favorisent par exemple l'accès des buffles *Syncerus caffer* aux herbes moyennes, eux-mêmes permettant l'apparition d'herbes plus rases qu'utilisent les topis *Damaliscus lunatus* (Vesey-Fitzgerald, 1960; Arsenault et Owen-Smith, 2002).

A l'inverse, la compétition définit la situation où la présence d'un organisme est néfaste pour un autre, dans le cadre de l'exploitation d'une ressource limitée (Begon et al., 2006). La compétition peut faire intervenir des comportements agonistiques ou agressifs, auquel cas on parlera de compétition par interférence. C'est par exemple le cas autour des points d'eau du Parc National de Hwange (Zimbabwe) dont l'accès pour une dizaine d'espèces d'ongulés est dépendant de la présence des éléphants (Valeix et al., 2007). En l'absence d'interactions directes entre 2 concurrents (ou plus), la compétition est dite par exploitation puisque elle est alors liée à l'utilisation d'une ressource commune. Les bénéfices pour un individu décroissent en effet au gré de l'exploitation par un autre individu de la même ou d'une autre espèce. Qu'elle soit par interférence ou par exploitation, le résultat de la compétition interspécifique est difficilement prévisible. Il dépendra en effet du nombre des compétiteurs (peut concerner plus de deux espèces) et de leurs abondances respectives au début de l'interaction, des niveaux de compétition intraspécifique (voir ci-dessous) au sein de chacune et des conditions présentes dans l'environnement (voir le modèle de Lotka-Volterra pour une approche; Begon et al. 2006). La compétition conduit soit à l'exclusion de l'une des deux espèces (principe d'exclusion compétitive de Gause ou *competitive exclusion principle*; Gause 1934; Hardin 1960), soit à un état d'équilibre appelé coexistence. Celle-ci est généralement observée lorsque l'une des deux espèces au moins modifie ses choix concernant les ressources et les parcelles utilisées, dans l'espace ou dans le temps. C'est par exemple en évitant les périodes de présence des éléphants que la plupart des autres espèces d'ongulés plus petites accèdent aux points d'eau dans le Parc National de Hwange (Valeix et al., 2007).

A l'échelle intraspécifique, si tous les individus exploitent les ressources de façon à maximiser leur valeur sélective et adoptent une même stratégie, alors la parcelle la plus favorable va être prise d'assaut et très rapidement offrir des conditions moins favorables (densité-dépendance¹²) par rapport aux parcelles à l'origine moins favorables mais qui le deviennent du fait d'une exploitation moindre (lien avec le théorème de la valeur marginale précédemment introduit, section 2.1.2). La Distribution Idéale Libre ou *Ideal Free*

12. densité-dépendance : situation où il existe une relation (ici négative) entre la densité d'une population (le nombre d'individus par unité de l'espace) et la reproduction et la survie des individus la composant et donc son taux de croissance.

Distribution prédit que les individus, omniscients et libres dans leurs mouvements, devraient se répartir sur les parcelles de telle sorte qu'un équilibre serait atteint où tous auront la même valeur sélective (Fretwell et Lucas 1969, Figure 3). Nous verrons toutefois que plusieurs études empiriques ont montré les limites de ce modèle de distribution dans la pratique (voir section 2.2.3).

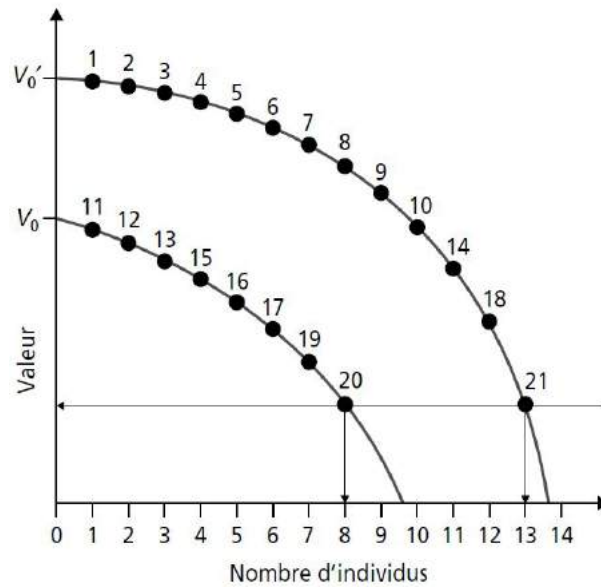


FIGURE 3 Répartition théorique des 21 membres d'une population dans deux parcelles de valeurs inégales (V_0 et V_0') selon la Distribution Idéale Libre (Fretwell et Lucas, 1969), d'après Danchin et al. (2005).

Les 10 premiers individus devraient utiliser la parcelle la plus profitable, dont la valeur décroît avec l'augmentation de son exploitation. Il devient plus avantageux pour le 11^e individu de choisir la parcelle au départ moins favorable dans laquelle ses bénéfices seront supérieurs. Chaque individu devrait ensuite se répartir au gré des bénéfices fournis par les deux parcelles jusqu'à l'atteinte d'un équilibre, avec 13 individus dans la parcelle la plus favorable avant exploitation et 8 dans la parcelle la moins favorable. Tous les individus jouissent alors des mêmes bénéfices (symbolisés par la flèche horizontale indiquant la valeur de ces bénéfices). Ils ne tireraient aucun avantage d'une émigration vers la parcelle alternative.

– Prédation, risque associé et dérangements humains –

La prédation est un autre moteur essentiel du comportement animal (Lima et Dill, 1990; Lima, 1998; Brown, 1999). En éliminant instantanément les individus qui ne présentent pas les caractères permettant d'y survivre, elle stoppe leur contribution aux générations futures. La prédation constitue donc une force évolutive très importante dans le règne animal, comme en témoignent la diversité et le niveau de complexité des adaptations morphologiques et des stratégies comportementales anti-prédatrices (Caro, 2005), et leur persistance même lorsque la prédation a disparu depuis plusieurs générations (fantômes des prédateurs du passé ou *ghosts of predators past*; Byers 1997; Sheriff et al. 2010). Le coût du risque de prédation peut même être supérieur à ses effets directs (Creel et Christianson, 2008). Pour éviter un prédateur, ou le détecter de manière anticipée, une proie peut être contrainte de choisir des parcelles moins favorables en termes de bénéfices énergétiques mais où les prédateurs sont absents ou moins nombreux (Creel et al., 2005),

plus facilement détectables (*e.g.* grâce à une meilleure visibilité), ou d'accès restreint pour eux (Brown, 1992). De même, réduire sa propre activité pendant les phases hautement risquées d'activités des prédateurs et la reporter vers les périodes moins risquées est une autre stratégie possible pour les proies (*e.g.* Valeix et al. 2009). Le concept de paysage de la peur ou *landscape of fear* (Laundré et al., 2001) et l'hypothèse d'allocation au risque de prédation ou *predation risk allocation hypothesis* (Lima et Bednekoff, 1999; Ferrari et al., 2009) posent les bases de ces stratégies comportementales spatiales et temporelles face à la prédation.

Dans ce contexte, l'Homme occupe désormais une place centrale puisque ses activités peuvent avoir une influence qui peut même dépasser les effets de la prédation (Ciuti et al., 2012b). En effet, face aux humains ou leurs activités, les animaux modifient leur comportement de la même manière que face au risque de prédation « naturelle » (hypothèse du risque de dérangement ou *risk-disturbance hypothesis*; Frid et Dill 2002). On parle de « dérangements » pour désigner les modifications comportementales qui dérivent de l'influence humaine. Les routes sont par exemple un élément du paysage que l'ours brun *Ursus actos* (Martin et al., 2010), l'élan (Eldegard et al., 2012), le caribou *Rangifer tarundus* (Dussault et al., 2012), le wapiti *Cervus canadensis* (Ciuti et al., 2012b) ou le chevreuil (Bonnot et al., 2012) tentent d'éviter. Le sanglier, espèce typiquement nocturne lorsqu'il est soumis à une forte influence humaine, est pourtant beaucoup plus diurne lorsqu'il en est protégé (Ohashi et al., 2013; Podgórski et al., 2013). A ce titre, la chasse, principal outil de régulation des populations en l'absence des grands carnivores (Berger et al., 2001; Milner et al., 2006), est désormais un élément déterminant pour ces espèces. En plus de ses effets directs sur les effectifs (*e.g.* Toïgo et al. 2008) et indirects sur les traits d'histoire de vie ou les caractéristiques morphologiques et génétiques au sein des populations exploitées lorsqu'elle est sélective (*i.e.* lorsque les prélèvements sont préférentiellement orientés vers des individus aux caractéristiques recherchées [*e.g.* sexe, âge, poids, trophée] et épargnent ceux qui ne correspondent pas à ces critères; Coltman et al. 2003; Garel et al. 2007; Proaktor et al. 2007; Allendorf et al. 2008; Gamelon et al. 2011), la chasse génère des réponses comportementales très nettes au sein des populations exploitées. L'« effet réserve », *i.e.* la fréquentation accrue des zones non chassées par certaines espèces (Fox et Madsen, 1997; Tolon et al., 2009), est une illustration des conséquences comportementales de cette activité généralement bien connue des chasseurs. Mais les dérangements par la chasse ont été récemment mis en évidence pour de nombreux comportements. Le niveau de vigilance (Benhaiem et al., 2008), la distance de fuite et d'autres caractéristiques des mouvements (Stankowich, 2008; Sunde et al., 2009; Thurfjell et al., 2013), le rythme d'activité et le budget-temps (Ohashi et al., 2013; Podgórski et al., 2013), l'utilisation de l'habitat (Sunde et al., 2009; Tolon et al., 2009; Saïd et al., 2012) peuvent ainsi être modifiés par les activités cynégétiques, tant chez les espèces chassées que chez d'autres non cibles (Grignolio et al., 2011). Ces réponses comportementales engendrent généralement des coûts énergétiques (Bélangier et Bédard, 1990) et peuvent avoir des conséquences à plus long terme (*e.g.* sur les relations intraspécifiques chez le cerf élaphe, Jędrzejewski et al. 2006). Les activités récréatives, qui se développent et se diversifient dans les milieux naturels (Flather et Cordell, 1995; Reynolds et Braithwaite, 2001) ne sont pas en reste dans ce contexte (Riddington et al., 1996; Miller et al., 2001; Neumann et al., 2010; Jayakody et al., 2011; Sibbald et al., 2011). Elles complexifient encore les choix des individus d'espèces chassables, qui font face une partie de l'année à

de véritables prédateurs, *i.e.* les chasseurs, mais de plus en plus souvent à un « prédateur sans prédation », *i.e.* les autres utilisateurs des milieux naturels (Beale et Monaghan, 2004).

2.1.3.2 Caractéristiques physico-chimiques

Si les ressources alimentaires, les congénères et les autres espèces (y compris l'Homme) sont des éléments clés dans la détermination des capacités des individus à se maintenir à travers leurs choix, l'ensemble est sous la dépendance des conditions¹³ « physico-chimiques » présentes dans l'environnement. Le métabolisme des êtres vivants est en effet dépendant de multiples caractéristiques extérieures (*e.g.* la température, les taux d'oxygène ou d'humidité, le pH) qui déterminent leurs capacités à survivre et à se reproduire dans un environnement donné. Non seulement elles modulent la répartition des autres espèces et donc des ressources alimentaires (végétation et climat sont par exemple fortement liées, influençant en conséquence la répartition des herbivores) mais ont aussi un effet direct sur les animaux, en les contraignant à utiliser l'espace ou à modifier leurs rythmes d'activité de façon à maintenir ces conditions dans des limites tolérables et à moindres coûts (homéostasie). Chez les homéothermes¹⁴, l'évaluation des gains nets en énergie se doit d'intégrer par exemple les coûts de la thermorégulation, de sorte que l'utilisation d'une parcelle favorable en termes de ressources alimentaires peut être conditionnée par la température à laquelle elle expose un animal. Ce dernier peut alors choisir d'utiliser une autre parcelle où le compromis ressources alimentaires / température sera meilleur ou de l'utiliser lorsque la température y sera plus favorable (Schoener, 1971; Belovsky, 1981).

Dans ce contexte plus complexe où conditions physico-chimiques, ressources alimentaires, congénères, espèces concurrentes et prédateurs se répartissent de manière hétérogène dans l'espace, le choix initialement « simple » de l'espace à utiliser pour maximiser sa valeur sélective s'avère être en fait beaucoup plus complexe. Les caractéristiques de l'environnement n'étant pas toutes optimales aux mêmes endroits, il s'agit pour chaque individu de correctement évaluer chacune de ces conditions pour toujours se placer « au bon endroit ».

2.1.4 Sélection sexuelle, allocation des ressources et conséquences

La théorie de l'approvisionnement optimal fixe le cadre permettant de comprendre comment les stratégies comportementales adoptées par les animaux face à leur environnement ont pu être favorisées par la sélection naturelle dans cette « lutte pour la vie » entre les êtres vivants. Pourtant, Darwin lui-même s'interrogeait dès 1859 sur l'existence de différences morphologiques (dimorphisme sexuel) et comportementales très marquées entre

13. condition : facteur environnemental abiotique qui influence la physiologie et le comportement des êtres vivants (*e.g.* la température, le taux d'humidité, le pH, la salinité, les concentrations en polluants). Une condition peut être modifiée par la présence d'une autre espèce, mais, contrairement aux ressources, ne peut pas être consommée par un organisme (Begon et al., 2006).

14. homéothermes : organismes dont la température corporelle est maintenue à une valeur à peu près constante quelles que soient les conditions thermiques extérieures.

les mâles et les femelles d'une même espèce¹⁵ et qui défiait sa théorie de l'Évolution. Pourquoi un caractère morphologique ou un comportement maintenu par la sélection naturelle chez l'un des deux sexes ne l'a pas été chez l'autre ? On peut en effet *a priori* penser que les membres d'une même espèce sont soumis aux mêmes contraintes de l'environnement et donc aux mêmes critères de sélection. Darwin apportera lui-même une grande partie de la réponse dans « La Filiation de l'homme et la sélection liée au sexe¹⁶ » (1871). Il introduit la sélection sexuelle comme deuxième mécanisme de sélection naturelle, agissant non plus sur la survie et la fécondité des individus (« lutte pour la vie », sélection de survie) mais sur leur capacité à accéder aux partenaires sexuels. L'origine de cette sélection sexuelle chez les espèces à reproduction sexuée a d'abord été attribuée à l'anisogamie, *i.e.* l'existence de différences dans la taille et dans le nombre de gamètes. Les mâles produisent en règle générale un grand nombre de petits gamètes peu coûteux en énergie (*i.e.* les spermatozoïdes) leur permettant de potentiellement féconder un nombre illimité de femelles (Williams, 1966). Ces dernières sont quant à elles limitées par le rythme de production de leur gamètes, plus gros, plus coûteux à produire (en particulier chez les oiseaux ou les poissons) et en nombre limité (Parker et al., 1972). Il s'ensuivrait une forte sélection de la part des femelles dans le choix de leur partenaire sexuel et une compétition entre mâles pour accéder à la reproduction (Andersson, 1994). Toutefois, les différences de coûts de production des gamètes ne sont pas toujours évidentes, par exemple chez les mammifères. Chez ces derniers, la mise en place de la placentation et d'une période de gestation pendant laquelle les femelles ne sont plus disponibles pour la reproduction engendre en revanche des coûts énergétiques supplémentaires pendant la période prénatale. De même, les soins parentaux prodigués par les parents chez certaines espèces dont la progéniture est dépendante après la naissance (Trivers, 1972) imposent des coûts qui peuvent largement dépasser ceux liés à la production de gamètes et qui sont parfois en grande partie assurés par les mâles. L'existence de la sélection sexuelle doit donc être plus globalement reliée à l'investissement respectif de chaque sexe dans la reproduction. Lorsque des différences existent, alors le sexe qui investit le plus dans la descendance exercera une sélection lors du choix du partenaire sexuel. Il s'ensuivra une compétition au sein du sexe opposé.

Chez les espèces polygynes¹⁷, cette pression de sélection et cette compétition pour l'accès aux femelles a favorisé chez les mâles l'émergence de stratégies d'acquisition et d'allocation des ressources énergétiques favorisant leur croissance, leur permettant d'atteindre rapidement une taille compétitive, et le développement de caractères sexuels secondaires¹⁸ déterminant leur succès reproducteur. Les femelles privilégient plutôt les conditions favorisant leur survie et leur succès dans l'élevage de la progéniture (Trivers, 1972; Hedrick et Temeles, 1989; Shine, 1989). Ces stratégies différentes d'allocation de l'énergie (Cody,

15. au point que Linné les distinguait parfois en deux espèces dans sa classification de 1758. Ce fut par exemple le cas pour le canard colvert *Anas platyrhynchos*, qu'il avait distingué en *A. platyrhynchos* et *A. boschas*.

16. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*

17. polygyne : qualifie les espèces au sein desquelles les mâles s'accouplent généralement avec plusieurs femelles.

18. caractères sexuels secondaires : caractères morphologiques qui distinguent les individus des deux sexes d'une même espèce. Mais, à la différence des caractères sexuels primaires que sont les organes sexuels, ils ne participent pas directement au système reproducteur. Ce sont par exemple les attributs attractifs pour les partenaires sexuels (ex : les couleurs éclatantes des plumes chez les oiseaux) ou ceux qui permettent de s'imposer sur les rivaux (ex : les bois des cervidés et les cornes des bovidés).

1966; Williams, 1966; Van Noordwijk et De Jong, 1986) et le dimorphisme sexuel de taille qui en résulte, sont à la base des principales hypothèses formulées pour expliquer la ségrégation sexuelle (voir le Tableau 1 pour une synthèse des principales hypothèses ; pour un panorama complet, se référer à Ruckstuhl et Neuhaus 2006). En effet, mâles et femelles des mammifères présentant un fort dimorphisme sexuel, mais aussi de très nombreuses espèces terrestres ou aquatiques (poissons, oiseaux, reptiles ; Ruckstuhl et Neuhaus 2006; Wearmouth et Sims 2008), vivent généralement séparés en dehors de la période d'accouplement. Lorsqu'ils utilisent l'espace différemment, on parlera de ségrégation liée à l'habitat ou écologique (Figure 4B). Mais cette ségrégation peut aussi être le fait de la séparation des sexes dans des groupes sociaux distincts, auquel cas on parlera de ségrégation sociale (Figure 4C).

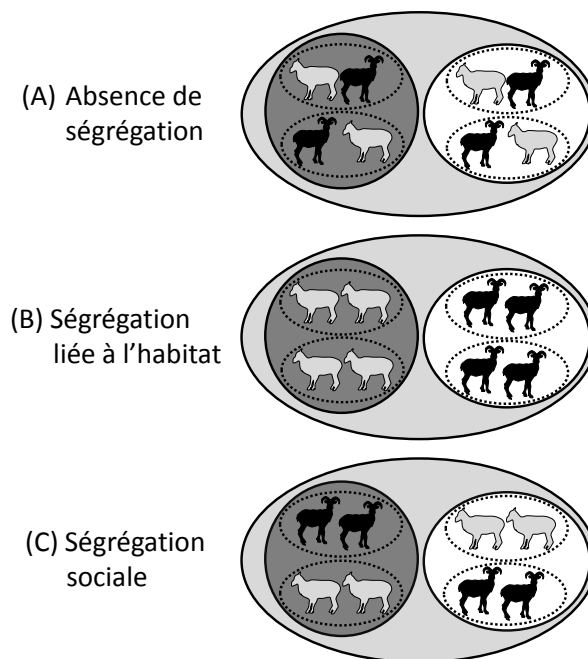


FIGURE 4 **Représentation schématique de la ségrégation sexuelle et de ses différentes composantes.**

A : Absence de ségrégation, mâles (noir) et femelles (gris) occupent les deux habitats (gris foncé et blanc) de leur aire de répartition (gris clair) et dans des groupes mixtes (groupes délimités par les traits pointillés) ; B : Ségrégation liée à l'habitat, mâles et femelles occupent des habitats différents (implique de fait une ségrégation sociale) ; C : Ségrégation sociale, mâles et femelles occupent les deux habitats mais au sein de groupes monosexes séparés.

La ségrégation liée à l'habitat résulterait de besoins spécifiques à chaque sexe en termes de ressources alimentaires et/ou de protection face au risque de prédation et face aux conditions physico-chimiques de l'environnement, et en particulier aux conditions thermiques. Du fait d'une relation allométrique (*i.e.* non linéaire) entre les besoins énergétiques et les capacités de l'appareil digestif (celles-ci étant liée de manière isométrique à la taille corporelle ; déclinaison du principe de Jarman-Bell au niveau intraspécifique ; Bell 1971; Geist 1974; Jarman 1974; Pérez-Barbería et al. 2008, voir section 2.3, page 28), les individus les plus petits (*i.e.* les femelles) ont des besoins énergétiques plus importants que les plus grands (*i.e.* les mâles) relativement à leur taille. L'hypothèse de sélection des

TABLEAU 1 Synthèse des principales hypothèses permettant d'expliquer la ségrégation sexuelle et de leurs prédictions (chez les espèces dimorphiques), d'après Bonenfant et al. (2004), Ruckstuhl et Neuhaus (2006) et Ruckstuhl (2007).

Hypothèses	Prédictions		
	Patron spatial	Patron social	Patron temporel (hors rut)
Sélection des ressources alimentaires	ressources alimentaires	/	toute l'année
Dimorphisme sexuel - taille corporelle (Short, 1963; Watson et Staines, 1978; Main et al., 1996)	qualité : $\varphi > \sigma$ abondance : $\varphi < \sigma$		
Risque de prédation	Protection/Sécurité contre prédation : $\varphi > \sigma$	/	pendant la période d'élevage du jeune, avec un pic lorsque le jeune est le plus vulnérable (naissance)
Stratégie de reproduction (Bowyer, 1984; Main et al., 1996)	abondance et qualité des ressources alimentaires : $\varphi < \sigma$		
Sensibilité au climat (froid) (Jackes, 1973; Young et Isbell, 1991; Conradt et al., 2000)	protection contre les conditions climatiques (thermiques) défavorables : $\varphi < \sigma$	/	quand les conditions climatiques (thermiques) dépassent des limites tolérables (coûts thermorégulation > bénéfices énergétiques dans une parcelle donnée)
Budget d'activité (Conradt, 1998a)	/	groupes monosexes	toute l'année

φ = Femelles ; σ = Males.

ressources alimentaires ou dimorphisme sexuel-taille corporelle (*Forage Selection Hypothesis* ou *Sexual Dimorphism - Body Size Hypothesis*) prédit en conséquence que les femelles, aux capacités digestives plus faibles mais avec des besoins relatifs plus importants (surtout chez les femelles assurant l'élevage de leur progéniture), devraient privilégier l'acquisition de ressources alimentaires de qualité tandis que les mâles, aux caractéristiques inverses, devraient plutôt favoriser l'abondance des ressources dans leur stratégie (Short, 1963; Watson et Staines, 1978; Main et al., 1996).

Les hypothèses du risque de prédation ou de stratégie de reproduction (*Predation risk hypothesis* ou *Reproductive strategy hypothesis*) prédisent plutôt que les femelles de ces espèces assurant seules l'élevage du(des) jeune(s), seraient plus vulnérables à la prédation. La survie de leur progéniture déterminant en outre leur succès reproducteur, elles seraient plus sensibles au risque de prédation et utiliseraient donc des habitats plus sécurisants. Le succès reproducteur des mâles de ces espèces étant plutôt lié à leur taille et au développement de caractères sexuels secondaires imposants (Trivers, 1972), leur stra-

tégie d'acquisition des ressources alimentaires devraient plutôt maximiser la croissance corporelle et le développement de ces caractères (Bowyer, 1984; Main et al., 1996).

Enfin, des différences existent dans les relations allométriques liant les gains énergétiques liés à l'acquisition de ressources alimentaires et les coûts de la thermorégulation à la taille corporelle (les premiers augmentant moins fortement que les seconds avec la taille; Jackes 1973; Young et Isbell 1991; Conradt et al. 2000). Le bilan énergétique dans un habitat exposé à des températures défavorables mais fournissant de bonnes conditions en termes de ressources devrait donc être inférieur chez les individus les plus grands par rapport aux plus petits. Ces derniers seraient en revanche plus défavorisés dans un habitat non exposé mais offrant de moindres conditions de ressources alimentaires (Conradt et al., 2000; Ruckstuhl et Neuhaus, 2006). Par conséquent, les individus les plus grands devraient être plus affectés que les petits par des conditions thermiques défavorables, suggérant une sélection d'habitat chez les 2 sexes n'offrant pas les mêmes conditions de ressources alimentaires et de protection thermique et donc une ségrégation liée à l'habitat (hypothèse de sensibilité au climat ou *Weather Sensitivity Hypothesis*; Jackes 1973; Young et Isbell 1991; Conradt et al. 2000).

Si la ségrégation sociale est quant à elle souvent considérée comme un « sous-produit » de la ségrégation liée à l'habitat (*e.g.* Clutton-Brock et al. 1982a), elle peut aussi intervenir en son absence (Conradt, 1999). Elle pourrait alors être expliquée par des patrons d'activités spécifiques à chaque sexe (hypothèse du budget d'activité ou *activity budget hypothesis*; Conradt 1998a). En effet, la stabilité des groupes chez les grands herbivores est dépendante de la synchronisation des activités des individus les composant (Conradt, 1998b; Ruckstuhl, 1998). Mâles et femelles ayant des capacités digestives et des besoins énergétiques différents ne devraient pas avoir le même patrons temporels d'acquisition des ressources (Conradt et Roper, 2000, 2003). Les groupes mixtes devraient donc être plus instables que les groupes monosexes, déterminant une ségrégation sociale (Conradt, 1998a).

2.1.5 Être au bon endroit au bon moment? Des compromis à toutes les échelles

La relation entre les individus et leur environnement, sous la dépendance de leurs caractéristiques et leurs besoins propres, a été envisagée jusqu'à présent dans un contexte « statique » où seule l'hétérogénéité spatiale des ressources et des conditions déterminait la répartition de l'énergie et des contraintes. Toutefois, la dimension temporelle est aussi un élément clé dans la détermination de ces choix (Cuthill et Houston, 1997; Hut et al., 2012). Comme l'énergie, le temps est d'abord une ressource limitée que les animaux doivent partager entre leurs différentes activités (Schoener, 1971; Charnov, 1976; Dunbar et al., 2009). Ceci est valable à de multiples échelles puisque l'alternance des caractéristiques de l'environnement entre le jour et la nuit, de même que leurs variations saisonnières et celles des besoins individuels, déterminent le temps disponible pour effectuer ces différentes activités et donc des cycles nycthémeraux et annuels. Enfin, à ces multiples échelles, le temps peut être considéré comme une ressource à part entière, partagée avec les espèces concurrentes et avec les prédateurs lorsqu'il s'agit d'échapper aux interactions avec ceux-ci (*e.g.* Kronfeld-Schor et Dayan 2003; Valeix et al. 2007; Basille et al. 2012). Il ne s'agit alors plus seulement d'être « au bon endroit » mais d'y être « au bon moment ». Dès

lors, la compréhension des déterminants des choix des animaux dans cet environnement hétérogène, dynamique et fait de multiples contraintes va être jalonnée par deux notions clés : celle de compromis et celle d'échelle.

Les animaux sont en effet en permanence soumis à des besoins conflictuels qui pèsent sur leurs choix (Charnov, 1976; MacArthur et Pianka, 1966; Sih, 1980; Pimm et Rosenzweig, 1981; Houston et al., 1993; Fryxell et Sinclair, 1988). Maximiser les gains énergétiques ou minimiser le temps d'acquisition de l'énergie nécessaire? Rester dans cette parcelle malgré des ressources décroissantes ou partir? Se nourrir ou se protéger des prédateurs? Favoriser sa croissance ou plutôt sa reproduction? Autant de questions auxquelles chaque individu doit continuellement répondre pour prendre la décision qu'il pense être optimale. Ces compromis sont aussi le fait de la répartition hétérogène des ressources et des conditions environnementales. En effet, chaque parcelle ne contient généralement pas un mélange adéquat des caractéristiques recherchées par un individu. Ce dernier sera donc contraint de choisir celle qui offre le meilleur compromis par rapport à ses exigences.

Ces compromis vont s'exprimer à de multiples échelles spatiales et temporelles imposés par l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de leur environnement (Johnson, 1980; Morris, 1987; Senft et al., 1987; Wiens, 1989b; Orians et Wittenberger, 1991). Il a été proposé que l'échelle à laquelle un facteur influence le plus fortement les décisions d'un individu reflète l'importance du facteur pour sa valeur sélective (Senft et al., 1987; Rettie et Messier, 2000). Ainsi, les éléments clés en termes de valeur sélective devraient orienter les décisions prises aux plus larges échelles spatio-temporelles. Les facteurs moins importants devraient plutôt être les déterminants des choix aux échelles plus fines. Toutefois, il est à noter que chacune des décisions prises à une échelle de l'espace et pour une période donnée impliquera une cascade de conséquences sur les choix aux échelles spatio-temporelles inférieures.

La compréhension du déterminisme de ce processus complexe qu'est la sélection de l'habitat dans son ensemble nécessite donc de se placer à de multiples échelles d'espace et de temps (voir aussi section 2.2.2.1, page 24). Mais avant de se lancer pleinement dans l'analyse de ce processus chez le mouflon méditerranéen, commençons par définir les principales notions autour desquelles ces études s'articulent.

2.2 Choisir le bon habitat – Principales notions

Malgré d'innombrables tentatives de formalisation/définition (*e.g.* Udvardy 1959; Whittaker et al. 1973; Rejmanek et Jenik 1975; Hall et al. 1997; Hutto 1985; Morris 2003; Kearney 2006), le concept d'habitat, pourtant central en écologie, demeure parmi les notions les plus ambiguës de cette science, au point que son utilité soit même remise en cause (Mitchell, 2005). Ce « flou » sémantique peut être étendu à de nombreuses notions qui en dérivent et se traduit par l'usage de termes multiples pour faire référence à une seule et même notion. Ainsi avons-nous très souvent recours à des fonctions de sélection des ressources pour étudier la sélection de l'habitat (Aarts et al., 2008)... C'est dans ce contexte que nous tentons ici de faire la lumière sur les principales notions que nous utiliserons ensuite.

2.2.1 Habitat et niche écologique

Dans son sens le plus commun, l'habitat est l'ensemble des ressources et des conditions qui caractérisent une portion de l'espace géographique (Hutto, 1985). L'illustration la plus évidente de cette conception structurale de l'habitat est la distinction en types ou catégories (*e.g.* types de végétation ; Daubenmire 1976). L'un de ses inconvénients majeurs est qu'elle peut être totalement indépendante de la présence d'organismes vivants, et même lorsque cette dernière est explicite, la notion d'habitat ne tient aucunement compte des spécificités respectives de chaque espèce ou individu. Au contraire, elle englobe les mêmes caractéristiques quels que soient l'échelle spatio-temporelle et le niveau d'organisation (individu, population ou espèce) considérés. De plus, les interactions entre espèces et les activités humaines sont 2 exemples de paramètres importants pourtant négligés dans cette conception.

Par opposition, quand la notion d'habitat est associée à une espèce, une population ou un individu, elle fait référence à l'ensemble des conditions et des ressources qui déterminent la présence des organismes et en permettent le maintien. Même si d'autres ont tenté d'introduire avant eux cette conception fonctionnelle de l'habitat (*e.g.* Odum et Barrett 1971; Block et Brennan 1993) ou ont après eux contribué à sa clarification (*e.g.* Morris 2003; Kearney 2006; Sinclair et al. 2006; Aarts et al. 2008), Hall et al. (1997) sont les premiers à l'avoir formalisée à l'échelle individuelle. Ils définissent l'habitat comme « les ressources et les conditions présentes sur une surface qui produisent son occupation – incluant la survie et la reproduction – par un organisme donné¹⁹ ». Ils ajoutent que « tous les endroits capables de fournir les ressources qui permettent à un organisme de survivre constituent l'habitat²⁰ ». Cette conception fonctionnelle de la notion d'habitat à l'échelle individuelle peut être rapprochée de la formalisation « mathématique » du concept de niche écologique proposée par Hutchinson (1957) à l'échelle de l'espèce, et en particulier de la niche réalisée (Pulliam, 2000; Hirzel et Le Lay, 2008). La niche écologique y est en effet définie comme un hypervolume à n -dimensions. Chaque dimension représente une ressource ou une condition de l'environnement, caractérisée par l'existence de seuils au-delà desquels le maintien d'une espèce n'est plus possible. Par opposition à la niche fondamentale, ensemble des facteurs théoriques permettant à une espèce d'« exister indéfiniment », la niche réalisée fait référence à l'ensemble des ressources et conditions auxquelles une espèce a réellement accès. Cet ensemble est plus réduit que la niche fondamentale du fait des interactions avec les autres espèces qui entrent alors parmi les dimensions de la niche.

Si ces deux conceptions ont été opposées pour permettre de les introduire, aucune ne peut être considérée indépendamment de l'autre et toutes deux ont leur utilité en fonction de l'échelle à laquelle on se place. Comprendre les mécanismes proximaux expliquant les modulations des comportements d'un organisme dans l'espace et dans le temps nécessite de se focaliser plutôt sur son habitat structurel. Mais les décisions prises par les individus déterminent leur capacité à se maintenir au sein de ces caractéristiques environnementales, définissant ainsi son habitat fonctionnel, qui sera l'objet de toutes les attentions

19. « resources and conditions present in an area that produce occupancy – including survival and reproduction – by a given organism ».

20. « wherever an organism is provided with resources that allow it to survive, that is habitat ».

lorsqu'on s'intéresse aux causes ultimes des comportements. Ces deux conceptions seront donc largement utilisées dans cette étude.

2.2.2 La sélection de l'habitat

2.2.2.1 Un processus hiérarchique

La sélection de l'habitat est le « processus hiérarchique impliquant une série de décisions comportementales innées et acquises prises par un animal à propos de l'habitat qu'il devrait utiliser aux différentes échelles de l'environnement ²¹ » (Hall et al., 1997).

Pour appréhender cette hiérarchie de décisions, Johnson (1980) propose de s'intéresser à 4 « ordres » de sélection (Figure 5). Le premier se concentre sur la distribution de l'espèce ou à l'aire de répartition de la population (1), au sein desquelles chaque individu établit un domaine vital, *i.e.* une surface au sein de laquelle il effectue ses activités normales de la journée, la saison ou l'année (Burt 1943, 2). Au gré de ses activités au sein de son domaine vital, chacun choisit ensuite des parcelles (3), par exemple alimentaires, où il pourra finalement sélectionner les items alimentaires désirés (4, Figure 5). Au-delà de ces 4 ordres de référence, la proposition de Johnson (1980) souligne surtout l'existence d'un continuum de décisions où la disponibilité change continuellement en fonction des décisions prises aux échelles supérieures. La compréhension de ce processus nécessite donc de l'appréhender à plusieurs niveaux spatiaux, indissociables d'aspects temporels, et des individus à l'espèce (Figure 5).

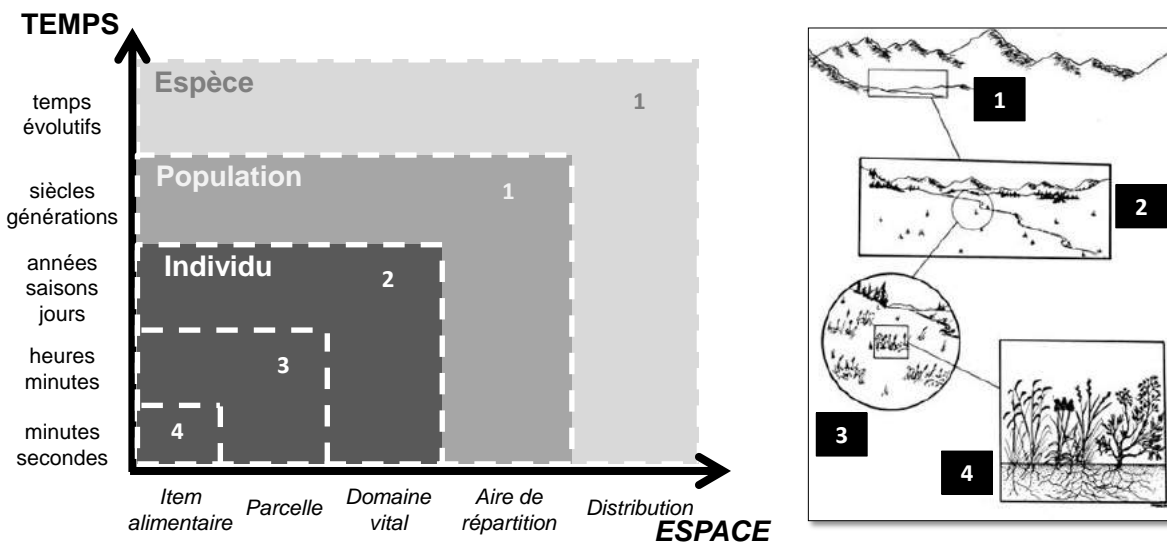


FIGURE 5 La sélection de l'habitat, un processus hiérarchique sur un continuum d'échelles spatio-temporelles (Johnson, 1980; Senft et al., 1987).

Les chiffres représentent les 4 ordres de référence proposés par Johnson (1980 ; voir texte).

21. « a hierarchical process involving a series of innate and learned behavioral decisions made by an animal about what habitat it would use at different scales of the environment » (Hall et al., 1997).

2.2.2.2 Mesurer la sélection : utilisation et disponibilité de l’habitat

La mesure de la sélection de l’habitat par un individu s’appuie sur la confrontation entre le résultat de son choix, l’utilisation de l’habitat, et les alternatives qui s’offraient à lui, appréciées à partir de la disponibilité des conditions et des ressources (Johnson, 1980; Rosenzweig, 1981; Hall et al., 1997; Morris, 2003).

Idéalement, l’utilisation de l’habitat devrait être déterminée par le temps passé dans les différentes conditions environnementales ou alloué à l’acquisition de chacune des ressources consommées (Beyer et al., 2010). Ceci étant rarement possible en conditions naturelles et/ou sur de longues périodes, elle est plus couramment évaluée selon 2 approches :

- à partir de la répartition des observations ou localisations d’un individu, d’une population ou d’une espèce au sein des caractéristiques de l’environnement. Les proportions d’observations/localisations dans chacune des variables caractérisant l’habitat permettent alors de caractériser l’utilisation pour les variables catégorielles (*e.g.* type de végétation, classes d’exposition). Dans le cas des variables continues (*i.e.* température, distance aux points d’eau), c’est la moyenne des valeurs de ces variables aux coordonnées des observations/localisations qui caractériseront l’utilisation.
- à partir de la probabilité d’utilisation d’une surface préalablement définie comme utilisée à partir des observations/localisations (*e.g.* domaine vital; Worton 1989; Keating et Cherry 2009) et/ou des mouvements des individus (Horne et al., 2007; Kranstauber et al., 2012). On parlera alors de distribution d’utilisation. La probabilité cumulée d’utilisation (variables catégorielles) ou la moyenne de l’ensemble des valeurs des unités de l’espace utilisé pondérée par leur probabilité d’utilisation, permettent alors de caractériser l’utilisation de l’habitat.

Par opposition à l’abondance qui décrit la quantité d’une ressource ou d’une condition dans l’environnement indépendamment de l’organisme considéré, la disponibilité désigne la quantité effectivement accessible pour un individu, une population ou une espèce (Johnson, 1980; Beyer et al., 2010). Son évaluation est particulièrement difficile puisqu’elle nécessite notamment de désigner des limites au-delà desquelles les caractéristiques recherchées ne sont plus accessibles (Garshelis, 2000; Buskirk et Millsaugh, 2003). Or à l’échelle d’un individu, l’accessibilité peut par exemple varier en fonction de la stratégie d’occupation de l’espace (*e.g.* l’établissement d’un territoire ou d’un domaine vital, Burt 1943; migrations, Fryxell et Sinclair 1988), des capacités de déplacements (*e.g.* la vitesse des mouvements), ou du champ de perception de l’environnement (Lima et Zollner, 1996; Olden et al., 2004). De plus, la disponibilité peut aussi varier dans le temps, par exemple avec les variations saisonnières des conditions climatiques et de leurs conséquences sur la phénologie de la végétation (Arthur et al., 1996). Elle est donc spécifique d’une échelle spatio-temporelle considérée (Beyer et al., 2010). Les caractéristiques individuelles influençant les niveaux d’organisation supérieurs (populations, espèces), ces limites sont aussi propres à chaque niveau d’organisation. Dans la pratique, la disponibilité est donc définie plus ou moins subjectivement en fonction de ces échelles par :

- le site d’étude (*e.g.* Herfindal et al. 2009),

- les unités spatiales (*e.g.* les pixels d'une carte) incluses dans les domaines vitaux d'un échantillon d'individus suivis (*e.g.* Schaefer et al. 2008 ; Articles 3 et 4) ou d'un seul individu (Johnson 1980),
- des points tirés au sort dans un cercle autour de ces localisations (*e.g.* Arthur et al. 1996) ou en fonction des caractéristiques des mouvements de l'espèce (*e.g.* Fortin et al. 2005 ; Articles 3 et 4). De même que pour l'utilisation, les proportions de chaque variable catégorielle et les moyennes des variables continues au sein de la surface ou aux points de l'espace considérés comme disponible peuvent être calculées.

Suivant l'échelle considérée (donc le niveau d'organisation) et la façon de définir l'utilisation et la disponibilité de l'habitat, on distingue classiquement 4 protocoles d'étude de la sélection de l'habitat (Thomas et Taylor 1990, 2006; Erickson et al. 2001 ; voir Encadré 1).

ENCADRE 1 Quatre types de protocoles d'étude de la sélection de l'habitat (Thomas et Taylor, 1990, 2006; Erickson et al., 2001)

- **type I** : l'utilisation de l'habitat est déterminée à partir des localisations de tous les individus, alors non identifiés. La disponibilité est considérée comme identique pour tous les individus et est typiquement définie par les limites de la zone d'étude. Ce type de protocole est par exemple utilisé pour étudier les critères qui définissent la répartition d'une population au sein d'un site d'étude.
- **type II** : la disponibilité reste identique pour tous les individus mais l'utilisation est considérée propre à chaque individu, ce qui nécessite de pouvoir les identifier (colliers GPS, marquage observable à distance).
- **type III** : utilisation et disponibilité sont estimées pour chaque individu (identifiables) mais cette dernière est considérée constante au cours du temps (par opposition au type IV).
- **type IV** : l'utilisation est mesurée plusieurs fois pour un même individu et la disponibilité change à chacune de ces mesures.

Une fois définies l'utilisation et la disponibilité des ressources et des conditions selon ces protocoles, de très nombreuses méthodes d'analyse permettent d'identifier les caractéristiques sélectionnées, *i.e.* celles dont l'utilisation par un organisme est supérieure à leur disponibilité, ou au contraire évitées, *i.e.* dont l'utilisation est inférieure à leur disponibilité (Manly et al., 2002; Calenge et Basille, 2008; Kneib et al., 2011; Erickson et al., 2001). Ces méthodes peuvent être regroupées en 2 approches qui dérivent des 2 conceptions de la notion d'habitat précédemment introduites (section 2.2.1, page 23). Une première approche, basée sur la conception structurelle de la notion d'habitat, consiste à tester explicitement si certaines composantes de l'habitat sont utilisées disproportionnellement par rapport à leur disponibilité en s'appuyant généralement sur des régressions (logistiques, Manly et al. 2002). Les Fonctions de Sélection des Ressources (FSR, RSF en anglais; Boyce et McDonald 1999; Manly et al. 2002; Millsbaugh et al. 2006) et leurs variantes (*e.g.* Step Selection Functions, SSF; Fortin et al. 2005) se sont largement imposées parmi les méthodes les plus utilisées. Ces approches permettent d'estimer des coefficients de sélection

pour chacune des ressources et conditions testées et d’obtenir des résultats comparables entre sites. De plus, les contributions de chacune de ces caractéristiques à la décision finale (*i.e.* la sélection) et leurs conséquences en termes de performance peuvent être extrapolées grâce à ses approches (Gaillard et al., 2010). Mais elles souffrent parfois des problèmes analytiques posés par la non-indépendance des variables utilisées pour caractériser l’habitat, ce qui nécessite de définir *a priori* celles qui devraient être intégrées dans les analyses et en limite le nombre. De même, l’autocorrélation²² spatiale et temporelle des données de télémétrie sur lesquelles elles reposent souvent est un paramètre important à prendre en compte pour une évaluation plus juste de la sélection de l’habitat (Fieberg et al., 2010).

La seconde approche, basée sur la conception fonctionnelle de l’habitat, consiste à mettre en évidence les différences entre l’hypervolume à n -dimensions défini à partir des caractéristiques utilisées par un individu, une population ou une espèce et celui des caractéristiques disponibles à partir d’analyses multivariées (Hirzel et al., 2002; Calenge et al., 2005, 2008; Calenge et Basille, 2008). Ces méthodes ne sont pas limitées par les corrélations entre variables caractérisant l’habitat et ont un fort pouvoir de représentation des résultats. Toutefois, elles permettent difficilement de tester la sélection de l’habitat et de comparer les résultats obtenus sur des sites d’études différents (Calenge et al., 2008; Gaillard et al., 2010).

2.2.3 Le bon habitat ?

Conformément aux prédictions du modèle de Distribution Idéale Libre (Fretwell et Lucas, 1969), les travaux sur la sélection de l’habitat assument généralement que l’utilisation disproportionnée de composantes de l’habitat reflète les capacités de ces dernières à fournir aux animaux qui tentent de maximiser leur performance les conditions pour y parvenir (Thomas et Taylor, 2006). La sélection de l’habitat par les individus, et à plus large échelle la densité au sein de l’aire de répartition d’une population ou de distribution d’une espèce, reflèteraient donc la qualité de l’habitat. Malgré sa valeur heuristique, ce modèle a toutefois montré ses limites dans la pratique. Des contre-exemples ont ainsi été mis en évidence chez les poissons (*e.g.* Godin et Keenleyside 1984), les mammifères (*e.g.* chez le wallaby à coup rouge *Macropus rufogriseus banksianus*, Higginbottom 2000 ; le lion *Panthera leo*, Mosser et al. 2009) et les ongulés sauvages en particulier (chez le chevreuil : Pettorelli et al. 2001; McLoughlin et al. 2007 ; le mouton de Soay *Ovis aries* : Jones et al. 2006 ; le cerf élaphe : McLoughlin et al. 2006). Ils montrent que les individus ne sont pas omniscients (Abrahams, 1986), ne sont pas tous égaux face à la compétition (Parker et Sutherland, 1986), pas totalement libres de leurs mouvements (*e.g.* l’établissement d’un domaine vital restreint les possibilités [Stamps 1995], de même que les contraintes sociales liées à la vie en groupe ; Krause et Ruxton 2002; Conradt et Roper 2003) et font aussi face à des variations temporelles et des événements stochastiques qui modifient continuellement la valeur des parcelles et des habitats qui les entourent (Kennedy et Gray, 1993; Tregenza, 1995). Le modèle « sources-puits » (Pulliam, 1988) permet dans ce contexte

22. autocorrélation : la corrélation dans les caractéristiques de l’habitat utilisé par un individu varie en fonction de la distance entre les observations dans l’espace et dans le temps. En effet, les informations fournies par les localisations d’un individu ont une probabilité d’être similaires d’autant plus élevée qu’elles sont proches dans l’espace ou dans le temps, ce qui doit être intégré dans les analyses statistiques pour une mesure plus juste de la sélection de l’habitat (Fieberg et al., 2010).

d'expliquer pourquoi des habitats suboptimaux peuvent être continuellement utilisés par une part non négligeable de la population. L'hétérogénéité spatiale dans la qualité des parcelles ferait apparaître des zones sources où le taux de reproduction est supérieur au taux de mortalité et des zones puits, où au contraire la mortalité est supérieure à la reproduction. Ceci impliquerait un flux d'individus « surnuméraires » des sources vers les puits (Pulliam et Danielson, 1991; Battin, 2004) maintenant en permanence une part de la population dans ces puits, pourtant non viables à long terme. La densité d'individus n'est donc pas un bon indicateur de la qualité du milieu (Van Horne, 1983; Mosser et al., 2009). Déterminer la probabilité d'observer un individu ou une espèce dans un ensemble de caractéristiques environnementales est donc une phase importante mais non suffisante pour déterminer la qualité de son habitat. Cette étape doit être complétée par une analyse du lien entre les caractéristiques de cet habitat et la performance des individus qui l'occupent (Van Horne, 1983; Morrison, 2001; Bock et Jones, 2004; Johnson, 2007; Mosser et al., 2009; Gaillard et al., 2010). Toutefois, mesurer ce lien n'est pas chose aisée. Comme la sélection de l'habitat, la performance peut être envisagée à de nombreuses échelles, tant au niveau individuel (des gains énergétiques tirés des items alimentaires à la valeur sélective) que de la population (de son taux d'accroissement en un temps donné à sa probabilité d'extinction). Il conviendra donc de faire correspondre ces échelles de mesure (Gaillard et al., 2010). De plus, si mesurer la performance individuelle devrait fournir de meilleurs résultats (Van Horne, 1983; Mosser et al., 2009; Gaillard et al., 2010), déterminer la survie ou le succès reproducteur à long terme nécessite des suivis d'individus identifiés sur l'ensemble de leur durée de vie. En outre, faire le lien avec l'habitat implique de connaître leur patron d'utilisation de l'espace et les caractéristiques de ce dernier. Malgré son importance dans la définition fonctionnelle de l'habitat mais aussi dans un cadre de gestion ou de conservation, la question de la qualité de l'habitat est donc complexe et nécessite, surtout chez les espèces longévives, des suivis lourds et des moyens conséquents rarement mis en place.

2.3 La sélection de l'habitat chez les grands herbivores

Les grands herbivores ont pendant longtemps été considérés comme un groupe fonctionnel peu limité par les ressources alimentaires. Ils devraient en effet les trouver en abondance tout au long de l'année dans leur milieu puisque ils n'en consomment qu'une infime partie. Ils seraient surtout régulés par les prédateurs, les maladies et les parasites (hypothèse du Monde Vert ou *Green World hypothesis*, Hairston et al. 1960; Slobodkin et al. 1967). Mais ce monde vert pour le groupe fonctionnel ne l'est pas autant que ça lorsqu'on s'intéresse aux espèces et aux populations. La diversité des plantes auxquelles ils ont accès, la variabilité dans leur composition, leur hétérogénéité spatiale et leur dynamique temporelle complexifient grandement le choix des ressources alimentaires. La valeur d'un item alimentaire est en effet déterminée en premier lieu par son contenu en nutriments (transformés en énergie lors de la digestion), en particulier en protéines et en éléments essentiels (*e.g.* azote, phosphore, potassium, calcium, magnésium, sodium; Van Soest 1994). Elle dépend aussi de sa digestibilité (liée au temps nécessaire à l'assimilation de l'énergie que l'item renferme), largement variable en fonction de son contenu en fibres celluloses, en lignine et en composés chimiques de défenses produits par certaines plantes (*e.g.* tanins, phénols, terpènes; Austin et al. 1989; Van Soest 1994). Or le contenu en nutriments

et la digestibilité varient fortement au sein d'une même espèce de plantes (*e.g.* en fonction des parties consommées [tige, feuille, bourgeon], des caractéristiques du sol) et entre espèces (*e.g.* graminées, plantes herbacées dicotylédones, arbustes, arbres). De plus, ces caractéristiques varient au gré des saisons (Van Soest, 1994). Le choix des plantes consommées est donc déterminant pour les herbivores dans leur capacité à satisfaire leurs besoins énergétiques. Ceci est d'autant plus important qu'ils ne possèdent pas tous les mêmes capacités à extraire de l'énergie de cette diversité de plantes. En effet, de l'antilope royale *Neotragus pygmaeus* (25 cm de haut et 1,5 kg) à l'éléphant (pouvant dépasser les 3 m de haut pour 1700 kg) ou du chevreuil (environ 60 cm de haut pour 15-25 kg) à l'élan (pouvant atteindre les 2 m pour 500 kg), la taille corporelle est un élément majeur qui détermine les besoins énergétiques de ces espèces et leur stratégie alimentaire (Van Soest, 1996). Avec un taux métabolique²³ augmentant de façon allométrique avec un exposant de 0,75 et un contenu stomacal augmentant de façon isométrique (exposant de 1) avec la taille corporelle, les espèces les plus petites ont des besoins énergétiques plus importants que les grandes relativement à leur taille (principe de Jarman-Bell; Bell 1971; Geist 1974; Jarman 1974; Demment et Van Soest 1985). La stratégie alimentaire des espèces les plus petites devrait donc se focaliser sur les plantes et les parties de plantes riches en énergie et facilement digestibles. A l'opposé, celle des espèces plus grandes devrait être centrée sur les plantes riches en fibres cellulosiques (*i.e.* les graminées), moins facilement digestibles mais généralement plus abondantes (Van Soest, 1996). Ces différentes stratégies alimentaires ont été dans l'ensemble confirmées dans la classification de Hofmann (1989), basée sur l'observation de caractères morpho-physiologiques (Shipley, 1999). On distingue ainsi traditionnellement les herbivores ruminants en 3 catégories (Figure 6) :

- les « cueilleurs » ou « *browsers* » ou « *concentrate selectors* » sont généralement des espèces de petite taille dont le régime alimentaire est caractérisé par une nourriture de haute qualité énergétique souvent issue d'une consommation d'espèces dicotylédones, arbustives ou d'arbres. Ils possèdent une barre d'incisives étroite relativement à leur taille, supposée leur permettre un prélèvement sélectif des items consommés (Gordon et Illius, 1988). Leur réseau²⁴ et leur panse sont généralement étroits (Dreschner-Kaden, 1976), cette dernière étant délimitée par une muqueuse riche en papilles et contenant un bol alimentaire très visqueux et peu stratifié (Clauss et Lechner-Doll, 2001; Clauss et al., 2009b). Ceci permet un passage et une digestion rapides de ces aliments de qualité (Behrend et al., 2004) sans rétention des particules les plus grosses (Nygrén et al., 2001). Leur foie et leurs glandes salivaires sont comparativement plus gros (Hofmann, 1989) et produisent des composés qui leur permettent de faire face aux molécules produites par les plantes, astringentes, toxiques et/ou qui réduisent la digestibilité des items consommés (Austin et al., 1989; McArthur et al., 1995).
- les « paiseurs » ou « *grazers* » ou « *grass and roughage eaters* » sont au contraire des espèces généralement de grande taille dont le régime alimentaire est riche en fibres

23. besoins énergétiques de base pour l'organisme

24. réseau : le réseau (ou bonnet ou réticulum) est le second des 4 compartiments qui constituent l'estomac des ruminants. Il reçoit le bol alimentaire issu de la panse (ou rumen) et débouche sur le feuillet (ou omasum), lui-même étant prolongé par la caillette (ou abomasum) puis les intestins.

cellulosiques contenues dans les graminées et autres plantes herbacées. Leur morphologie buccale est caractéristique d'un prélèvement moins sélectif et de bouchées plus importantes. Leur panse offre un volume comparativement plus important et permet une digestion lente de ces éléments fibreux avec une rétention sélective des plus grosses particules.

- entre ces 2 extrêmes, on distingue les « *intermediate feeders* » ou « *mixed feeders* », capables aussi bien de se nourrir de graminées et de plantes herbacées que d'arbustes ou d'arbres.

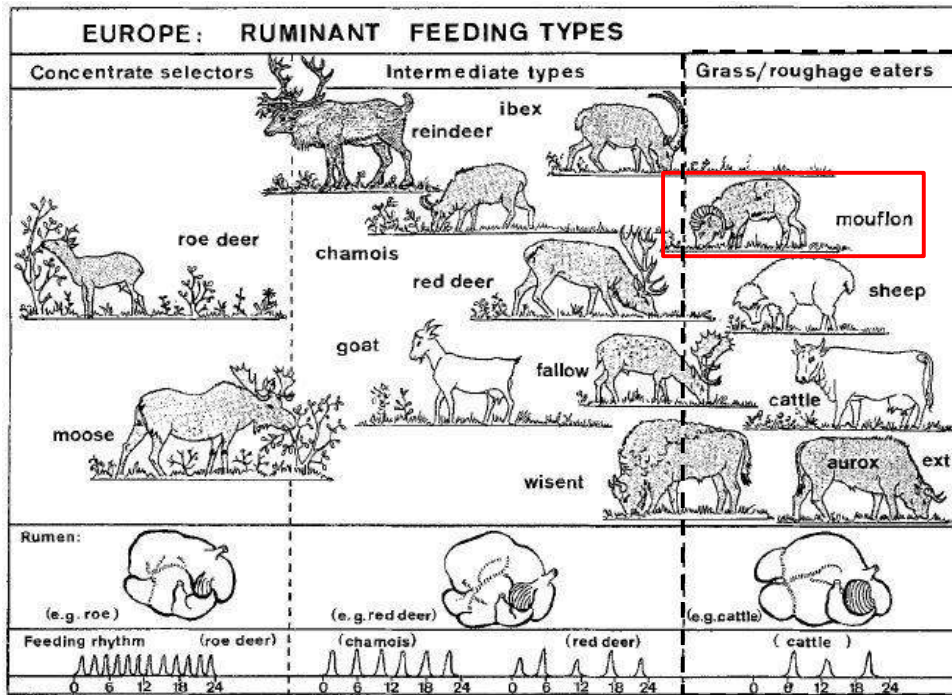


FIGURE 6 Classification des grands herbivores ruminants européens (sauvages [gris] et domestiques [blanc]) selon leur stratégie alimentaire et leurs caractéristiques morpho-physiologiques, et conséquences sur leur rythme d'activité, d'après Hofmann (1989).

La position du mouflon parmi les paiseurs ou « *grass/roughage eaters* » (pointillés noirs) est encadrée en rouge.

Des exceptions dans la correspondance entre taille corporelle et stratégie alimentaire peuvent toutefois être relevées. La girafe *Giraffa camelopardalis* (800 kg) ou le grand koudou *Tragelaphus strepsiceros* (250 kg) sont deux exemples de cueilleurs de grande taille tandis que l'ourébi *Ourebia ourebi* (15 kg) est un paiseur de petite taille (Tixier et Duncan, 1996). Face à ces problèmes de classification mais surtout devant l'importance de la variabilité intra-spécifique des régimes alimentaires, de travaux récents suggèrent de réserver cette classification « cueilleurs / paiseurs » à la composition du régime alimentaire (avec des seuils pour la détermination de ces classes à 75% [Pérez-Barberia et Gordon 1999; Pérez-Barberia et al. 2001b; Mendoza et al. 2002] ou 90% [Janis 1990; Pérez-Barberia et al. 2001a] d'éléments ligneux ou de graminées dans les régimes respectifs) et

d'en utiliser une seconde pour faire référence aux caractéristiques morpho-physiologiques décrites (« type élan / type vache » ; Clauss et al. 2009a, 2010).

Ces différentes stratégies alimentaires ont des conséquences importantes sur le patron d'activité de ces espèces (Demment et Van Soest, 1985; Mysterud, 1998; Pérez-Barbería et Gordon, 1999). En effet, si le rythme d'activité des ruminants est typiquement caractérisé par une alternance de périodes d'alimentation et de rumination, les durées respectives de celles-ci sont fortement influencées par la digestibilité de leur régime alimentaire (Hanley, 1982; Cederlund, 1989). A l'échelle de la journée, le nombre de phases d'alimentation / rumination est donc plus important chez les cueilleurs, dont la petite panse et la morphophysiologie favorisent une digestion rapide d'éléments plus facilement digestibles, par rapport aux pisseurs. Chez ces derniers, la digestion de quantités importantes d'éléments fibreux est un processus plus long (Hofmann 1989; Mysterud 1998; Pérez-Barbería et Gordon 1999, Figure 6 en bas).

D'autre part, parmi les demandes conflictuelles auxquelles expose l'herbivorie, le compromis entre les conditions requises pour obtenir une nourriture abondante et de qualité d'une part et celles permettant de se prémunir du risque de prédation et de se protéger des conditions climatiques adverses d'autre part, est une composante omniprésente dans la sélection de l'habitat de ces espèces. Le risque de prédation ou d'exposition aux conditions climatiques adverses augmentant avec l'utilisation de parcelles ouvertes où la nourriture est généralement plus abondante et de meilleure qualité, les grands herbivores terrestres sont en permanence face à ces deux alternatives. On parle de compromis nourriture/couverture ou *food/cover trade-off* (Lima et Dill, 1990; Houston et al., 1993; Brown, 1999; Mysterud et Ostbye, 1999; Mabilille et al., 2012).

2.4 Etude de cas chez le mouflon méditerranéen : Objectifs et structure de la thèse

Nous avons vu au cours de ce chapitre que la sélection de l'habitat est un processus comportemental complexe. Face aux contraintes de son environnement, un individu doit choisir, parmi celles auxquelles il a accès, les ressources et les conditions qui devraient lui permettre de satisfaire ses besoins et, à terme, d'assurer sa survie et son succès reproducteur. Parce que l'habitat est hétérogène et dynamique, parce que ces besoins et les contraintes environnementales sont multiples et nécessitent de faire des compromis, ce processus devrait varier au gré d'un continuum d'échelles spatiales et temporelles. De plus, les caractéristiques individuelles, qui déterminent les besoins et les stratégies de chacun, devraient également être un paramètre clé. C'est dans ce contexte théorique que nous nous proposons d'étudier les déterminants spatiaux et temporels de ce processus chez le mouflon méditerranéen *Ovis gemlini musimon* × *Ovis* sp. .

Cette espèce à la taxonomie rendue complexe par des évènements successifs de domestication, d'hybridation et de retour à l'état sauvage (voir section 3.1, page 37) est un paradoxe en termes de gestion et de biologie de la conservation (Garzón-Machado et al., 2012). En effet, certaines populations font l'objet de mesures de protection et de conservation (Anatolie : Özütlü 2009 ; îles méditerranéennes : Cassola 1985; Vigne 1992; Shackleton et IUCN/SSC Caprinae Specialist Group 1997; Hadjisterkotis 2001; Rieu 2007). D'autres, généralement issues d'introductions à des fins cynégétiques, ont prospéré dans des habitats

très diversifiés, où, paradoxalement, les ressources alimentaires dont ce pisseur est censé dépendre n'étaient pas forcément abondantes (voir section 2.3, page 28 ; Hofmann 1989). Ces populations y sont désormais pointées du doigt pour leur impact sur la biodiversité locale ou la forêt (Chapuis et al., 1994; Heroldova, 1994; Garzón-Machado et al., 2012), ou pour leur concurrence avec les ongulés natifs (Bertolino et al., 2009), au point d'être parfois classées comme « invasives » (*e.g.* en Espagne ; Garzón-Machado et al. 2012). En France, l'espèce est protégée par arrêtés préfectoraux depuis 1953 en Corse, mais a aussi été introduite sur le continent durant la deuxième moitié du XX^e siècle²⁵. Elle y a permis le développement d'activités cynégétiques importantes (Figure 1) et des retombées économiques localement non négligeables (chasse aux trophées des mâles ; *e.g.* Dérioz et Grillo 2006).

La situation et le statut de cette espèce tant au niveau français qu'à l'échelle de son aire de répartition mondiale ont motivé de nombreux travaux de recherche, et notamment en France. Le comportement, la dynamique et la distribution des populations françaises de mouflons, les relations avec leur habitat, les autres espèces d'ongulés sauvages et domestiques, les prédateurs et les activités humaines font l'objet de suivis qui se concentrent sur 5 sites d'études : les massifs du Cinto (Haute-Corse), de Bavella (Corse-du-Sud), des Bauges (Savoie – Haute-Savoie), du Mercantour (Alpes-Maritimes) et du Caroux-Espinouse (Hérault). C'est principalement sur ce dernier site, territoire national de référence pour l'étude de l'espèce (Lang, 2004), que portera notre propos. Après 40 ans de recherches, il offre en effet un cadre très favorable du fait des connaissances accumulées sur cette population aussi bien que sur son habitat.

La compréhension des mécanismes à l'origine de cette situation paradoxale pour l'espèce nous a incité à nous intéresser dans une première partie aux ressources alimentaires et aux conséquences de leur répartition hétérogène à deux niveaux (Partie III). Dans un premier temps, nous avons entrepris une revue de l'abondante littérature décrivant le régime alimentaire de l'espèce dans les habitats contrastés au sein desquels elle est aujourd'hui présente (Article 1). Les objectifs de ce travail étaient de déterminer les principaux facteurs de variations du régime alimentaire de l'espèce et d'identifier les ressources alimentaires sur lesquelles repose sa persistance dans cette diversité de conditions. C'est à une échelle plus locale que nous avons ensuite essayé de répondre à ce second objectif, à partir d'une approche originale, utilisable dans un cadre de gestion, permettant d'obtenir une mesure indirecte de la qualité de l'habitat (Article 2). En combinant des informations récoltées par les chasseurs sur les animaux prélevés et des données issues des suivis de l'utilisation de l'espace par colliers GPS, nous avons en effet évalué le rôle de la répartition hétérogène des ressources sur les variations de la masse corporelle des mâles au sein du massif du Caroux-Espinouse (la masse corporelle étant reliée à la capacité des individus à survivre et se reproduire chez les grands herbivores).

Dans un second temps, nous nous sommes concentrés sur la sélection de l'habitat au sein de cette population (Partie IV). Nous avons pour objectif général de comprendre comment chaque sexe de cette espèce dimorphique fait face à l'hétérogénéité et à la dynamique des contraintes de l'habitat pour satisfaire des besoins propres. Nous nous sommes donc d'abord intéressés au cycle annuel des variations du processus de sélection de l'habi-

25. L'espèce a aussi été introduite en 1957 dans l'archipel des Kerguelen, en Antarctique, mais face à la menace qu'elle constituait pour la flore et la faune locale (Chapuis et al., 1994), l'éradication de cette population a été décidée à la fin des années 2000.

tat à deux échelles spatio-temporelles (Article 3). Ensuite, notre attention s'est focalisée sur la période estivale et ses conditions climatiques méditerranéennes, préalablement identifiées comme déterminantes pour la survie juvénile et le comportement des femelles dans cette population (Garel et al. 2004; Bourgoïn et al. 2011; Article 4).

Enfin, c'est le partage de l'espace et du temps avec d'autres espèces qui fait l'objet de la dernière série de travaux présentés dans ce manuscrit (Partie v). Nous avons vu que l'Homme occupe désormais un place centrale pour de nombreuses populations animales dans ce contexte. Profitant d'une stratégie originale d'acquisition de données des colliers GPS opposant un jour d'intenses activités humaines (dimanche) et un jour de faibles activités (lundi) sur 3 sites présentant eux-mêmes des situations contrastées vis-à-vis de celles-ci, c'est donc sur l'influence de la chasse et du tourisme (principalement la randonnée) que notre première étude s'est focalisée. Nous souhaitons évaluer l'influence respective de ces activités humaines sur les caractéristiques des mouvements, l'utilisation de l'habitat et le patron d'activité de l'espèce non seulement en réponse directe à ces stimuli anthropiques (*i.e.* le jour), mais aussi les nuits consécutives à ceux-ci (Article 5). De plus, l'efficacité des mesures mises en place au sein d'une Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage a pu être appréciée. Dans un second travail, c'est grâce aux suivis réalisés au sein du massif des Bauges sur les interactions entre chamois et mouflons que nous illustrerons la question du partage du temps (Article 6). Nous y avons en effet analysé l'influence de cette sympatrie forcée entre les 2 espèces sur le rythme d'activité du chamois. Le contexte du massif des Bauges, plus marginal dans ce manuscrit, sera présenté dans une section spécifique au début de cette analyse afin de ne pas mélanger les informations concernant les 2 sites d'études.

Un schéma de synthèse (Figure 7) montre la place des différentes problématiques traitées dans ces travaux par rapport au contexte théorique précédemment présenté. Après une partie fixant le cadre méthodologique permettant de comprendre les spécificités qui attirent à cette espèce et au site principal sur lequel s'est déroulée cette étude (Partie II), la suite de ce manuscrit s'organise donc 3 parties qui rassemblent 6 chapitres constitués d'1 article publié, de 2 soumis, 1 en révision et 2 en préparation. Les principaux résultats de cette étude, leurs implications en termes de gestion de même que les perspectives qu'ils ouvrent seront finalement rassemblés dans la dernière partie de ce manuscrit (Partie VI).

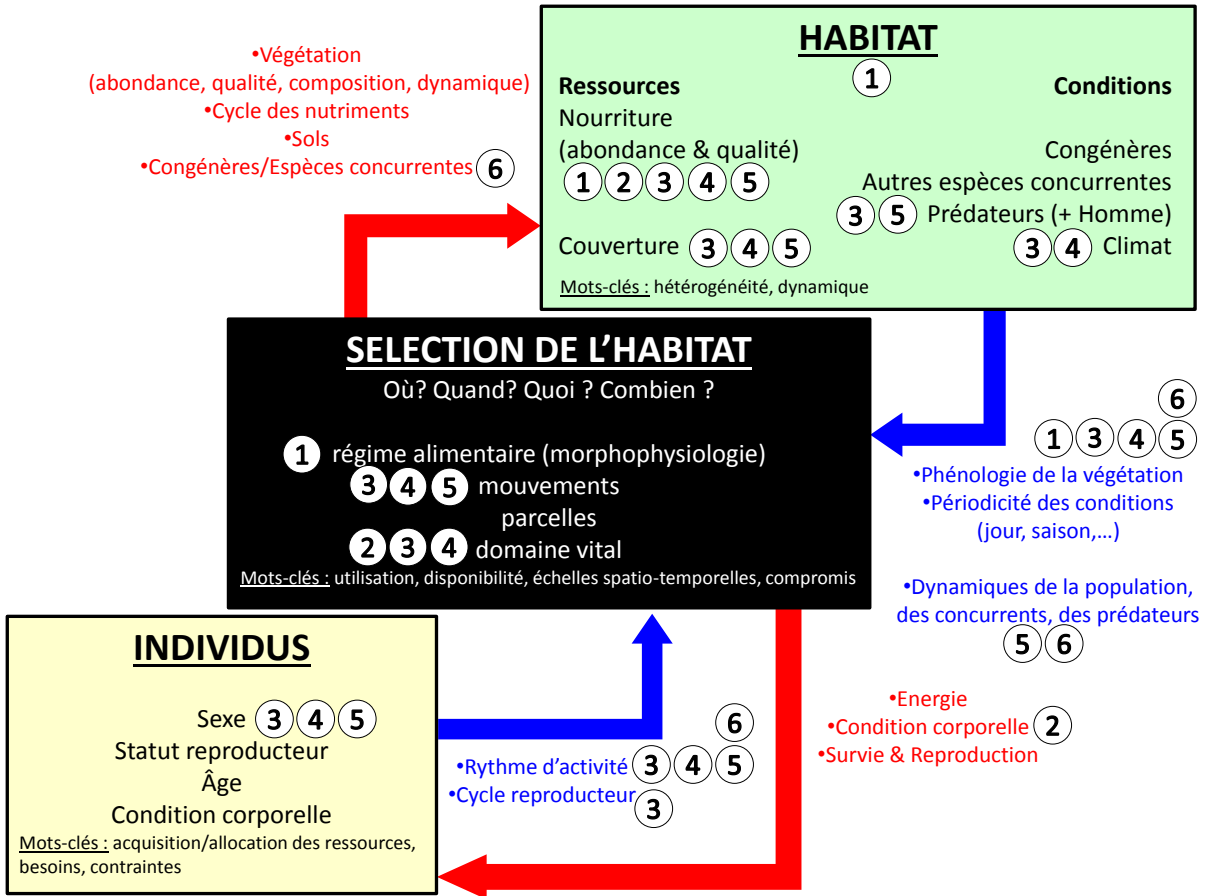
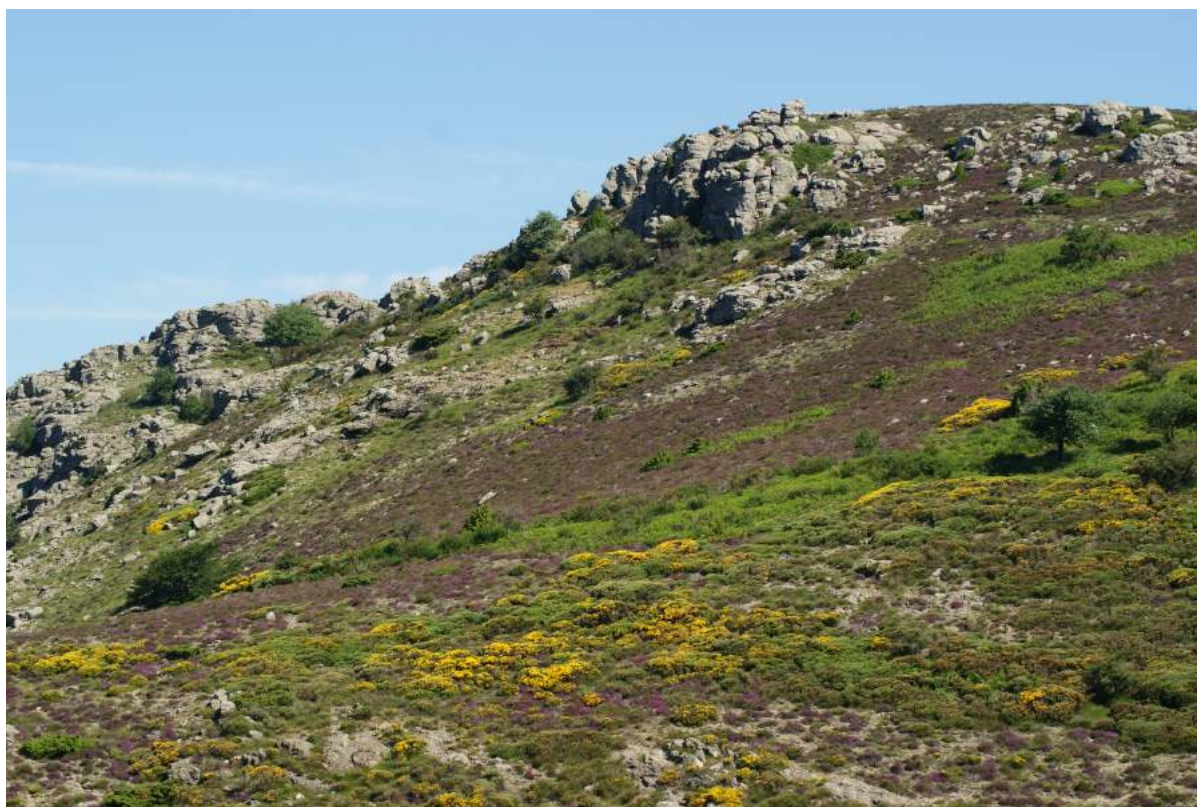


FIGURE 7 Schéma de synthèse du contexte et des problématiques abordés dans cette étude.

Les flèches et les légendes bleues symbolisent les facteurs qui devraient engendrer des variations temporelles dans le processus de sélection de l'habitat. Les flèches et les légendes rouges symbolisent les conséquences de la sélection de l'habitat. Les chiffres indiquent dans quel(s) article(s) les différentes thématiques seront abordées (ces chiffres correspondant à la numérotation des articles utilisée ensuite).

Partie II

CONTEXTE MÉTHODOLOGIQUE



CHAPITRE 3 :

Modèle d'étude :

le mouflon méditerranéen

3.1 Taxonomie, origine, et situation de l'espèce dans le monde et en France

3.1.1 Taxonomie et Origine

Le genre *Ovis* rassemble l'ensemble des ovins sauvages (mouflons) et domestiques (moutons), mammifères herbivores ongulés de la famille des Bovidés. Ce sont des Artiodactyles (*i.e.* membres terminés par un nombre pair de doigts) ruminants (*i.e.* pré-estomac composé de plusieurs compartiments, absence d'incisives sur la mâchoire supérieure et une digestion totalement ou partiellement assurée par une remastication de l'alimentation après ingestion), caractérisés par la présence de cornes persistantes reposant sur une cheville osseuse. La taxonomie de ce groupe d'espèces est rendue complexe par des hybridations entre individus aux nombres de chromosomes différents. Elle continue donc de faire l'objet de révisions fréquentes sans qu'aucun consensus n'ait été jusqu'ici trouvé (Pfeffer, 1967; Geist, 1971; Valdez et Batten, 1982; Cugnasse, 1994; Gentry et al., 1996; Hadjisterkotis, 1996b; Shackleton et IUCN/SSC Caprinae Specialist Group, 1997; Hiendleder et al., 2002; Gentry et al., 2004; Rezaei et al., 2010). Les récents travaux de phylogénie moléculaire semblent toutefois confirmer l'origine asiatique de ce genre. Il remonterait à 2,5 millions d'années, le plus ancien fossile de mouflon (*Ovis shantungensis*) ayant été retrouvé en Chine (Nihowan) dans des couches géologiques datant d'environ 1 million d'années (Teilhard De Chardin et Piveteau, 1930). D'autre part, il résulterait d'une diversification en 3 types morphologiques et au moins 6 espèces sauvages. Cette diversification aurait suivi deux axes de colonisation, l'un vers l'Eurasie atteignant l'Europe de l'Ouest, l'autre vers l'Amérique du Nord à travers le Nord-Est de l'Asie et le Détroit de Béring (Rezaei et al., 2010). On distingue donc (Figure 8) :

- les moufloniformes, réunis en une seule espèce nommée *O. orientalis* ou *O. gmelini* selon les auteurs, présents en Asie occidentale (Turquie, Syrie, Iraq, Iran) et sur les grandes îles méditerranéennes (Corse, Chypre, Sardaigne),
- les argaliformes d'Asie centrale, regroupant 2 espèces : les argalis *O. ammon* (Chine centrale, Mongolie) et les urials *O. vignei* (Afghanistan, Kazakhstan, Pakistan, Turkménistan, Ouzbékistan, Kashmir indien, Est de l'Iran),

- les pachycériformes²⁶, présents en Asie orientale pour *O. nivicola* (Est de la Sibérie, Kamchatka) et en Amérique du Nord pour *O. dalli* (Alaska, Nord-Ouest du Canada) et *O. canadensis* (centre-Ouest du Canada, centre-Ouest des États-Unis, Californie mexicaine).

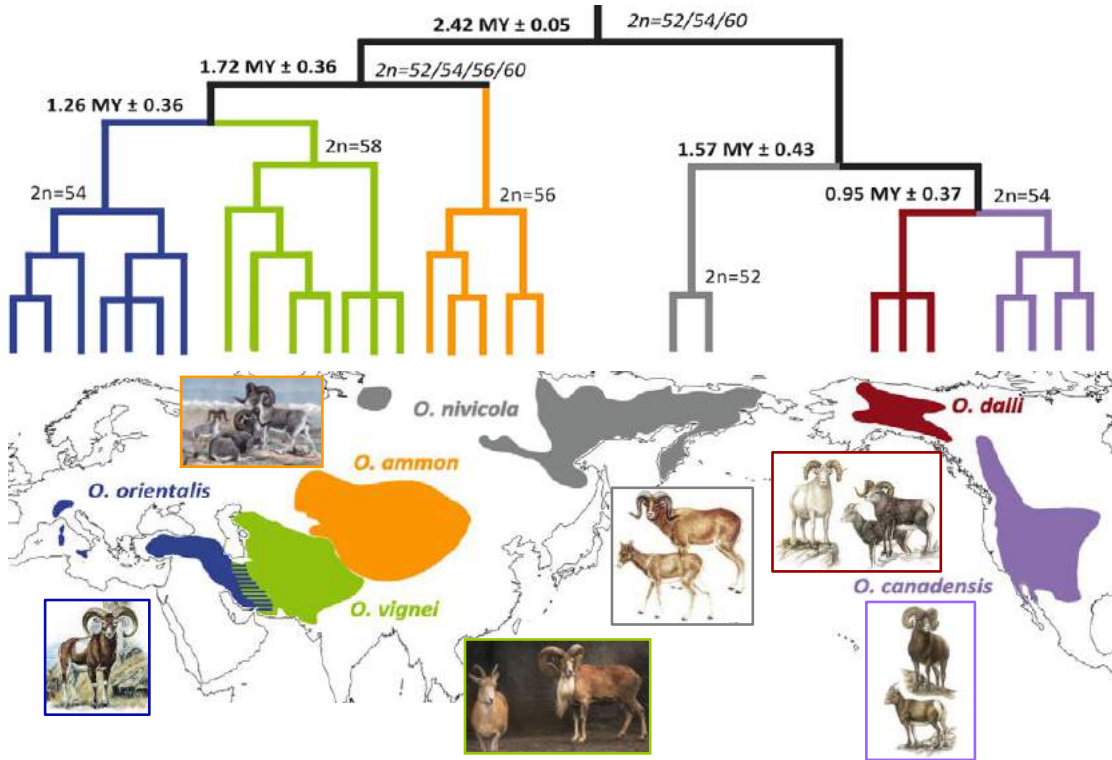


FIGURE 8 Phylogéographie du genre *Ovis* basée sur une analyse de la diversité de l'ADN mitochondrial (Cytochrome b), d'après Rezaei et al. (2010).

« 2n » désigne le nombre de chromosomes de chaque espèce. La période de divergence entre 2 espèces ou groupes d'espèces est donnée en millions d'années (MY). © De Agostini Picture, Valette/Hildibrand, Kenneth W. Fink, Elizabeth McClelland, www.ecosystema.ru.

Sur les îles méditerranéennes (Corse, Sardaigne et Chypre), des données paléontologiques et génétiques suggèrent que les populations de mouflons soient probablement issues d'un retour à l'état sauvage d'individus préalablement domestiqués (marronnage) durant le Néolithique (10-5^e millénaire avant notre ère ; Poplin 1979; Vigne 1992; Hadjisterkotis 1996b; Hiendleder et al. 1998). Le couplage des résultats d'analyses moléculaires les plus récents avec des données d'archéozoologie ont permis de proposer une unique origine à l'ensemble de ces populations ainsi qu'aux formes domestiques. Celles-ci seraient toutes issues d'*Ovis gmelini* ou *orientalis* domestiqués dans les vallées supérieures de l'Euphrate et du Tigre (Est de l'Anatolie, Sud-Est de la Turquie) et peu après dans les monts Zagros (Iran ; Rezaei 2007). Toutefois, d'autres travaux suggèrent plutôt l'existence de plusieurs centres de domestication (Hiendleder et al., 1998, 2002; Pedrosa et al., 2005; Tapio et al.,

26. « à cornes épaisses ».

2006). De plus, il a dernièrement été montré que la population chypriote était génétiquement bien plus proche des populations d'Asie Mineure (Iran, Turquie, Arménie) que des populations corso-sardes desquelles elle diverge largement (Guerrini et al., 2013). La dénomination des sous-espèces occupant les différentes îles méditerranéennes est donc elle-aussi sujette à débat. Dans cette étude, nous nous rangerons derrière la révision proposée par Cugnasse (1994) qui regroupe toutes ces variantes sous le terme *Ovis gmelini musimon* (*gmelini* faisant référence aux ancêtres communs domestiqués et *musimon* étant l'épithète le plus communément utilisé pour désigner les mouflons des îles méditerranéennes). Nous utiliserons les termes *corsicana*, *ophion* et *musimon* pour distinguer respectivement les populations de Corse, Chypre et Sardaigne, qui évoluent indépendamment depuis le Néolithique.

À partir du XVIII^e siècle, des individus issus de ces populations méditerranéennes ont été acclimatés dans des enclos comme animaux de parc ou à des fins cynégétiques. Ils ont ensuite été utilisés pour constituer des populations sauvages, d'abord en Europe, puis dans le monde entier hormis le continent africain (Uloth, 1972; Weller, 2001). On trouve aujourd'hui des populations de mouflons issues de ces introductions dans des régions aussi diversifiées que les îles Hawaï (Giffin, 1979; O'Gara, 1994) ou Canaries (Rodríguez Luengo et Piñero, 1991; Rodríguez et al., 1988), la steppe patagonienne (Argentine : Frisina et Frisina 1997), les Alpes (Jullien et al., 2009; Corti et al., 2011) ou les forêts continentales de l'Est de l'Europe (Allemagne : Stubbe 1971 ; République Tchèque : Mottl 1960; Heroldova 1988b ; voir Figure 18, page 67). Lors de ces acclimations, des croisements entre espèces, sous-espèces et formes de mouflons ou de moutons ont eu lieu. À de rares exceptions près, les populations qui en sont issues sont considérées comme des hybrides (Türcke et Schmincke, 1965). Pour les distinguer, Cugnasse (1994) propose d'utiliser les termes de « mouflon méditerranéen » (« méditerranéen » faisant référence aux exigences écologiques communes des individus fondateurs) et « *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. » (« × *Ovis* sp. » permettant de signaler ces croisements entre mouflons/moutons), recommandations que nous avons suivies dans cette étude. Toutefois, par commodité, nous utiliserons généralement le terme « mouflon » pour désigner les populations de France continentale créées à partir de ces introductions et ne précisons la sous-espèce ou forme seulement lorsque cela sera nécessaire.

3.1.2 Les populations françaises de mouflons

En France continentale, des introductions de ce type ont eu lieu dans la deuxième moitié du XX^e siècle, principalement à des fins cynégétiques (Cugnasse et Houssin, 1993). La première population sauvage issue de ces lâchers a été constituée en 1950 en Haute Vésubie (massif du Mercantour – Hautes-Alpes). En 2010, on en dénombrait 71, réparties sur plus de 4 800 km², dans 474 communes et 26 départements, pour un effectif estimé après naissances et avant chasse à un minimum de 20 000 individus (Corti et al. 2011; Figure 9). Pour leur grande majorité (l'origine des fondateurs est connue pour 54 des 63 introductions officielles), ces populations ont été créées à partir d'individus (au total 1 063) provenant principalement de 5 « réservoirs » aux origines très diverses (Figure 9) :

- l'enclos O.N.F de Cadarache (Bouches-du-Rhône, n=55, *a priori* constitué à partir de fondateurs corses issus de la population de Bavella [voir ci-après])
- l'enclos de Ventejols (Lozère, n=79)

- la Réserve Nationale de Chasse de Chambord (Loir-et-Cher, n=183)
- la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage du Caroux-Espinouse (Hérault, n=222)
- la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage du massif des Bauges (Savoie – Haute-Savoie, n=316).

Bon nombre de ces populations ont connu un développement démographique et spatial important depuis leur création (Corti et al. 2011 ; Figure 1, page 7 et Figure 2, page 8) et sont aujourd'hui régulées par la chasse (autorisée depuis 1967 pour le mouflon méditerranéen, l'espèce étant soumise au plan de chasse depuis 1973). Ce sont ainsi près de 3500 mouflons qui ont été prélevés lors de la saison 2011-2012 sur le territoire national continental (Réseau Ongulés Sauvages, 2012).

Deux populations originelles subsistent en Corse, l'une dans le massif du Cinto en Haute-Corse (475 km², > 800 individus), l'autre occupant les alentours des aiguilles de Bavella, en Corse-du-Sud (350 km², environ 400 individus ; Figure 9 ; Rieu 2007 ; Corti et al. 2011). Ces deux populations, dont la chasse est interdite par arrêtés d'ouverture depuis 1953, font l'objet de nombreuses mesures de protection et de conservation (Shackleton et Lovari, 1997). Le mouflon de Corse *O. gmelini musimon* var. *corsicana* est ainsi classé vulnérable par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN, sous la dénomination *O. gmelini*), inscrit à l'annexe III de la Convention de Berne (espèce de faune protégée), à l'annexe II de la Convention de Washington (règlementant le commerce international des espèces de faune menacées d'extinction) et aux annexes II et IV de la Directive européenne « Habitats-Faune-Flore » (sous la dénomination *O. gmelini musimon*).

3.2 Quelques éléments sur la biologie de l'espèce

3.2.1 Caractéristiques morphologiques

Le mouflon d'Asie occidentale et des îles méditerranéennes *Ovis gmelini* est le plus petit des 6 espèces de mouflons. En Corse, les mâles atteignent une taille au garrot comprise entre 70 et 75 cm pour une longueur d'environ 130-140 cm et un poids d'environ 35 à 50 kg (Corti et al., 1994). Comme les autres mouflons (Bowyer et Leslie, 1992 ; Le-Blanc et al., 2001), il présente un dimorphisme sexuel de taille important (Ralls, 1977) puisque les femelles n'atteignent que 65 cm au garrot, une longueur de 120-130 cm et un poids compris entre 25 et 35 kg (Corti et al., 1994). Les mâles portent des cornes généralement symétriques composées d'un étui corné de kératine qui s'insère sur une cheville osseuse à base triangulaire. Elles s'enroulent en spirale en grandissant, pouvant approcher une longueur d'1 m, leur circonférence diminuant largement de la base à la pointe (Figure 10A). En milieu saisonnier, leur croissance est fortement ralentie durant la période où les ressources alimentaires sont limitées, ce qui se traduit par la formation d'anneaux de croissance permettant d'estimer l'âge des mâles (Geist, 1966 ; Hemming, 1969). La présence de cornes chez les femelles et la proportion de femelles cornues sont variables aussi bien dans les populations des îles méditerranéennes que dans celles introduites sur le continent (De Beaufort, 1970 ; Rigaud, 1985 ; Dubray, 1988 ; Garel et al., 2007). Les femelles

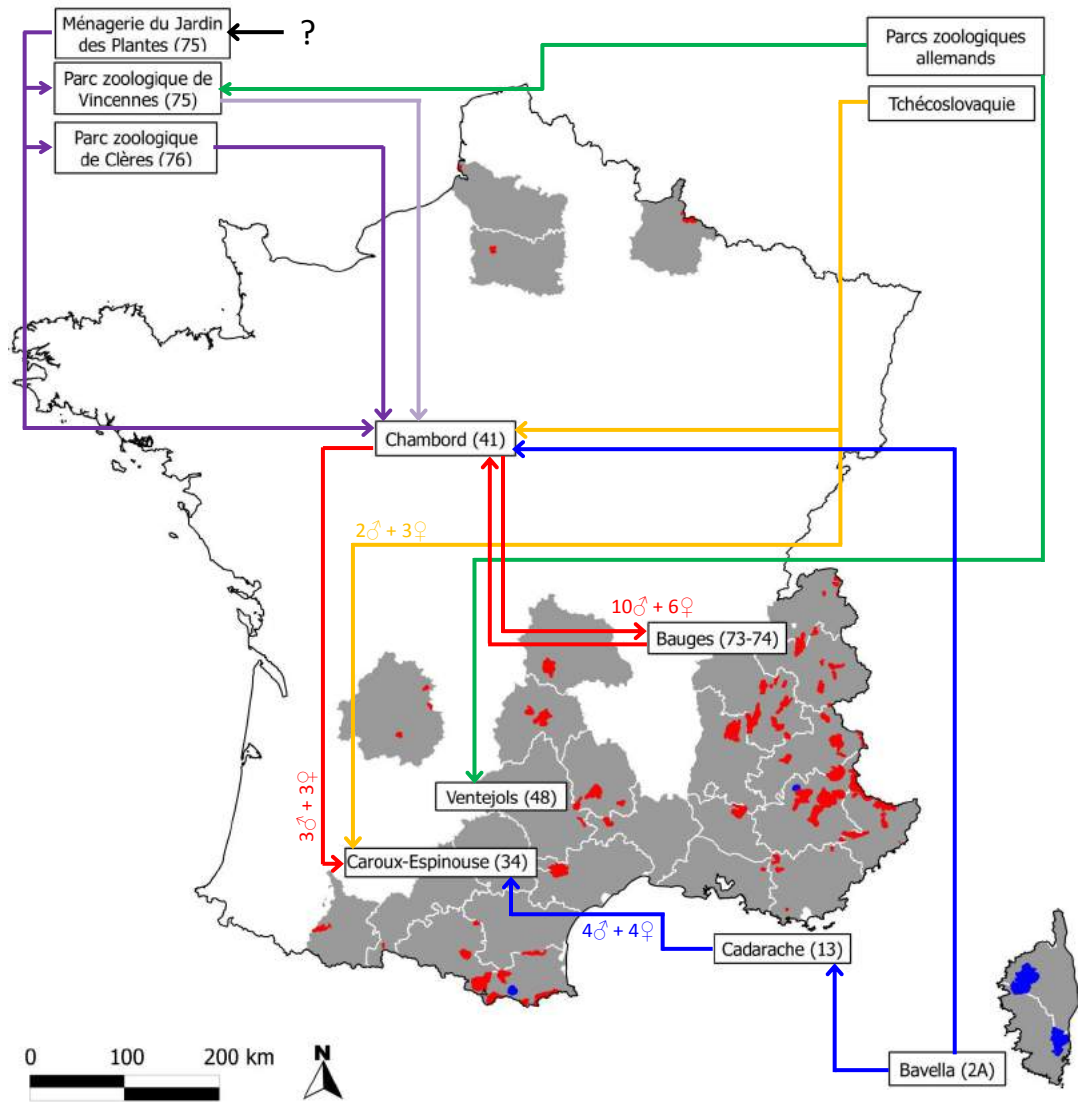


FIGURE 9 Aires de répartition du mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. (rouge) et du mouflon de Corse *Ovis gmelini musimon* var. *corsicana* (bleu) en France métropolitaine, et origine des principaux réservoirs utilisés pour la création des populations introduites, d'après Corti et al. (2011).

Lorsque l'origine et la composition des fondateurs des réservoirs est connue, elle est renseignée sur la figure à l'aide des flèches, une couleur correspondant à 1 réservoir. Pour plus de détails sur l'origine de chaque population française autre que les principaux réservoirs, voir Corti et al. (2011).

sont acères à Chypre ou dans le massif des Bauges et la présence de cornes est exceptionnelle en Sardaigne. En revanche, la proportion de femelles cornues est de 10% dans la population du Cinto, 18% dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault), 30% dans le massif de Sancy (Puy-de-Dôme) et atteint même 75% dans la population de Bavella. Les cornes des femelles sont plus fines, à base circulaire ou ovale, généralement dissymétriques et de circonférence plus régulière que chez les mâles. Elles dépassent rarement les 20 cm et ne permettent pas d'estimation de l'âge (Figure 10B ; Pfeffer 1967).



FIGURE 10 Les cornes chez le mouflon... Si elles permettent à coup sûr de reconnaître les mâles adultes, il n'est en revanche pas toujours facile de distinguer jeune mâle et femelle cornue !

A ©Daniel Maillard – Un mâle adulte. B ©Christian Itty – Au premier plan, un jeune mâle (base des cornes triangulaire, circonférence diminuant largement de la base à la pointe), à l'arrière plan, une femelle cornue (base circulaire ou ovale, circonférence peu variable de la base à la pointe, dissymétrie peu évidente sous cet angle).

3.2.2 Organisation sociale et cycle annuel de reproduction

Grégaire, le mouflon vit dans des groupes instables en taille et en composition caractérisés par une ségrégation sociale forte (Bon et al., 1990; Le Pendu et al., 1995, 1996; Cransac et al., 1998; Le Pendu et al., 2000). On distingue ainsi le plus souvent des groupes matriarcaux, généralement composés de femelles adultes, des jeunes de l'année et parfois de l'année précédente d'une part, et des groupes de mâles adultes d'autre part. Les jeunes mâles d'âge plus avancé forment des groupes distincts ou s'insèrent dans les groupes de mâles adultes. Cette organisation sociale est toutefois remise en cause durant la période de rut qui a lieu généralement de mi-octobre à décembre de façon variable entre les populations (Pfeffer, 1967; Chauvière, 1978; Bon et al., 1993a). Les mâles adultes rejoignent alors les groupes matriarcaux en quête de femelles en œstrus, formant des groupes mixtes très instables, au prix de déplacements fréquents entre ces groupes (Bon et al., 1992; Dubois et al., 1996). Après 148 à 159 jours de gestation, donc de fin mars à fin mai selon les populations (Garel et al., 2005a), les femelles participant à la reproduction donnent naissance à un ou deux agneaux²⁷. Les caractéristiques de la reproduction chez cette espèce sont très variables d'une population à l'autre (Dubray, 1988; Boussès et Réale, 1998; Garel et al., 2005a). Ainsi, la première reproduction peut avoir lieu dès la première année pour dans le Vercors Drômois et le massif des Bauges (42% des agnelles dans les 2 populations) tandis que seules les femelles de plus d'1,5 an se reproduisent dans le massif du Caroux-Espinouse. Si seulement 36 à 59% de ces femelles d'âge supérieur à 1,5 an sont

27. des cas exceptionnels de triplés ont été observés, *e.g.* Boussès et Réale 1998

observées suitées en Corse, plus de 90% d'entre elles sont généralement gestantes dans les massifs du Caroux-Espinouse et des Bauges. Enfin, le taux de gémellité, de 2,7 % dans le massif du Caroux-Espinouse, peut varier de 0 à 34 % selon les populations. Le cycle annuel de reproduction dans la population du Caroux-Espinouse est schématisé sur la Figure 11.



FIGURE 11 Cycle annuel de reproduction du mouflon méditerranéen dans la population du massif du Caroux-Espinouse (Bon et al., 1993a; Garel et al., 2005a).

CHAPITRE 4 :

Le massif du Caroux-Espinouse et sa population de mouflons

4.1 Le massif du Caroux-Espinouse

4.1.1 Situation administrative et topographie

Le massif du Caroux-Espinouse ($43^{\circ}37'47''\text{N}$, $2^{\circ}57'6''\text{E}$) est situé en Languedoc-Roussillon, dans le nord-est du département de l'Hérault (34), à proximité du Tarn (81) et de l'Aveyron (12 ; Figure 12).

Couvrant une surface d'environ 20 000 ha répartis sur 12 communes du Parc Naturel Régional du Haut-Languedoc, il constitue l'extrémité orientale de la Montagne noire, ensemble géologique le plus méridional du Massif central (Baudière, 1970). Il est constitué de terrains très anciens qui portent à l'affleurement des composants profonds de la croûte continentale (gneiss, schistes et granites) témoins de l'orogénèse hercynienne²⁸ (-340 à -310 Ma ; Larue 2004).

D'une altitude variant de 150 m (vallée de l'Orb, Figure 12 [1]) à 1 124 m (sommet de l'Espinouse [2]), il est caractérisé par une alternance de plateaux généralement supérieurs à 900 m (plateau du Caroux [A], plateau de Cambon-et-Salvergues [B]) ou « Plos » plus réduits (Plo des Brus [C], Plo de Flamboyau [D]) entaillés par de profondes vallées généralement orientées Nord-Sud (vallées de la Mare [3], du Vialais [4, constituant la majeure partie de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage], de Caissenols [5] et du Pas de la Lauze [6]) et formant parfois des gorges (Gorges de Colombières [7] et d'Héric [8] ; Auvray 1982).

28. période géologique marquée notamment par la fermeture de l'océan Massif central.

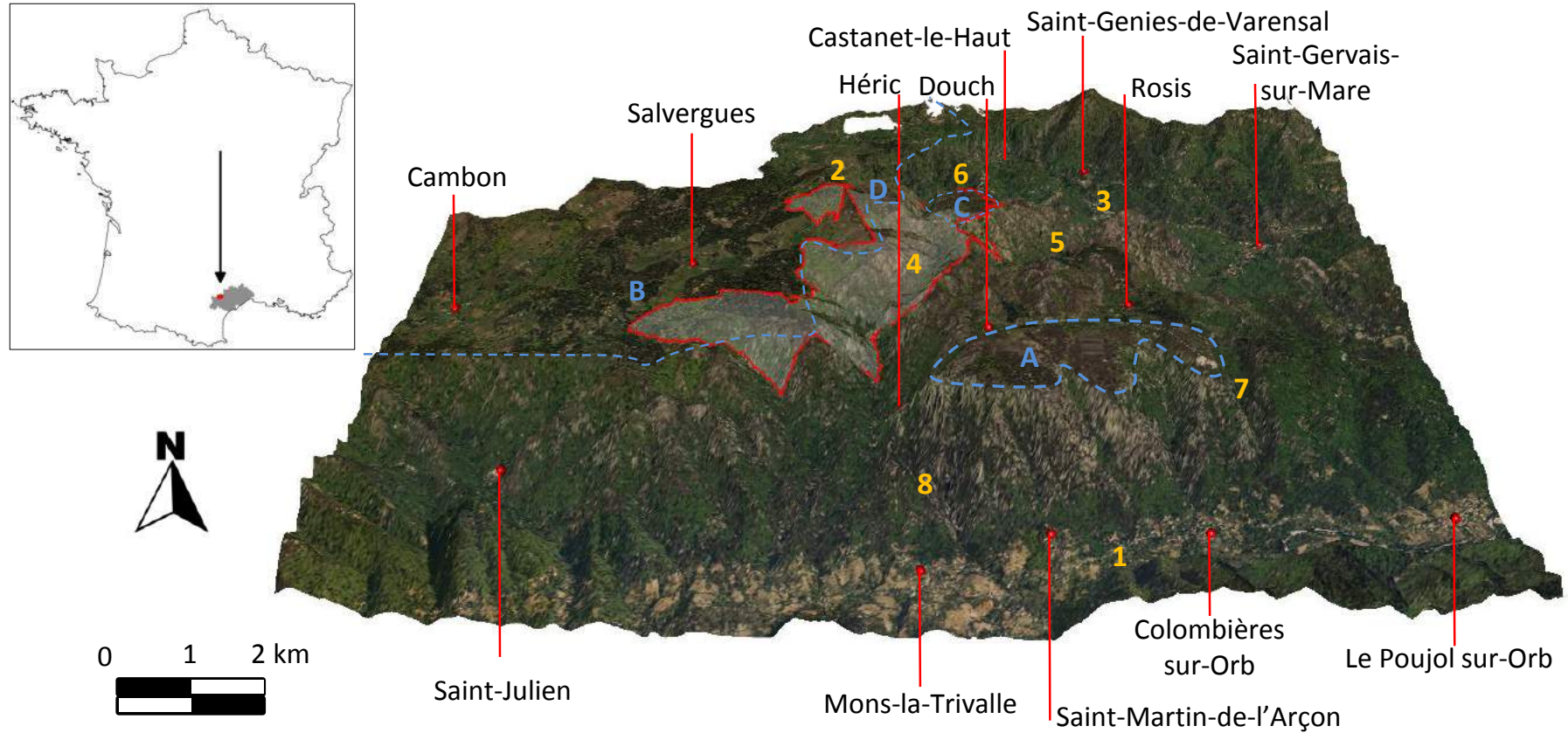


FIGURE 12 Orthophotographie du massif du Caroux-Espinouse (Hérault) en 3 dimensions.

En encart en haut à gauche, situation du massif en France et dans l'Hérault. 1=Vallée de l'Orb, 2=Sommet de l'Espinouse, 3=Vallée de la Mare, 4=Vallée du Vialais, 5=Vallée de Caissenols, 6=Vallée du Pas de la Lauze, 7=Gorges de Colombières, 8=Gorges d'Héric; A=Plateau du Caroux, B=Plateaux de Cambon et Salvergues, C=Plo des Brus, D=Plo de Flamboyau. La surface claire au contour rouge correspond à la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage. Les traits pointillés bleus délimitent les plateaux (désignés par des lettres).

4.1.2 Climat

Le massif du Caroux-Espouse est sous l'influence de trois régimes climatiques déterminés par sa position biogéographique mais aussi par ce relief. Au Nord et à l'Ouest du massif, les influences océaniques et montagnardes prédominent, avec de forts cumuls de précipitations en automne-hiver (cumul annuel moyen [\pm écart-type] = 1279 \pm 175 mm dont 62 \pm 13% en automne-hiver, Figure 13A). Au sud du massif, l'influence méditerranéenne est prépondérante, avec des étés chauds et secs (Baudière, 1962; Thiébaud, 1971). Toutefois, ce patron général est variable d'une année à l'autre selon la dominance de l'une ou l'autre de ces influences²⁹. Le vent est aussi un élément majeur du climat local avec en moyenne 303 \pm 36 jours de vent³⁰ (Figure 13B; Auvray 1983). Les vents du Nord et Nord-Ouest dominent toute l'année et en particulier l'été (65 \pm 9% des jours avec vent) mais les entrées maritimes portées par les vents du Sud et Sud-Est sont aussi non négligeables le reste de l'année (28 \pm 6%, 34 \pm 10% et 22 \pm 10% des jours avec vent au printemps, en automne et en hiver, respectivement). En revanche, les chutes de neige sont généralement peu fréquentes (12 \pm 4 jours par an à 900 m), et ne se maintiennent généralement que sur les plateaux les plus élevés (Garel, 2006).

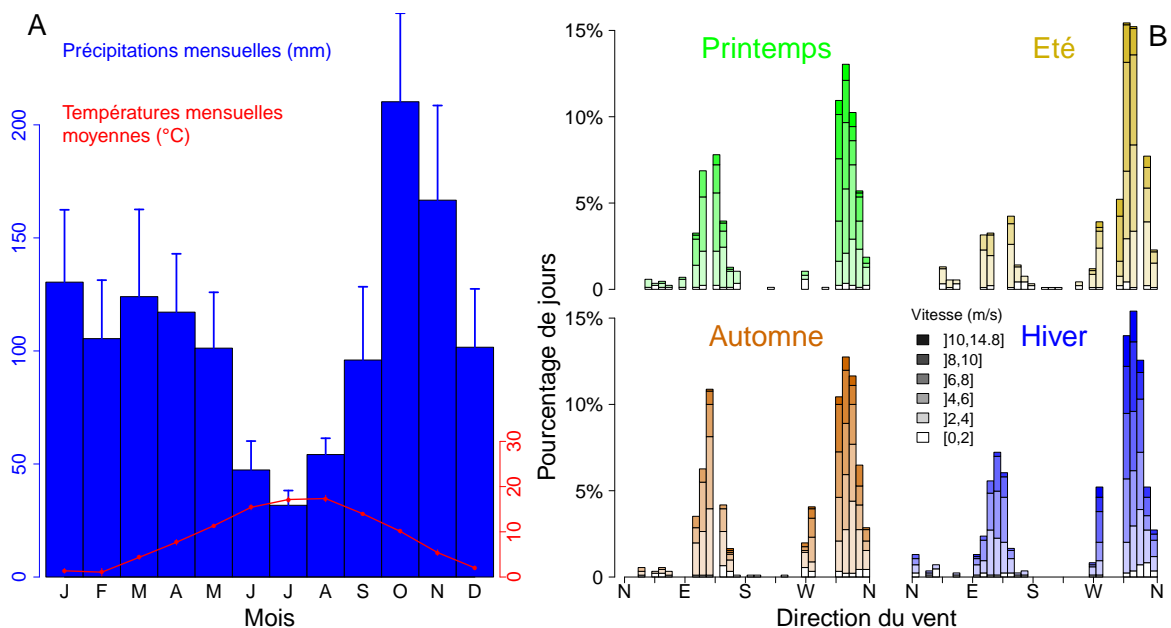


FIGURE 13 A : Diagramme ombrothermique et B : Fréquences saisonnières (en %), vitesses (en m/s) et directions des vents enregistrées à la station Météo France de Fraïsse-Murat (1 022 m, située à 9 km à l'Est du massif) sur la période 2003-2012.

A : valeurs mensuelles moyennes [\pm écart-type] des cumuls de précipitations (en mm, bleu) et de température (en °C, rouge); B : Printemps = Mars-Mai, Été = Juin-Août, Automne = Septembre-Novembre, Hiver = Décembre-Février.

29. par exemple, les cumuls estivaux de précipitations en 2003, 2005 et 2007 valaient respectivement 65, 78 et 93 mm contre 189 et 205 mm en 2010 et 2012.

30. ≥ 10 km/h

4.1.3 Types de végétation, Flore et Faune

De part sa position biogéographique et son relief, le massif présente une végétation fortement structurée (Figures 14 et 15). Jusqu'à 700 m et en particulier dans les versants Sud, on y trouve les espèces caractéristiques de l'étage mésoméditerranéen : le chêne vert *Quercus ilex* et le chêne sessile *Quercus petraea*. Plus haut, ou dans les versants Nord, se développe la végétation typique de l'étage méditerranéen montagnard, caractérisée par le hêtre *Fagus sylvatica*.

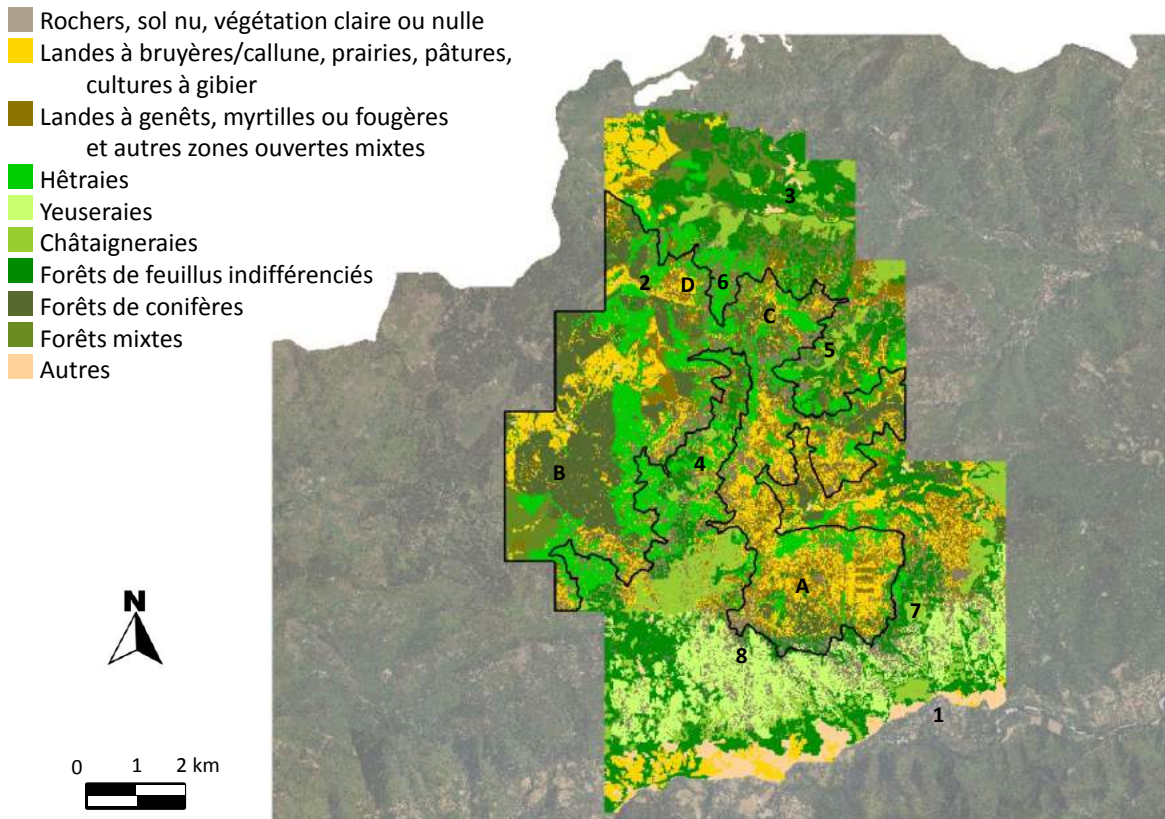


FIGURE 14 Principaux types de végétation représentés sur la massif du Caroux-Espinouse (Hérault).

1=Vallée de l'Orb, 2=Sommet de l'Espinouse, 3=Vallée de la Mare, 4=Vallée du Vialais, 5=Vallée de Causse, 6=Vallée du Pas de la Lauze, 7=Gorges de Colombières, 8=Gorges d'Héric; A=Plateau du Caroux, B=Plateaux de Cambon et Salvergues, C=Plo des Brus, D=Plo de Flamboyau. La surface au contour noir correspond aux zones d'altitude supérieure à 900 m, limite entre les versants abrupts et les zones plus plates autrefois ouvertes. Cette carte a été dérivée d'une image prise par le satellite SPOT en juillet 2005 (classification K-means non supervisée, Tronchet 2008). Elle couvre une large majorité de l'aire d'étude de la population de mouflons, centrée sur la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage et le plateau du Caroux (Figure 12). Pour plus de détails sur les principales espèces représentées dans ces types de végétation, se référer à la section 4.1.3.

Toutefois, ces paysages ont été façonnés par d'intenses activités pastorales et agricoles (et leurs pratiques associées, *e.g.* brûlage et déforestation) et leur évolution au cours des derniers siècles (Encadré 2, Figures 14 et 15).

ENCADRE 2 Historique de l'évolution des activités humaines sur le massif du Caroux-Espinoise : l'exemple du hameau de Rosis, au cœur du massif (Figure 12 ; Dusfourd 2002; Dérioz et Grillo 2006).

- **1794** : le hameau compte 459 habitants et 62 bergeries.
- **Premier tiers du XIX^e siècle** : après la Révolution Française et l'abolition du droit féodal, les activités pastorales et agricoles se développent fortement, avec la mise en place de prairies, pâtures et cultures de céréales sur les plateaux, et de châtaigneraies dans les versants, tout ceci étant permis et entretenu par une déforestation intense et le recours aux brûlages. Les roches affleurent et l'érosion est alors sévère.
- **Deuxième moitié du XIX^e siècle** : suite aux inondations de 1859 et 1875 catastrophiques pour les vallées de l'Orb, de la Mare et du Jaur, la mise en application par l'Etat et l'Administration des Eaux et Forêts des premières lois dites de « Restauration des Terrains de Montagne » conduisent à une première phase de reboisement.
- **1863** : près de 5 900 ovins sont recensés à Rosis.
- **1906** : les conditions difficiles pour l'agriculture dans ces milieux, l'attractivité croissante des villes, la mise sur le marché de laines bon marché venues d'Amérique du Sud ou d'Espagne et la faible rémunération de la viande ovine entraînent un fort déclin de l'activité pastorale. On ne recense plus que 2 800 ovins.
- **Première moitié du XX^e siècle** : les déclin démographiques consécutifs aux deux guerres mondiales accentuent l'exode rural. L'application de la loi de 1913 incitant les administrations à reboiser les terrains abandonnés par l'agriculture et l'élevage suite à ce déclin démographique conduit à une deuxième phase de reboisement, assurée en outre par la concrétisation des premiers contrats du Fond Forestier National.
- **Deuxième moitié du XX^e siècle** : Les agriculteurs de montagne se tournent vers des cultures de plaine, notamment la viticulture, moins difficile et plus rémunératrice. En 1960, le hameau ne compte plus que 144 habitants.
- **Années 2000** : le hameau ne compte plus que 7 habitants et à peine 200 ovins.

Sur le haut des versants et les plateaux, elles ont longtemps permis le maintien d'habitats presque exclusivement ouverts faits de pelouses, prairies, pâtures et autres cultures de céréales. Du fait d'une très forte déprise agricole consécutive à un exode rural massif, ces milieux ont été progressivement remplacés, dans un premier temps par des formations montagnardes typiques des sols acides, comprenant des landes à bruyère (callune *Calluna vulgaris*, bruyère cendrée *Erica cinerea*) riches en herbacées et en graminées (*Brachypodium sylvaticum*, *Festuca rubra*, *F. paniculata*, *F. ovina*, *Carex* sp., Baudière 1970). De plus, les plateaux ont été souvent reboisés par des plantations de conifères (pin sylvestre

Pinus sylvestris, pin noir *Pinus nigra*, épicéa *Picea abies*) aujourd'hui exploitées. La colonisation des landes à bruyère par les genêts (genêt purgatif *Cytisus oromediterraneus*, genêt à balai *Cytisus scoparius*) ou plus rarement la formation de landes à myrtilles (*Vaccinium myrtillus*) ou à fougères (*Pteridium aquilinum*), préfigurent une évolution vers un stade forestier (hêtraies ou forêts de conifères), aujourd'hui largement observée dans les versants et autour des plantations de résineux. Ce sont ainsi la moitié des habitats autrefois ouverts, *i.e.* prairies et pâtures présentes dans les années 1950, qui avaient déjà disparues au milieu des années 1990 au profit de la forêt (Bousquel, 1999; Sourie, 2004; Tronchot, 2008). Les fonds de vallées restent couverts par les vestiges d'anciennes châtaigneraies (*Castanea sativa*) en terrasses autrefois exploitées.

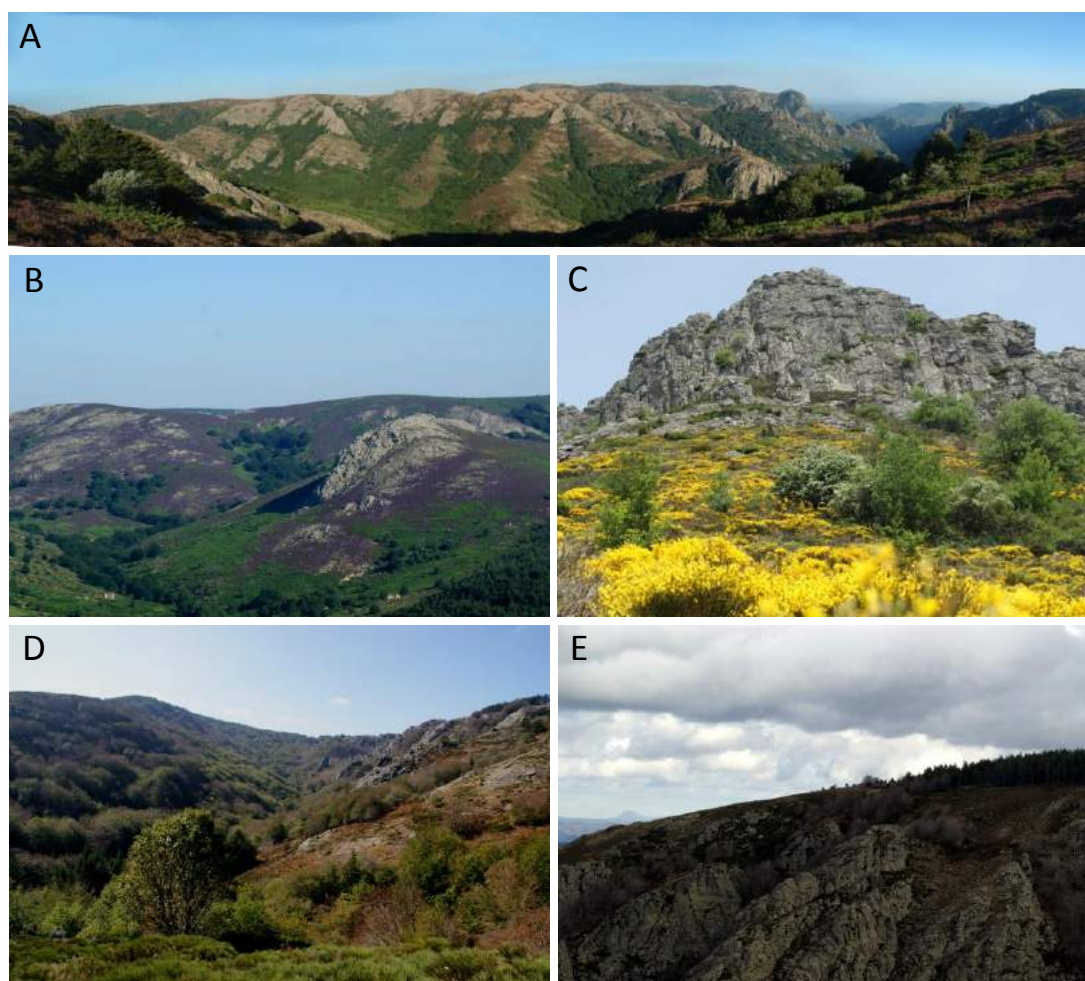


FIGURE 15 Photographies des différents types d'habitats rencontrés sur le massif du Caroux-Espinouse (Hérault).

A : © Daniel Maillard – la vallée du Vialais, cœur de la RNCFS, s'ouvrant sur les gorges d'Héric, à droite. Les hêtres, qui couvrent les fonds de vallées avec les châtaigniers, tendent à coloniser les vallées secondaires (appelées « canoles » localement) et les zones les moins abruptes des versants, au détriment des landes à bruyère et callune ; B : Le Roc Laurès et la Serre d'Arêt – Landes à bruyère et callune (en fleurs) riches en graminées ; C : Lande à genêts ; D : Le fond de la vallée du Vialais, alternance de landes plus ou moins colonisées et de hêtraies ou châtaigneraies ; E : Versant Ouest du Plo des Brus, plus abrupt et minéral. Le plateau y a été largement reboisé en conifères (en haut à droite).

Cette diversité de milieux abrite une flore, une faune et des habitats d'intérêts nationaux et communautaires qui vaut à l'ensemble du massif d'appartenir au réseau des sites Natura 2000, et à plusieurs sites un statut de protection renforcée et des mesures visant à leur conservation : Zone Naturelle d'Intérêts Ecologiques, Faunistiques et Floristiques (ZNIEFF ; gorges, toubières, Zone Importante pour la Conservation des Oiseaux (ZICO, alouette lulu *Lullula arborea*, fauvette pitchou *Sylvia undata*, pie-grièche écorcheur *Lanius collurio*, pic noir *Dryocopus martius*), programme LIFE « Landes et Pelouses en région méditerranéenne » (Dusfourd, 2002). Enfin, le massif abrite aussi deux autres espèces d'ongulés sauvages, le sanglier et le chevreuil, mais pas de prédateurs naturels pour les mouflons. Les chiens errants, les renards *Vulpes vulpes* et les quelques aigles royaux *Aquila chrysaetos* présents sur le massif peuvent occasionnellement être à l'origine de cas de prédation sur les jeunes individus.

4.1.4 Activités humaines

Avec moins de 4800 habitants et une densité moyenne de 39 habitants par km², le massif du Caroux-Espinouse est faiblement peuplé (source : Institut National de la Statistique et des Etudes Economiques, données du recensement de la population de 2009, disponibles sur www.statistiques-locales.insee.fr). Toutefois, son cadre naturel unique offre à la belle saison un large éventail d'activités récréatives (randonnée, escalade, baignade, canyoning, canoë, spéléologie, VTT, pêche, etc...), ce qui en fait un des fleurons du Parc Naturel Régional du Haut-Languedoc et, avec plus de 200 000 visiteurs par an, un des sites naturels les plus visités du département de l'Hérault (Martinetto et al., 1998; Sourie, 2004). D'autre part, les activités cynégétiques (section 4.2.2) et de cueillette (champignons, châtaignes) attirent un public plus spécialisé durant l'arrière-saison (Cugnasse et al., 1997; Dério et Grillo, 2006).

4.2 La population de mouflons

4.2.1 Historique de la population et de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage

La population de mouflons du massif du Caroux-Espinouse a été créée à partir de l'introduction de 19 individus (9 mâles et 10 femelles) entre 1956 et 1960 :

- le 12 mars 1956, 2 mâles et 2 femelles en provenance de l'enclos O.N.F de Cadarache (Figure 9), lâchés au Col du Pas de la Lauze (site de lâcher le plus au Nord, Figure 16A),
- le 15 février 1959, 2 mâles et 2 femelles de la même provenance, lâchés au Mont Gros (site de lâcher le plus au Sud),
- le 2 mars 1960, 2 mâles et 3 femelles en provenance de Tchécoslovaquie, lâchés au Col du Pas de la Lauze,
- le 23 octobre 1960, 3 mâles et 3 femelles en provenance de la Réserve Nationale de Chasse de Chambord, réservoir constitué à partir d'individus aux origines multiples, lâchés au site de lâcher central (Cugnasse et Houssin, 1993).

Dans le même temps est créée, en 1956, la Réserve Domaniale Ministérielle du Caroux-Espinouse, centrée sur la vallée du Vialais (Figure 12 [4]). Elle deviendra Réserve Nationale de Chasse (1973) puis Réserve de Chasse et de Faune Sauvage (1993) et enfin Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) en 1999 (Massol, 1991). La RNCFS du Caroux-Espinouse, dont la majeure partie est constituée de terrains domaniaux, est aujourd'hui co-gérée par l'Office National des Forêts (ONF), plutôt en charge de l'exploitation forestière, et l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS), en charge des études sur la faune et la flore. C'est dans ce havre de paix de 1 658 ha que sont introduits les premiers individus, dont la descendance va rapidement coloniser les territoires adjacents (Figure 16A). L'aire de répartition de la population n'a depuis eu de cesse de s'accroître, d'abord sur un axe Nord-Sud (jusqu'aux vallées de l'Orb et de la Mare) et désormais sur un axe Est-Ouest, pour atteindre une surface estimée aujourd'hui à 19 200 ha. De même, et malgré un plan de chasse croissant depuis 1973 (voir section 4.2.2 et Figure 16B) et un épisode de kératoconjunctivite³¹ en 1993 (Cugnasse, 1997b), ses effectifs se sont largement accrus pour probablement atteindre aujourd'hui les 2 500-3 000 individus, formant ainsi la population la plus importante de France (Cugnasse, 1997a).

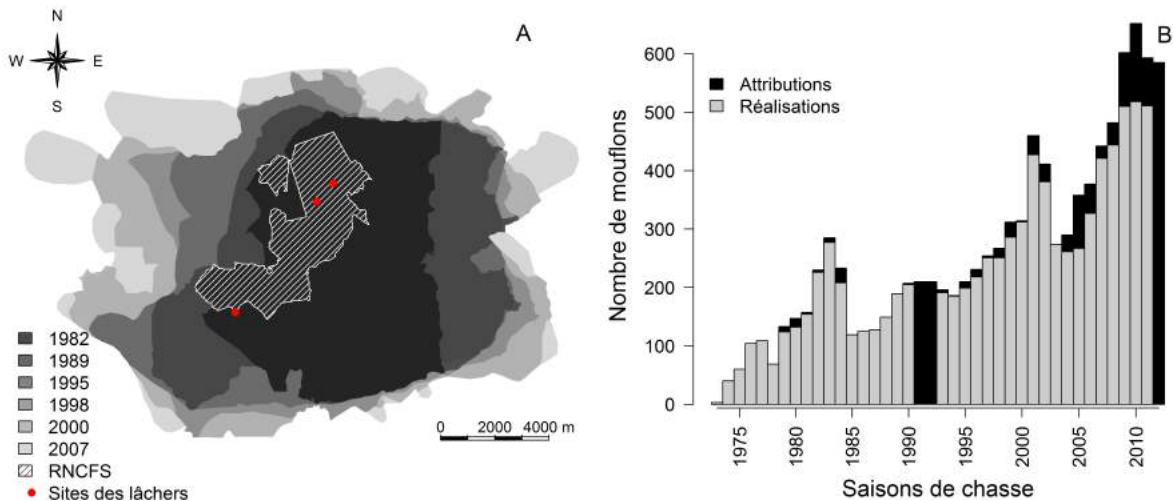


FIGURE 16 Evolution spatiale (A : Evolution de l'aire de répartition) et numérique (B : Evolution du plan de chasse) de la population de mouflons du Caroux-Espinouse au cours des 4 dernières décennies.

Les années pour lesquelles aucune réalisation n'est reportée sur la figure 16B correspondent à des années où les données sont inconnues. source : GIEC-CE.

4.2.2 La chasse au mouflon et la chasse en général

Depuis 1973, la population fait l'objet d'un plan de chasse visant à la fois à réguler ses effectifs et à maîtriser son expansion géographique (Figure 16). Ce plan de chasse, équitablement réparti entre mâles et femelles + jeunes (Garel et al., 2005c, 2007), avoisine

31. kératoconjunctivite : maladie bactérienne hautement contagieuse qui touche les ongulés sauvages et domestiques. Elle se traduit par une inflammation de la conjonctive et de la cornée de l'œil, rendant les animaux aveugles. Si elle n'est pas forcément mortelle en elle-même, cette maladie peut causer des pertes non négligeables en causant des chutes ou des noyades (ce qui a été le cas en 1993 dans la population de mouflons du Caroux-Espinouse ; Cransac et al. 1997a ; Cugnasse 1997b ; Garel et al. 2005c).

aujourd'hui les 600 individus attribués annuellement, sur 16 communes héraultaises et 1 commune du Tarn (Murat-sur-Vèbre, depuis 2010). Il est partagé entre l'Office National des Forêts (ONF, environ 20% des attributions) et 18 sociétés de chasse. Toutefois, afin d'améliorer la gestion de cette population et de ses habitats, les sociétés de chasse héraultaises se sont réunies au sein du Groupement d'Intérêt Environnemental et Cynégétique du Caroux-Espinouse (GIEC-CE). Cette association a développé une activité de tourisme cynégétique à partir des attributions qui lui sont confiées par les sociétés, principalement des mâles, chassés à l'approche avec l'aide d'un guide de chasse. Une partie des bénéfices de cette activité est consacrée à l'amélioration et la gestion des habitats (cultures à gibiers, gyrobroyages, ...), non seulement pour le mouflon mais aussi pour toutes les espèces d'intérêt que présente le massif. La majorité des femelles et jeunes attribués sont quant à eux prélevés lors de battues aux chiens courants organisées par les sociétés de chasse et au cours desquelles le sanglier, aussi très abondant sur le massif, est souvent l'espèce cible. La chasse est autorisée de début septembre à fin février, les battues ayant lieu les mercredis, samedis et dimanches tandis que les autres jours de la semaine sont réservés à la chasse à l'approche.

4.3 Le territoire national de référence pour l'étude du mouflon méditerranéen

4.3.1 Suivi à long terme de la population

Depuis 1974, cette population fait l'objet d'un suivi à long terme assuré par l'ONCFS en collaboration avec les gestionnaires locaux (GIEC-CE, ONF, Fédération Départementale des Chasseurs de l'Hérault [FDC 34]), l'Institut de Recherche sur les Grands Mammifères (IRGM, laboratoire de l'Institut National de la Recherche Agronomique de Toulouse) de 1986 à 1998, le Centre National de la Recherche Scientifique (Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive de Lyon, Laboratoire d'Ecologie Alpine de Chambéry dans le cadre de cette thèse) et VetAgro sup (anciennement École Nationale Vétérinaire de Lyon).

Chaque année, principalement de mai à juillet, des mouflons sont capturés à l'aide d'enclos-pièges ou de filets tombants appâtés avec du sel (Cugnasse, 1982; Dubray, 1993), dans la RNCFS et sa proche périphérie, ou ponctuellement dans des zones où des questions spécifiques de recherche ou de gestion ont émergé (plateau du Caroux de 2003 à 2009; versant sud, commune de Colombières-sur-Orb en 2010 et 2011). Au cours de ces captures, de multiples observations, mesures et prélèvements sont réalisés. Ils permettent d'obtenir des informations sur l'âge (estimé à partir du patron d'apparition et de remplacement des incisives de la mâchoire inférieure pour les individus de moins de 4 ans et du décompte des anneaux de croissance sur les cornes des mâles d'âge plus avancé; Geist 1966), la condition physique (poids, longueur du métatarse), les cornes (mesures du trophée), l'état sanitaire (décomptes et prélèvements de tiques, prises de sang, collectes de fèces) et génétique (prélèvements de poils ou de tissus) des individus. Les captures permettent aussi de marquer les animaux afin de les identifier, individu en mains (boucles auriculaires, transpondeurs sous-cutanés) ou lors d'observations à distance (colliers extensibles équipés de bandes colorées portant un code unique), impromptues ou organisées de mars à décembre. En outre, des individus adultes (entre 1988 et 2002) et une trentaine d'agneaux par an depuis 2003

ont été équipés de colliers portant un émetteur VHF ³² permettant d'obtenir des informations sur la localisation des animaux et/ou leur survie. Enfin, depuis 2003, des individus adultes ont été équipés de colliers GPS (*Global Positioning System*; section 4.3.2).

La collaboration intense des gestionnaires aux travaux de recherches permet en outre d'obtenir des informations sur l'ensemble de l'aire de répartition de la population à travers les individus prélevés à la chasse. Outre le sexe et l'âge des individus, les localisations des tirs, des mesures du trophée et du poids, et des prélèvements uniquement réalisables sur ces individus (appareils digestifs et génitaux) sont ainsi récoltés par les guides de chasse du GIEC-CE et de l'ONF et ponctuellement par les sociétés de chasse (Article 2).

L'ensemble de ces données a permis d'obtenir de solides connaissances sur le comportement alimentaire (Cransac et al., 1997b), spatial (Dubois et al., 1992, 1993, 1994; Bon et al., 1995a; Dubois et al., 1996; Le Pendu et al., 1996; Cransac et al., 1998), le rythme d'activité (Bourgoin et al., 2008, 2011), l'organisation sociale (Bon et al., 1993b; Le Pendu et al., 1995, 2000; Cransac et al., 1998), la reproduction (Bon et al., 1992, 1993a, 1995b; Garel et al., 2005a) et la structuration génétique de la population (Petit et al., 1997; Martins et al., 2002). Elles ont permis d'identifier certains des facteurs influençant le comportement des individus, leur histoire de vie et finalement la dynamique spatiale et démographique de la population (climat : Garel et al. 2004; Bourgoin et al. 2011; maladies : Cransac et al. 1997a; activités humaines : Maublanc et al. 1992; Cugnasse et al. 1997; Martinetto et Cugnasse 2001; Garel et al. 2007; habitat : Garel et al. 2007; Cazau et al. 2011). Ce site est ainsi devenu le territoire français de référence pour l'étude du mouflon (Lang, 2004). Ces recherches ont en outre permis de mettre au point, tester et/ou valider de nombreux outils de suivi et de gestion des populations d'ongulés sauvages et de leurs habitats (Garel et al., 2005b,c,d; Maillard et al., 2005; Cugnasse et Garel, 2006; Garel et al., 2006; Cazau et al., 2011).

4.3.2 Suivis de l'utilisation de l'habitat et des rythmes d'activités par colliers GPS

Afin de mieux comprendre les déterminants de l'utilisation de l'habitat et des rythmes d'activité chez cette espèce, un suivi par colliers GPS a été initié en 2003. Ces dispositifs sont capables de réceptionner les ondes électromagnétiques émises par des satellites équipés d'horloges atomiques, permettant d'en connaître précisément et en permanence la position (Figure 17). Dès lors qu'ils ont la possibilité de calculer les distances qui les séparent d'au moins 3 de ces satellites (dérivées à partir de la vitesse de propagation des ondes électromagnétiques dans l'atmosphère), ces récepteurs GPS sont capables de déterminer la localisation du dispositif à des dates et heures pré-programmées. Un grand nombre de facteurs peuvent néanmoins influencer la capacité du collier à se localiser et la qualité de ces localisations (précision et exactitude; voir Bourgoin et al. 2009 pour une étude sur le massif du Caroux-Espinouse et Frair et al. 2010 pour une revue). Le nombre et la conformation spatiale des satellites ayant été utilisés par le récepteur pour se localiser, ou de manière plus problématique, des caractéristiques de l'habitat dans lequel se

32. VHF : *Very High Frequency*. Ces dispositifs émettent un signal radio-électrique à une fréquence propre qui permet, par triangulation, de localiser l'individu qui le porte sans nécessairement le voir (Kenward, 2001). De plus, il peut être associé à un capteur capable de détecter l'immobilité du dispositif, signalant ainsi la perte du collier ou la mort de l'individu qui le porte.

trouve l'animal (relief, type et avancement phénologique de la végétation) peuvent par exemple influencer la capacité du récepteur GPS à se localiser et la qualité des données enregistrées. L'erreur moyenne de mesure et la proportion de localisations manquantes peuvent respectivement atteindre 60 m et 80% (Frair et al., 2010). Dans le massif du Caroux-Espinouse, ces valeurs ont été estimées à 24,5 m (Article 3) et $19,6 \pm 6,6\%$ (Bourgoin et al., 2009). Toutefois, des méthodes existent et permettent de limiter l'influence des données manquantes ou de faible qualité sur les travaux d'utilisation de l'habitat (Frair et al., 2010). L'une d'entre elles (Bjørneraas et al., 2010), consistant à exclure des analyses les localisations qui engendrent des mouvements très peu probables (*i.e.* vitesse de déplacement supérieure aux capacités de l'espèce, mouvements consécutifs engendrant un aller-retour avec des vitesses de déplacement très élevées), a été utilisée au cours des travaux présentés dans cette étude (Articles 3, 4 et 5). Comme sous-entendu par l'utilisation de cette méthode, les données fournies par les colliers GPS ne se limitent pas aux localisations des individus qui les portent. En effet, elles peuvent être dérivées pour obtenir un ensemble de caractéristiques de la trajectoire suivie par chaque individu (Turchin, 1998). La distance entre les localisations consécutives, l'angle de rotation ou *turning angle* (Figure 17 [AR]) et la sinuosité des trajets (Bovet et Benhamou, 1988; Benhamou, 2004) seront notamment utilisés dans cette étude (Articles 3 et 5).

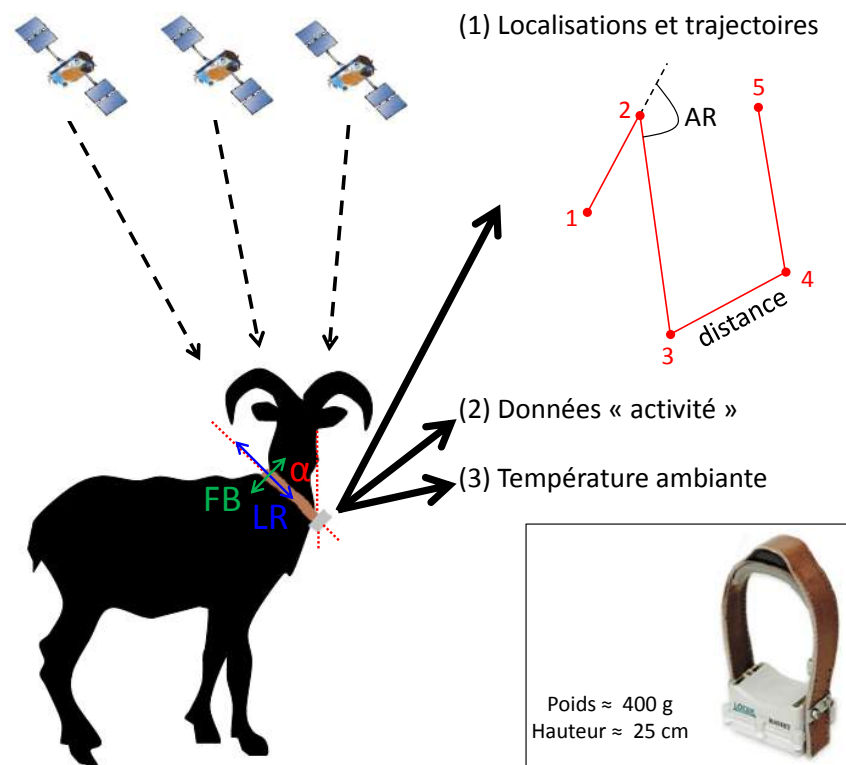


FIGURE 17 Principe de fonctionnement et données récoltées par les colliers GPS utilisés entre 2003 et 2012 sur le massif du Caroux-Espinouse.

1 à 5 : localisations ; AR : angle de rotation ou *turning angle* (Turchin, 1998). En encart en bas à droite, photographie du modèle utilisé sur le massif du Caroux-Espinouse : Lotek GPS 3300S-Révision 2 (Lotek Wireless Inc., Newmarket, Ontario, Canada).

D'autre part, 3 capteurs supplémentaires ont été intégrés à ces récepteurs GPS. Le premier a permis d'obtenir la température ambiante à chacune des localisations enregistrées (Article 4). Les deux autres ont enregistré des informations sur les mouvements du cou de l'animal (désignées ci-après « données activités »). Ces 2 cylindres contiennent chacun une bille mobile dont les contacts avec les extrémités du cylindre sont comptabilisés sur des périodes de 5 minutes (maximum de 255 contacts enregistrés par 5 min). Ils sont placés orthogonalement l'un par rapport à l'autre et parallèles au sol lorsque le collier est en position verticale. Ainsi orientés sur l'axe latéro-latéral pour l'un (LF pour *Left-Right*, Figure 17) et sur l'axe rostro-caudal pour l'autre (FB pour *Forward-Backward*, Figure 17), ces capteurs enregistrent respectivement les mouvements latéraux et verticaux du cou de l'animal (Lotek Wireless – Fish and Wildlife Monitoring, 2005; Ungar et al., 2005). De plus, le capteur FB fournit pour chaque période de 5 minutes la proportion de temps où l'angle d'inclinaison du collier GPS par rapport à la verticale (angle α , négatif sur la Figure 17) était supérieur à $+ 7.5^\circ$. Ce seuil permet de déterminer pour chaque période de 5 min la proportion du temps où l'animal se trouve la tête en bas (ou HD = *Head Down*).

Des méthodes analytiques ont récemment été mises au point, permettant de déterminer le niveau et le type d'activité (*e.g.* alimentation, déplacements, repos/rumination) des individus suivis à partir des caractéristiques de leurs trajectoires (Owen-Smith et al., 2012), des mouvements de leur cou (Bourgoin et al., 2008) ou en combinant ces 2 types de données (Ungar et al., 2005; Van Moorter et al., 2010). Ces colliers GPS ne permettent donc plus uniquement de savoir où et quand telle ressource ou telle condition environnementale a été utilisée (en croisant les localisations avec des données cartographiques) mais aussi pour quel niveau ou type d'activité. Dans cette étude, 2 de ces méthodes ont été utilisées selon les différentes programmations d'acquisition des localisations (Tableau 2). Lorsque les localisations étaient enregistrées avec un pas de temps réduit (*i.e.* 20 minutes) fournissant une description jugée suffisamment fine des trajectoires individuelles, nous avons utilisé la méthode développée par Van Moorter et al. (2010), permettant de combiner les caractéristiques de ces trajectoires aux mouvements du cou de l'animal à l'aide d'une classification K-means (Article 3). Lorsque le pas de temps entre les localisations était plus important (*i.e.* 2 heures) fournissant une description plus grossière des trajectoires individuelles, nous avons choisi de restreindre la détermination du niveau d'activité des individus aux mouvements de leur cou, à l'aide de la méthode de Bourgoin et al. (2008). Celle-ci repose sur le croisement, à l'aide d'une analyse discriminante, des données enregistrées par les capteurs d'activité avec des observations à distance des comportements réalisés au mêmes moments par les mouflons équipés de ces GPS. Une fois le modèle discriminant calibré, il permet de déterminer le niveau d'activité d'autres individus suivis par GPS à partir des seules données enregistrées par les capteurs d'activité qu'ils portent (Article 5).

Entre 2003 et 2012, 130 colliers GPS de type Lotek 3300S – Révision 2 (Lotek Engineering Inc., Newmarket, Ontario, Canada) équipés de ces capteurs ont été posés sur des mouflons d'1 an ou plus capturés sur le massif, permettant théoriquement d'obtenir des données pendant environ 1 an. La programmation d'enregistrement des localisations, de même que la répartition spatiale et le sexe des animaux équipés, ont toutefois évolué

au cours de cette période (Tableau 2). De plus, malgré la présence d'un *drop-off*³³, tous n'ont pas été récupérés ou l'ont été au fil de cette thèse de sorte que tous n'ont pas pu être intégrés à l'ensemble des analyses reposant sur ces données. Les détails du nombre, de la répartition spatiale et en sexe et des programmations des colliers utilisés pour chaque analyse sont donc précisés dans chacun des manuscrits (Articles 3, 4 et 5).

TABLEAU 2 Stratégie d'acquisition des données de colliers GPS et nombre de dispositifs posés au sein de la population de mouflons du massif du Caroux-Espinouse sur la période 2003-2012.

Se référer à la Figure 12 pour les localisations des différents secteurs. F = Femelles, M = Mâles. UTC = *Coordinated Universal Time* ou Temps Universel Coordonné : Échelle de temps internationale adoptée comme base du temps civil, permettant de s'affranchir des décalages horaires locaux ou saisonniers. Par exemple, l'heure couramment utilisée en France est égale à l'heure UTC + 1h en hiver et + 2h en été.

Programmation		Période	Secteur	Sexe	
Activité	Localisations			F	M
tous les jours, toutes les 5 minutes	1 à 4 séquences de 48h par mois avec localisation toutes les 20 minutes de 3 ou 4h UTC le jour J à 2h40 ou 3h40 UTC le jour J+2.	2003-2005	Plateau du Caroux	17	/
		2006-2008	Plateau du Caroux	/	8
		2006-2009	Plo des Brus	25	26
	tous les jours, avec localisation toutes les 2h (heures paires)	2010	Colombières-sur-Orb	1	0
			Plo des Brus	3	2
			RNCFS	10	4
	tous les jours, localisation toutes les 2h avec alternance entre heures paires les jours J, J+2, ... et heures impaires les jours J+1, J+3,...	2011-2012	Colombières-sur-Orb	1	1
			RNCFS	17	15

33. dispositif de largage permettant la récupération du colliers GPS (contenant les données) en déclenchant à distance son ouverture.

Partie III

RESSOURCES ALIMENTAIRES –
VARIATIONS ET CONSÉQUENCES



Article 1 :

Les mouflons *Ovis gmelini musimon* sont-ils vraiment des pousseurs ?

Une revue des variations de la composition de leur régime alimentaire.

Mammal Review

Mammal Review ISSN 0305-1838

REVIEW

Are mouflon *Ovis gmelini musimon* really grazers? A review of variation in diet composition

Pascal MARCHAND* Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage – Centre National d'Etudes et de Recherche Appliquée Faune de Montagne, 147 Route de Lodève, Les Portes du Soleil, F-34990 Juvignac, France and Laboratoire d'Ecologie Alpine CNRS UMR5553, Université de Savoie, Bâtiment Belledonne, F-73376 Le Bourget-du-Lac, France. E-mail: pascal.marchand@univ-savoie.fr

Claire REDJADI Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage – Centre National d'Etudes et de Recherche Appliquée Faune de Montagne, 147 Route de Lodève, Les Portes du Soleil, F-34990 Juvignac, France and Laboratoire d'Ecologie Alpine CNRS UMR5553, Université de Savoie, Bâtiment Belledonne, F-73376 Le Bourget-du-Lac, France. E-mail: claire.redjad@univ-savoie.fr

Mathieu GAREL Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage – Centre National d'Etudes et de Recherche Appliquée Faune de Montagne, 147 Route de Lodève, Les Portes du Soleil, F-34990 Juvignac, France. E-mail: mathieu.garel@oncs.gov.fr

Jean-Marc CUGNASSE Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage – Direction des Etudes et de la Recherche, 18 rue Jean Perrin, Actisud bâtiment 12, F-31100 Toulouse, France. E-mail: jean-marc.cugnasse@oncs.gov.fr

Daniel MAILLARD Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage – Centre National d'Etudes et de Recherche Appliquée Faune de Montagne, 147 Route de Lodève, Les Portes du Soleil, F-34990 Juvignac, France. E-mail: daniel.maillard@oncs.gov.fr

Anne LOISON Laboratoire d'Ecologie Alpine CNRS UMR5553, Université de Savoie, Bâtiment Belledonne, F-73376 Le Bourget-du-Lac, France. E-mail: anne.loison@univ-savoie.fr

Keywords

feeding ecology, food availability, food habits, foraging behaviour, grazer-browser continuum

*Correspondence author.

Submitted: 23 May 2012

Returned for revision: 26 June 2012

Revision accepted: 20 August 2012

Editor: KH

doi:10.1111/mam.12000

ABSTRACT

1. We reviewed data on the diets of mouflon (Mediterranean island populations *Ovis gmelini musimon* and introduced hybridized populations *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) from 33 field studies (comprising 51 independent data points suitable for analysis) to detect general patterns in the botanical composition of the diet and identify ecological factors explaining its variation. We expected mouflon, generally classified as grazers, to include botanical entities other than grass in their diet, especially when they are forced to do so by low resource availability, and in certain seasons.

2. Diet composition was investigated based on samples of rumen content and faeces. We combined these data with environmental characteristics at each site using a co-inertia analysis.

3. As expected, grass often constituted the highest proportion in the diet (in 28 of the 51 data points) and represented on average 35% (range = 0–91%) of mouflon diet, confirming the importance of this food for the species. However, referring strictly to commonly used thresholds (>75% or >90%) shows that the classification of mouflon as grazers could be questioned. Indeed, forbs and shrubs constituted 24% (range: 0–93%) and 16% (range: 0–55%) of their diet, respectively, so that mouflon should at least be considered as variable grazers. Forbs represented a high percentage of the overall diet in the Kerguelen Archipelago, southern Indian Ocean (autumn and winter: 73%) and Teide National Park, Canary Islands, Spain (autumn and winter: 83%), whereas shrubs represented a high proportion of the overall diet in Mediterranean areas (19%).

Mammal Review 43 (2013) 275–291 © 2013 The Authors. Mammal Review © 2013 The Mammal Society and John Wiley & Sons Ltd

275

MARCHAND P, REDJADJ C, GAREL M, CUGNASSE JM, MAILLARD D, LOISON A (2013), Are mouflon *Ovis gmelini musimon* really grazers? A review of variation in the composition of their diet. *Mammal Review*, 43 : 275–291.

Abstract –

1. We reviewed data on the diets of mouflon (Mediterranean island populations *Ovis gmelini musimon* and introduced hybridized populations *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) from 33 field studies (comprising 51 independent data points suitable for analysis) to detect general patterns in the botanical composition of the diet and identify ecological factors explaining its variation. We expected mouflon, generally classified as grazers, to include botanical entities other than grass in their diet, especially when they are forced to do so by low resource availability, and in certain seasons.
2. Diet composition was investigated based on samples of rumen contents and faeces. We combined these data with environmental characteristics at each site using a co-inertia analysis.
3. As expected, grass often constituted the highest proportion in the diet (in 28 of the 51 data points) and represented on average 35% (range = 0–91%) of mouflon diet, confirming the importance of this food for the species. However, referring strictly to commonly used thresholds (>75% or >90%) shows that the classification of mouflon as grazers could be questioned. Indeed, forbs and shrubs constituted 24% (range : 0–93%) and 16% (range : 0–55%) of their diet, respectively, so that mouflon should at least be considered as variable grazers. Forbs represented a high percentage of the overall diet in the Kerguelen Archipelago, southern Indian Ocean (autumn and winter : 73%) and Teide National Park, Canary Islands, Spain (autumn and winter : 82%), whereas shrubs represented a high proportion of the overall diet in Mediterranean areas (19%).
4. Diet composition varied with spatio-temporal variation in forage availability (documented as habitat related or seasonal variation), confirming that mouflon are able to feed on a large variety of plants.
5. Further investigations concerning both digestive morphology and consequences of the inclusion of browse in the diet on population dynamics of mouflon are needed to understand the persistence of this species over a wide range of habitats despite a potential mismatch between its digestive ability and its observed diet.

Key-words – feeding ecology, food availability, food habits, foraging behaviour, grazer-browser continuum.

Introduction

Large herbivore species are traditionally classified according to their diet into three distinct categories, depending on their relative consumption of grass and browse : grazers, browsers, and mixed or intermediate feeders (Hofmann, 1989). However, this classification is often based not only on diet composition but also on digestive system morphology and physiology. Rumen morphophysiology is particularly variable among ruminants (Hofmann 1989 and references therein), and the degree to which their rumen contents stratify (and morphophysiological adaptations related to this) is related to their ability to digest grass and browse (Clauss et al., 2010). Discovering how digestive morphophysiology actually constrains diet in the wild is essential to understanding how herbivores impact vegetation in natural landscapes (Duncan et Poppi, 2008; Prins et Fritz, 2008) and is the topic of active research combining ecophysiology and comparative studies (e.g. Pérez-Barbería et Gordon 1999; Pérez-Barbería et al. 2001a, 2004; Codron et Clauss 2010. Clauss et al. (2010) recently suggested that the classifications should be clearly distinguished : the terms “moose type” and “cattle type” should be used to contrast rumen with different morphophysiological features (Clauss et al. 2009a); the terms “grazer”, “browser” and “intermediate feeder” should only be used for classification based on diet composition. Following this principle, the extreme “grazer” and “browser” categories could be used to describe species consuming >75% (Pérez-Barbería et Gordon, 1999; Pérez-Barbería et al., 2001b; Mendoza et al., 2002) or >90% (Janis, 1990; Pérez-Barbería et al., 2001a) grasses and browse, respectively. Studies focusing on diet composition and (i) covariation with digestive morphophysiology (Clauss et al., 2009a), (ii) interspecific comparisons Van Wieren (1996) and (iii) intraspecific variability (Cornelis et al., 1999; Gebert et Verheyden-Tixier, 2001) suggest that the plasticity in diet composition differs depending on whether a species is at the moose-type/browser or the cattle-type/grazer end of the classification and that obligate grazers seem to be rarer than obligate browsers (e.g. Gagnon et Chew 2000; Codron et al. 2007 in African ungulates). However, general conclusions have been hampered by the lack of diet studies at the intraspecific level and in different ecological contexts for most wild species. Analysis of variation in diet composition and factors determining variation offers a unique opportunity to assess whether new threats to species could be posed by global changes (climate warming and land use changes, e.g. areas being colonized by shrubs and forests, see Garel et al. 2007. Within Hofmann’s grazer/browser classification, Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* (*sensu* Cugnasse 1994, also named European mouflon *Ovis aries musimon*) have been classed as grazers (Geiger et al., 1977) based on both their digestive morphophysiology (Kamler, 2001; Behrend et al., 2004) and the importance of grass in their diet (García-González et Cuartas, 1989; Faliu et al., 1990; Homolka, 1993; Cransac et al., 1997b). From a neolithic origin in Mediterranean islands (Cyprus, Sardinia and Corsica), mouflon have been introduced to diverse habitats over a wide geographical area (Fig. 18, Table 3 and Appendix 1.B), often to increase local diversity of wild game species, after variable levels of hybridization with wild and domestic ovines (Uloth, 1972; Cugnasse, 1994). Mouflon have been forced to face habitats ranging from polar tundra in sub-Antarctic islands to continental forests of central Europe, i.e. habitats distinct from those in which this species originally evolved Rezaei et al. (2010). Mouflon are therefore a relevant study species to test the extent to which (and the circumstances under which) they modify their diet composition to include botanical entities

other than grass. The number of diet studies performed (Table 3 and Appendix 1.B) now allows a comparative review of mouflon diets. In addition, mouflon introductions have raised issues of competition with native species (Bertolino et al., 2009) and of impacts on ecosystems (e.g. forestry : Homolka 1993; Babad 1997 ; island biodiversity : Chapuis et al. 1994; Garzón-Machado et al. 2010, which have been poorly studied and would benefit from a better understanding of the determinants of the variation in mouflon diet. We review the findings from 33 studies of mouflon diet in order to (i) identify the common patterns in diet composition, (ii) evaluate variation in diet and determine which ecological factors best explain such variation and (iii) reappraise the classification of mouflon as grazers.

Materials and Methods

Dietary data

We reviewed 42 publications or unpublished reports, each containing data on the diet of mouflon (both Mediterranean island populations *Ovis gmelini musimon* and introduced hybridized populations *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. ; Table 3 and Appendix 1.A). We excluded from the analysis of diet variation studies in which the authors used uncommon methods or worked on animals that were not free ranging (n = 9, see Appendix 1.A). Some of the 33 publications we retained (Table 3) included data from more than one study site or season or derived from more than one technique of diet analysis, leading to a total sample size of 51 data points based on rumen content analysis (n = 30) and faecal analysis (n = 21). Samples were collected from a wide range of habitats in 22 locations, from 155°W to 70°E, 49°S to 51°N and from 0 to 3715 m above sea level (Fig. 18).

Results for each food category were expressed as a percentage of the total volume, percentage biomass, percentage of the total number of fragments in samples or a combination of these percentages (importance index = average of volume- and fragment-based percentages). When the results of studies were expressed in several units, we only included data expressed as percentages of the total number of fragments (the most frequently used measure). Vegetation data were standardized over studies by using seven plant categories, using the definitions of Allen et al. (2011) : grasses, forbs, shrubs, seeds and fruits, deciduous trees, coniferous trees and others (see Table 4 and Appendix 1.B). Each food taxon was assigned to one of these categories following Rameau et al. (1993). When several categories were mixed (e.g. Homolka 1991, mixed shrubs and deciduous trees), we divided equally the value reported into each food category (removing such studies did not change the results qualitatively).

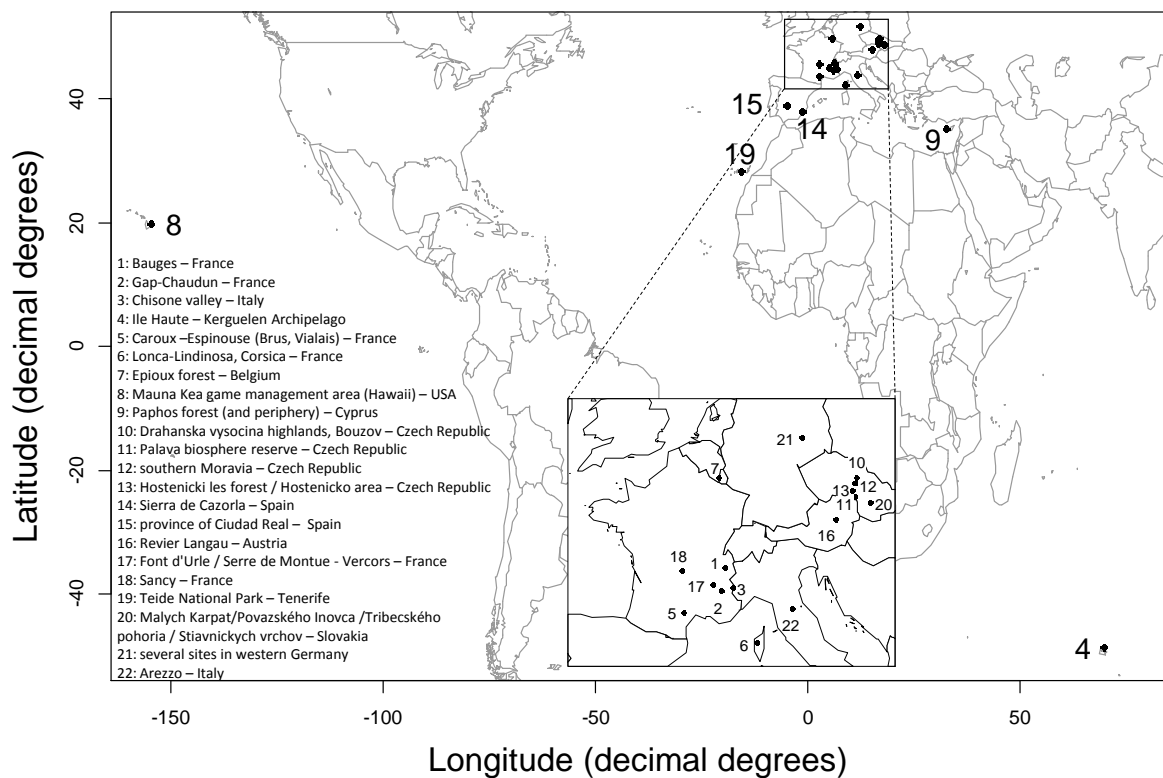


FIGURE 18 Locations of the sites (see Table 3) where the diet of mouflon *Ovis gmelini musimon* has been studied (in the 33 studies retained in analysis, resulting in 51 independent data points).

TABLEAU 3 Summary of the literature on the diet of mouflon reviewed in this study, showing site data, research methods and percentages of each plant category reported in the diet.

Authors	Country	Site	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Climate	Vegetation	Research technique	Season	n	Grasses	Forbs	Shrubs	Seeds and Fruits	Deciduous trees	Coniferous trees	Other
Babad (1997)	France	Bauges	45°40'N	6°13'E	800–2217	Mountainous	Mixed closed	Rumen	aw	23	40	16	21		17	5	2
Berducou (unpublished data)	France	Gap-Chaudun	44°38'N	5°59'E	1650–2700	Mountainous	Mixed open	Rumen	spsu	18		60	40				
									aw	41		52	45			3	
Bertolino et al. (2009)	Italy	Chisone Valley	44°45'N	6°54'E	700–2600	Mountainous	Mixed open	Faeces	spsu	60	72	24	2			1	
									aw	60	74	16	4			5	
Chapuis (2001)	sub-Antarctic	Ile Haute [†]	49°24'S	69°56'E	0–300	Polar	Tundra	Faeces	aw	30	24	68					8
									aw	30	17	78					6
Chauvière (1978)	France	Gap-Chaudun	44°38'N	5°59'E	1650–2700	Mountainous	Mixed open	Rumen	aw	49	58	5	16	4		10	6
Cransac et al. (1997b)	France	Caroux-Espinouse (Brus)	43°37'N	2°57'E	600–1098	Mediterranean	Mixed closed	Faeces	spsu	113	33	12	35	3	1	1	15
									aw	107	36	4	35	8		3	14
		Caroux-Espinouse (Vialais)	43°37'N	2°57'E	600–1124	Mediterranean	Mixed closed	Faeces	spsu	116	37	8	33	4	2	2	15
									aw	105	36	6	37	2	1	4	14
Deméautis (1981, 1985, 1991)	France	Lonca - Lindinosa [†]	42°17'N	8°50'E	1400–2200	Mediterranean	Mixed closed	Faeces	spsu		56	5	4*		3*	3*	30*
Faliu et al. (1990)	France	Caroux-Espinouse	43°37'N	2°57'E	600–1124	Mediterranean	Mixed closed	Rumen	spsu	15	20	9	55	10	3	2	1
									aw	110	10	46	10	15	12	4	4
Fichant (1975)	Belgium	Epioux forest	49°45'N	5°49'E	300–400	Continental	Forest	Rumen	aw	23	22		14	46	14	3	1

When the same data were used for several publications, only the most detailed results have been used (first cited under “Authors”).

“aw”, autumn and winter ; “spsu”, spring and summer ; n, number of samples.

* Data from pooled dietary categories.

[†] Island sites.

Table 3 (continued)

Authors	Country	Site	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Climate	Vegetation	Research technique	Season	n	Grasses	Forbs	Shrubs	Seeds and Fruits	Deciduous trees	Coniferous trees	Other
Giffin (1979)	U.S.A	Mauna Kea Game management area [†]	19°46'N	155°27'W	2000–3170	Mountainous	Mixed closed	Rumen	aw	56	36	1	11		42		10
Hadjisterkotis (1996a)	Cyprus	periphery of Paphos Forest [†]	35°04'N	32°40'E	400–800	Mediterranean	Mixed closed	Rumen	spsu	1	73		0	11	10		5
Hadjisterkotis, 1996	Cyprus	Paphos Forest [†]	35°04'N	32°40'E	400–800	Mediterranean	Forest	Rumen	aw	14	39	11	16	11	4	1	17
									aw	5	91	3		4	2		
Heroldova (1988b)	Czech Republic	Drahanska vysocina highlands / Bouzov	49°45'N	16°55'E	280–596	Continental	Forest	Rumen	aw	23	10	24	9		35	10	12
Heroldova (1988a)	Czech Republic	Drahanska vysocina highlands / Bouzov	49°45'N	16°55'E	280–596	Continental	Forest	Rumen	aw	10	4	36	24	17	3*	3*	13
Heroldova (1996)	Czech Republic	Palava Biosphere Reserve	48°53'N	16°45'E	151–554	Continental	Mixed closed	Faeces	spsu	60	56	11	30	2			1
									aw	60	27	10	51	9			2
Heroldova et al. (2007)	Czech Republic	southern Moravia	49°10'N	16°35'E	100–500	Continental	Mixed open	Rumen	aw	27	18	14	4	25	32	6	2
		Drahanska vysocina highlands / Bouzov	49°45'N	16°55'E	280–596	Continental	Forest	Rumen	aw	23	19	15	6	5	33	13	10
Homolka et Heroldova (1992)	Czech Republic	Hostenicky les forest / Hostenicko area	49°30'N	16°47'E	350–500	Continental	Mixed closed	Faeces	aw	6	64	4	6*	1	7*	8*	10
Homolka (1991, 1993)	Czech Republic	Hostenicky les forest / Hostenicko area	49°30'N	16°47'E	350–500	Continental	Mixed closed	Faeces	spsu	60	7	38	20*	4	20*	6	6
									aw	60	8	35	15	12	15	8	7
Maissels (1988)	Cyprus	Paphos Forest [†]	35°04'N	32°40'E	400–800	Mediterranean	Forest	Faeces	spsu	54	30	26	33		8	4	
									aw	54	37	35	17		9	1	
Martínez et Fandos (1989)	Spain	Sierra de Cazorla	37°57'N	2°50'W	1000–1500	Mediterranean	Mixed open	Rumen	spsu	7	70	14	8*		4*	4*	1
									aw	8	50	21	12		6	6	4
Miranda et al. (2012)	Spain	province of Ciudad Real	38°55'N	0°36'E	650–820	Mediterranean	Mixed closed	Faeces	spsu	62	22	35	14*		14*	14*	
									aw	62	34	18	16*		16*	16*	

When the same data were used for several publications, only the most detailed results have been used (first cited under “Authors”).

“aw”, autumn and winter; “spsu”, spring and summer; *n*, number of samples.

* Data from pooled dietary categories.

[†] Island sites.

Table 3 (continued)

Authors	Country	Site	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Climate	Vegetation	Research technique	Season	n	Grasses	Forbs	Shrubs	Seeds and Fruits	Deciduous trees	Coniferous trees	Other
Underscheka et Jordan (1974)	Austria	Revier Langau	47°51'N	15°12'E	650–1900	Continental	Forest	Rumen	spsu		42	31	17		4	2	4
(Pauthenet, 1988)	France	Font d'Urle / Serre de Montue	44°54'N	5°18'E	600–1706	Mountainous	Mixed open	Faeces	spsu	90	18 58	10 26*	8*		5 6*	16	50 1
Redjadj et al. (un-published data)	France	Bauges	45°40'N	6°13'E	800–2217	Mountainous	Mixed closed	Rumen	spsu	9	38	28 33	20 15	1	7 4		3 8
Rigaud (1985)	France	Sancy	45°31'N	2°48'E	1000–1886	Mountainous	Mixed open	Faeces	spsu	90 16	32 45	7 22	18 13	5	4 11	23 2	11 9
Rodriguez Berrocal et Molera Aparicio (1985)	Spain	Sierra de Cazorla	37°57'N	2°50'W	1000–1500	Mediterranean	Mixed open	Rumen	spsu	10	31*	31*	7	1			31*
Rodríguez et Piñero (1991); Rodríguez et al. (1988)	Spain	High Mountain Shrub / Teide National Park†	28°15'N	16°37'W	1900–3715	Mountainous	Mixed closed	Rumen	aw	12 14	30* 30*	30* 73	7 27	5			30*
Sabados et Manica (1977)	Slovakia	Pine Forest / Arico† Malych Karpat / Povazského Inovca / Tribecského pohoria / Stiavnických vrchov	28°09'N	16°30'W	1000–1900	Mountainous	Forest	Rumen	aw	11	1	93	6				
Stubbe (1971)	Germany	several sites in ex-GDR	51°35'N	12°30'E	0–950	Continental	Forest	Rumen	spsu	17	51	38				2	9
Trabalza Marinucci et al. (2005)	Italy	Arezzo	43°49'N	11°43'E	350–1658	Mediterranean	Forest	Rumen	spsu	4	71 21	8 2	2 25*	8	2 25*	6	4 26

When the same data were used for several publications, only the most detailed results have been used (first cited under “Authors”).

“aw”, autumn and winter; “spsu”, spring and summer; *n*, number of samples.

* Data from pooled dietary categories.

† Island sites.

TABLEAU 4 Food categories applied to dietary studies to ensure consistency (see Allen et al. 2011 for detailed definitions). Rameau et al. (1993) was used to assign each taxon to one of these categories. see Appendix 1.B for details).

Categories	Description
grasses	Grasses, sedges (Cyperaceae) and rushes (Juncaceae)
forbs	Forbs
shrubs	Shrubs
seedsf	Seeds and Fruits
decid	Deciduous trees (buds, leaves, stems and bark)
conif	Coniferous trees (buds, needles and bark)
other	Other (fungi, ferns, lichens, algae, horsetail), unidentified fragments

Individual and environmental factors influencing variation in diet

Habitat and season have been reported to be the main determinants of variation in ungulate diets (Kufeld, 1973; Kufeld et al., 1973; Tixier et Duncan, 1996; Cornelis et al., 1999; Gebert et Verheyden-Tixier, 2001; Christianson et Creel, 2007), so we mainly focused our analysis on these factors. We split data on diet composition by season (spring and summer : period of access to abundant and high-quality food for herbivores ; autumn and winter : period of limited access to more sparse and lower-quality food. We described habitat and environmental characteristics at each study site by using four variables (Table 3) : habitat types [forests, mixed closed areas (>50% closed patches), mixed open areas (<50% closed patches) and tundra], broad climate categories (Mediterranean, Continental, Alpine and Polar), altitude [lowlands (<500 m), hills (500–1000 m) and highlands (>1000 m)] and insularity (island and mainland). When studies contained data from several sites, each site was considered as an independent data point, except in studies by Sabados et Manica (1977) and Stubbe (1971), in which results from four neighbouring Slovakian and 11 German sites, respectively, were pooled by the authors. Assuming that variation in habitat characteristics and climatic conditions within each group of sites was less important than variation between the sites investigated in our sample of publications, we chose to include these grouped data as if they were drawn from a single site. Research technique (analysis of faecal samples or samples from the rumen) was expected to affect reported diet composition because being more easily digested, browse is generally less represented in faeces than in rumen contents (and the opposite pattern is observed for grasses ; Holechek et al. 1982; Gordon 1995; Cuartas et Garcia-Gonzalez 1996). Apparent variation in diet is expected to occur depending on the way results are expressed (percentage of the total volume, percentage biomass, percentage of the total number of fragments in samples or importance index). Variation is also expected due to gender, age and morphological characteristics (e.g. body mass), but such factors are not accounted for in our review due to the lack of information in dietary studies. Similarly, effects of site-specific food availability and between-year variation were not assessed. Such information is lacking in most reviews of diet studies due to the coarse resolution (inter-site

comparisons) of such approaches (Tixier et Duncan, 1996; Gebert et Verheyden-Tixier, 2001).

Statistical analyses

The percentage of grass vs. browse consumed is used to classify species on the grazer-browser continuum. As a preliminary step, we therefore plotted the diet content of the three main food items (grasses, forbs and shrubs) according to season, climate, vegetation type, altitude, insularity and the research technique from the studies included in our review. We then analysed separately the diet data array, containing the percentage of each of the seven food items in each data point and the environmental array containing spatio-temporal environmental characteristics. We used multivariate analyses to identify the main patterns of covariation among diet items and among environmental variables, respectively (see Storms et al. 2008 for a similar approach). We performed principal component analysis on the diet data array, as each variable was expressed as a percentage, and multiple correspondence analysis on the environmental array, where each variable was categorical. Then, we estimated the covariation between the diet data and environmental arrays by performing co-inertia analysis (Dodélec et Chessel, 1994; Dray et al., 2003). The overall similarity between the structure of the diet data array and the environmental array was assessed by the co-inertia analysis RV coefficient (multivariate equivalent of R^2 ; Robert et Escoufier 1976), the significance of which was tested by a randomization test (10000 replications; Dray et al. 2003).

Results

In the 42 publications (in Table 3 and Appendix 1.A combined), 661 taxa of angiosperms, gymnosperms, ferns, horsetails, fungi, mosses and lichens were reported as consumed by mouflon (Appendix 1.B). In the 20 publications detailing the identification of food items to a family level, 51 ± 46 (mean \pm standard deviation; range = 14–196) taxa per site were identified. As expected, grasses, forbs and shrubs were, on average, the main sources of food for mouflon and formed 35%, 24% and 16% of the diet over all study sites and seasons, respectively (Table 3). Of the seven diet categories, grasses constituted the highest proportion of the diet in 28 of the 51 data points; forbs were the highest in 13 and shrubs in six data points (Table 1). All environmental variables were found to explain part of the variation in the content of these three food items (Fig. 19).

Most of the observed variation in the diet data array was accounted for by the three first axes (25%, 21% and 17%, respectively; total of 63%) of the principal component analysis. The first axis contrasted forbs and shrubs with grasses and trees (Fig. 20A and B). The second axis opposed grasses to trees, and seeds and fruits. The third axis opposed diets containing seeds and fruits to those containing the “other” category.

Most of the observed variation in the environmental data array was accounted for by the three first axes (24%, 19% and 18%, respectively; total of 61%) of the multiple correspondence analysis. The first axis distinguished the Kerguelen Archipelago, southern Indian Ocean (the only polar study site) from the other sites (Fig. 20C and D). The second axis opposed data from mixed open mountainous areas to data from hilly mixed closed

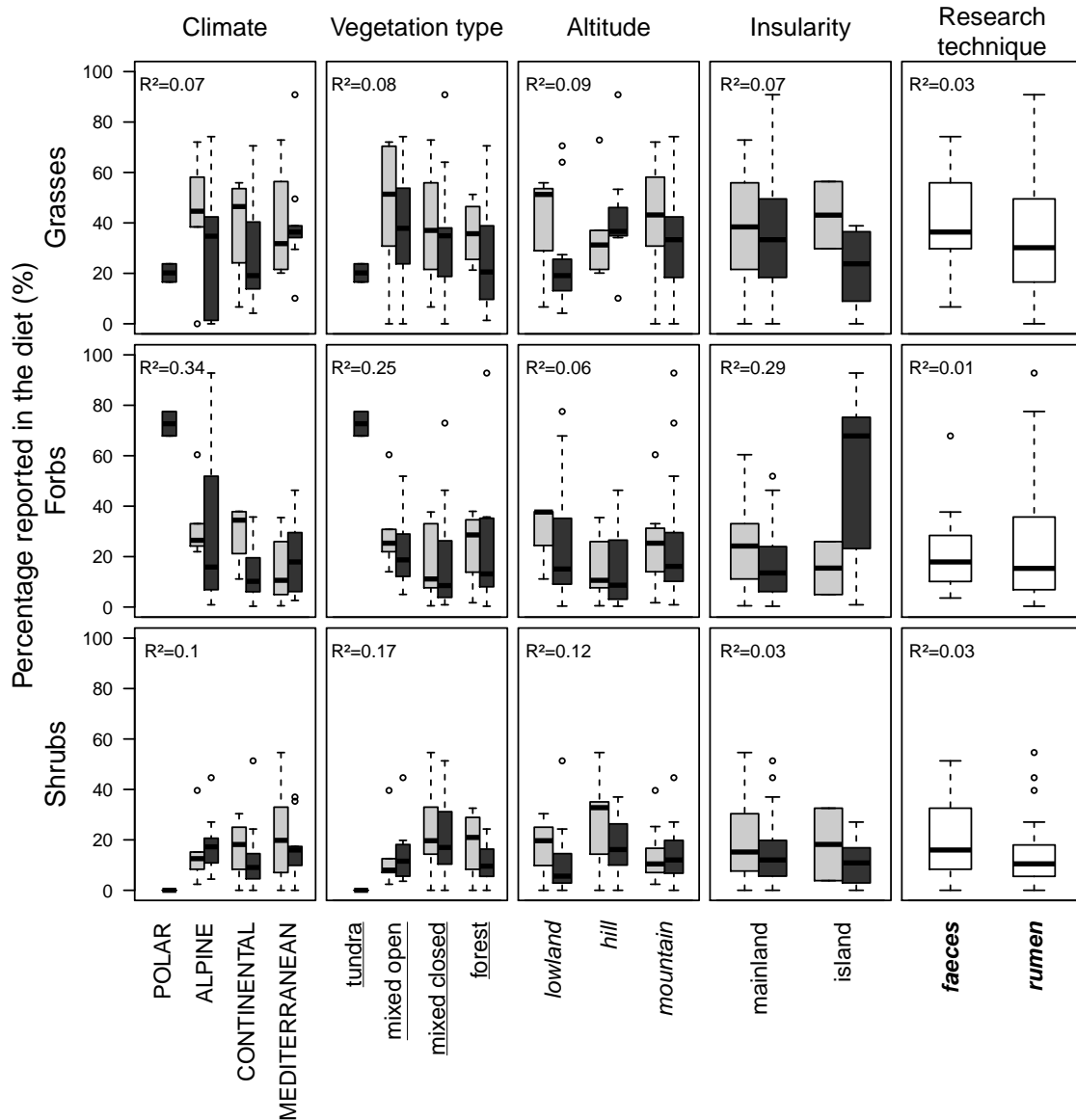


FIGURE 19 Variation in documented mouflon *Ovis gmelini musimon* diet (% of grasses, forbs and shrubs) according to the main environmental factors (seasons, climate, vegetation types, altitude and insularity) and research techniques, recorded from 51 reviewed data points on the diet of mouflon.

The proportion of variation explained by each factor for each botanical entity (R^2) is given in the top left corner of each graph. Data from the spring and summer are in light grey ; those from autumn and winter are in dark grey. Climate types are labelled in capital letters. Vegetation (underlined) was categorized as tundra (Kerguelen Archipelago), mixed open (<50% closed areas), mixed closed (>50% closed areas) and forest (classified as forest by the authors). Altitude ranges (in italics) were lowlands (<500 m), hills (500– 1000 m) and mountains (>1000 m). Research techniques are labelled in bold italic. For each group, horizontal lines (low, thick line and high) represent first, median and third quartile of the distributions, respectively. Dashed lines show either the maximum value or 1.5 times (roughly two standard deviations) the interquartile range (i.e. the difference in the response variable between its first and third quartiles) of the data. Points more than 1.5 times the interquartile range (above the third quartile or below the first quartile) are plotted individually.

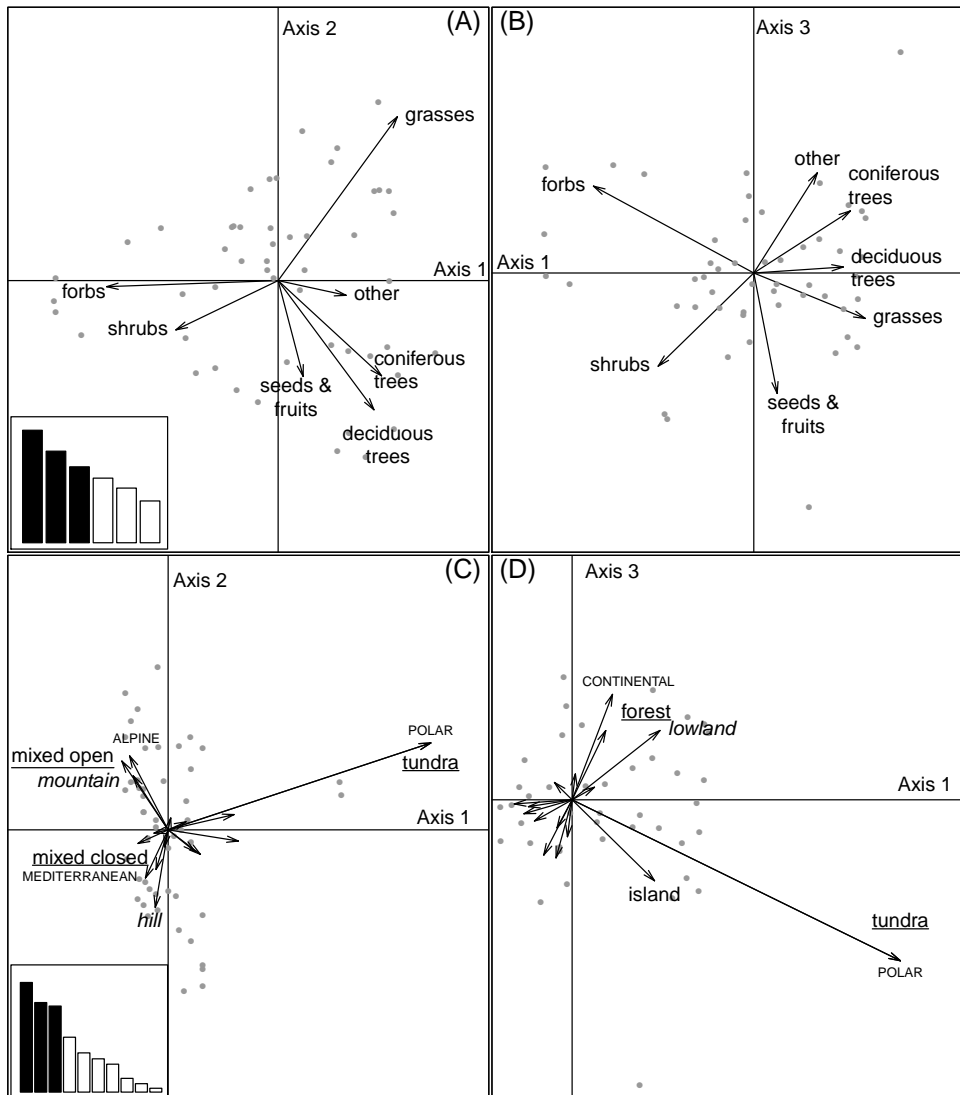


FIGURE 20 Projection of the diet of mouflon *Ovis gmelini musimon* from each data point (publication \times site \times season \times technique; grey dots) against food items (arrows) on the first (horizontal) and second (vertical; A) and on the first (horizontal) and third (vertical; B) axes of the principal component analysis [representation of the proportion of diet variation explained by each of the six axes is given in the bottom left corner of (A)]. Food items were categorized according to Table 4. Projection of the diet of mouflon from each data point (publication \times site \times season \times technique; grey dots) against environmental variables (arrows) on the first (horizontal) and second (vertical; C) and on the first (horizontal) and third (vertical; D) axes of the multiple correspondence analysis [representation of the proportion of environmental variation explained by each axis is given in the bottom left corner of (C)].

For clarity, only the arrows representing environmental variables allowing axes interpretation are labelled. Vegetation (underlined) was categorized as tundra (Kerguelen Archipelago), mixed open (<50% of closed areas), mixed closed (>50% of closed areas) and forest (classified as forest by the authors). Climate types (in capitals) were categorized as continental, alpine, Mediterranean or polar. Altitude ranges (in italics) were lowlands (<500 m), hills (500–1000 m) and mountains (>1000 m). Islands were also distinguished (as island or mainland). Season opposed spring and summer to autumn and winter. Diets were analysed using faeces or rumen contents.

Mediterranean ones. While confirming the particularity of the Kerguelen Archipelago, the third axis also distinguished data from continental forests.

Most of the co-structure between the diet data array and the environmental array (86%) was explained by the two first axes of the co-inertia analysis, which accounted for 52% and 34% of this co-structure, respectively (Fig. 21). The co-inertia analysis RV coefficient was 0.20, significantly greater than the value obtained from 10000 random permutations of the rows of the two tables (0.12; $P = 0.005$).

The first axis of the co-inertia analysis highlighted the specificity of mouflon diets in two sites (represented by four data points) : the Kerguelen Archipelago and Teide National Park, Canary Islands, Spain. Diets in these sites had high positive values on axis 1, i.e. high proportions of forbs (Fig. 21).

The plot of the two first axes structured the data according to broad climatic or vegetation features (Fig. 21A). Data from continental forests situated at low altitudes, characterized by negative values on axis 2, were opposed to the data from other sites, which had positive values on axis 2. However, data from hilly mixed closed sites with Mediterranean mild conditions, characterized by negative values on axis 1, contrasted with data from mountainous mixed open areas, which displayed positive values on axis 1. Diets from continental areas were characterized by high proportions of seeds, fruits and trees and lower proportions of shrubs and grasses. Diets from Mediterranean areas were characterized by higher proportions of shrubs and grasses, whereas higher proportions of forbs were found in diets from mountainous sites. The second axis also corresponded to a season \times research technique gradient. Spring and summer diets and/or diets described from faecal samples contained higher proportions of grasses and shrubs, whereas autumn and winter diets and/or those described from rumen samples were characterized by higher proportions of seeds and fruits, coniferous and deciduous trees.

Results from the co-inertia analysis were grouped according to habitat \times season and habitat \times research technique variations (Fig. 22). Sites were reclassified into five groups based on their position on the two first axes of the co-inertia analysis : (i) areas with Mediterranean climate; (ii) areas with alpine climate; (iii) areas with continental climate; (iv) Kerguelen Archipelago; and (v) Teide National Park. Seasonal variation was found to be particularly important at sites with alpine and continental climates (Fig. 22A and Table 5). Mouflon shifted from a grass- and forb-rich diet during spring and summer (76% of food intake at sites with alpine climate, 68% at sites with continental climate) to a diet containing higher proportions of seeds, fruits and trees during autumn and winter (21% at sites with alpine climate and 33% at sites with continental climate). In Mediterranean areas, seasonal variation appeared to be more limited : the diet contained more shrubs during spring and summer (higher values on axis 2) and more seeds, fruits and trees during autumn and winter (lower values on axis 2). Both Fig. 5a and Table 3 revealed that mouflon diet on the Kerguelen Archipelago and at the Teide National Park was unusual as forbs constituted the major component of autumn and winter diets at both sites ($>72\%$ on the Kerguelen Archipelago and $>81\%$ in the Teide National Park).

Comparing results derived from faecal samples with those from rumen content samples showed slight differences in the four habitat types where it was possible to consider such analyses (Fig. 22B). In the Kerguelen Archipelago, Mediterranean, mountain and continental areas, data from faecal samples displayed higher values than data from rumen samples on the second axis, suggesting that higher proportions of grasses and shrubs, and

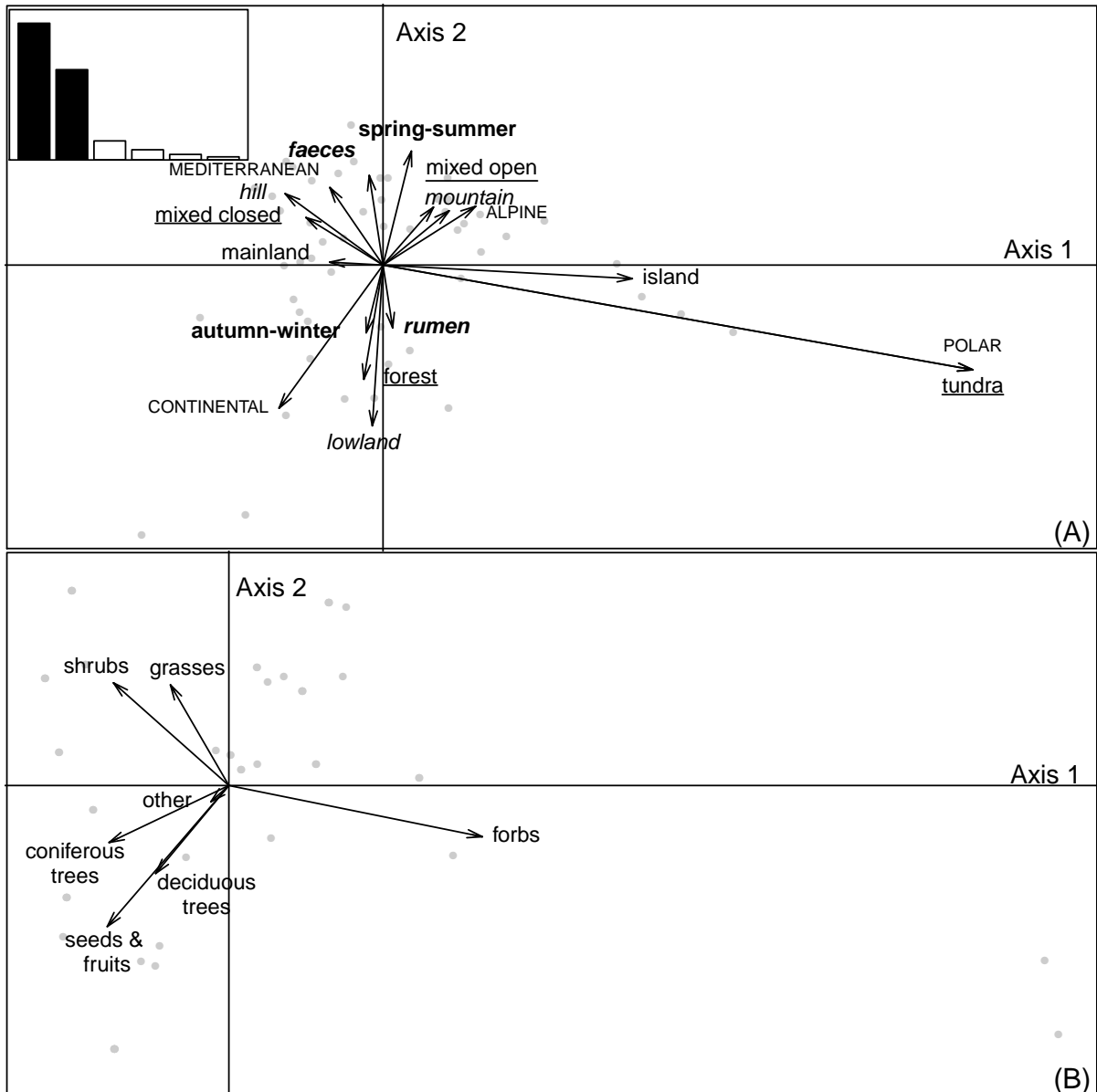


FIGURE 21 Projection of (A) the diet of mouflon *Ovis gmelini musimon* from each data point (publication \times site \times season \times technique; grey dots) against environmental variables (arrows) and (B) against food items on the first (horizontal) and second (vertical) co-inertia axes (representation of the proportion of co-inertia explained by each of the six axes is given in the top left corner). Food items were categorized according to Table 4. Vegetation (underlined) was categorized as tundra (Kerguelen Archipelago), mixed open (<50% of closed areas), mixed closed (>50% of closed areas) and forest (classified as forest by the authors). Climate (in capitals) was categorized as continental, mountain, Mediterranean or polar. Altitude ranges (in italics) were lowlands (<500 m), hills (500–1000 m) and mountains (>1000 m). Islands were also distinguished (as island or mainland). Season (in bold) opposed spring and summer to autumn and winter. Diets were analysed using faeces or rumen contents, and research techniques are shown in bold italics.

lower proportions of seeds, fruits and trees were obtained from faeces than from rumen contents.

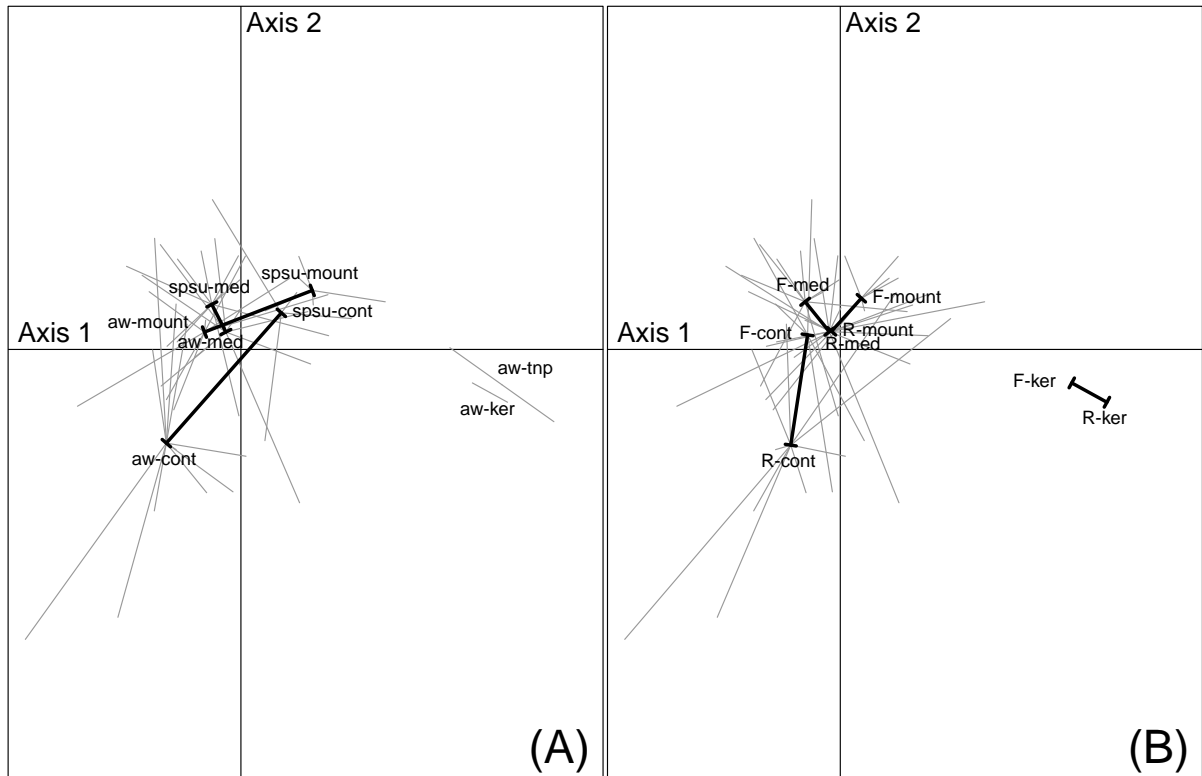


FIGURE 22 Projection of the diet of mouflon *Ovis gmelini musimon* according to habitat types (see the text for details) and (A) seasons and (B) research techniques.

“med”, Mediterranean; “cont”, Continental; “mont”, Mountain; “ker”, Kerguelen Archipelago, “tnp”, Teide National Park; “spsu”, spring–summer; “aw”, autumn–winter; “F”, faeces; “R”, rumen. Grey lines relate points for a given habitat type and season (A) or research technique (B) to their gravity centre. The shifts in gravity centre from spring–summer to autumn–winter (a) and from faeces to rumen (B) are indicated where possible by black lines for each habitat type.

Discussion

Common patterns in diet composition

Our comparative analyses allowed us to identify common patterns and to evaluate the extent and causes of intraspecific variability in the diet of mouflon. As already documented, this species included a large proportion of grass in its diet (García-González et Cuartas, 1989; Faliu et al., 1990; Homolka, 1993; Cransac et al., 1997b; Heroldova et al., 2007; Bertolino et al., 2009; Redjadj, 2010). However, mouflon fed on a very wide range of plant species (see Appendix 1.B). At several sites in the Czech Republic, Mottl (1960) found up to 196 species in the diet of mouflon and Pfeffer (1967) published a list of 95 taxa consumed in Corsica. However, this dietary diversity reflects the huge diversity of habitats in which mouflon are found (Fig. 18). Indeed, at the intra-site level, data suggest that the breadth of mouflon diet is similar to that of sympatric herbivore species. In the Czech Republic, the average numbers of plant species consumed annually by sympatric populations of roe deer *Capreolus capreolus*, red deer *Cervus elaphus*, wild goat *Capra*

TABLEAU 5 Average percentages of the dietary components found in mouflon rumen content and faeces in the main habitat types highlighted by the co-inertia analysis and seasons.

Habitat type	Seasons	Number of data	Grasses	Forbs	Shrubs	Seeds Fruits	Deciduous trees	Coniferous trees	Other
Mediterranean	spsu	9	36.1	10.8	31.0	3.1	2.0	1.9	15.0
	aw	8	29.4	19.5	25.1	7.7	4.4	3.4	10.5
Continental	spsu	4	34.8	26.8	21.2	2.1	8.0	2.9	4.2
	aw	11	38.4	12.9	13.3	10.1	12.1	6.2	7.1
Mountainous	spsu	5	55.0	28.9	10.1	0.1	3.6	0.7	1.7
	aw	8	41.0	14.8	17.5	1.7	10.6	9.0	5.5
Teide National Park	aw	2	0.6	81.7	17.7	0.0	0.0	0.0	0.0
Kerguelen Archipelago	aw	2	20.2	72.7	0.0	0.0	0.0	0.0	7.1

The sources are listed in Table 3.

aegagrus and mouflon were 47–49, 45, 56 and 48–52, respectively (Homolka, 1993; Heroldova, 1996). In the French Alps, Redjadj (2010) identified 109 species for roe deer, 151 for chamois *Rupicapra rupicapra*, 136 for red deer and 141 for mouflon in faeces collected from September to January.

Variation in diet

Our review highlighted the strong specificity of mouflon diets in the Kerguelen Archipelago (Chapuis et al., 2001) and the Teide National Park (Rodríguez Luengo et Piñero, 1991). Populations inhabiting these sites showed unusual feeding strategies : forbs made up more than 70% of food intake, while very low proportions of grass and grass-like species (i.e. sedge and rush species, see Allen et al. 2011) were eaten, and shrubs and trees were eaten in very small quantities or not at all. These sites represent extreme cases where harsh local environmental conditions result in poor vegetation diversity and a lack of grasses (see (Rodríguez Luengo et Piñero, 1991; Leuschner, 1996; Santin-Janin et al., 2009) for descriptions of the vegetation of each site). Trees are also absent in the Kerguelen Archipelago.

Seasonal variation in growth and related accessibility and palatability of vegetation (Langvatn et al., 1996) influenced mouflon diet composition. In highly seasonal environments such as mountains and the continental forests of central Europe, mouflon consumed high proportions of grass and grass-like species during spring and summer, when these items were available and at their most palatable. During autumn and winter, they shifted towards seeds, fruits and trees, when preferred food was less available (e.g. because of snow cover) and/or of lower quality or digestibility. In Mediterranean areas, seasonal diet variation was less marked than in other habitats. Diet composition is thus strongly influenced by environmental seasonality.

Similar studies reviewing data on the diet of large herbivores and causes of variation are available (e.g. Tixier et Duncan 1996; Cornelis et al. 1999 for European roe deer; Kufeld 1973 for Rocky Mountain populations of elk *Cervus canadensis*; Christianson et

Creel 2007 for western North American populations of elk; Gebert et Verheyden-Tixier 2001 for European red deer; Kufeld et al. 1973 for Rocky Mountain mule deer *Odocoileus hemionus*; Peek 1974; Schwartz 1992 for North American moose *Alces alces*; and Todd 1972 for bighorn sheep *Ovis canadensis*). When investigated, variation in diet due to habitat and season was always revealed, highlighting the major influence of both factors on feeding ecology of large herbivore species.

The techniques used to investigate mouflon diet probably explained some of the variation found. Higher proportions of seeds, fruits and trees were found in results derived from samples of rumen contents than in those derived from faecal samples, which were characterized by large proportions of grasses and shrubs. The differential digestibility of plant epidermis during passage through the digestive tract could result in such a pattern Vavra et al. 1978; McInnis et al. 1983 : browse is underrepresented in faeces because it is more digestible than grass. Variation due to research techniques could not be separated from seasonal variation because rumens were mostly available during hunting periods (i.e. autumn and winter); both season and technique influenced reported mouflon diet. This probably explained the large range of variation observed in Fig. 22a and b in continental areas compared with other habitats. In continental areas, autumn and winter diets were mostly (in eight out of 11 data points) investigated from rumen contents, while faeces were preferred in spring and summer (three out of five data points). However, such a bias was not observed in other habitats, so we are confident that both seasonality and research techniques influenced mouflon diet as reported by researchers. In other reviews of the diets of large herbivores, the influence of research techniques on reported diet composition was only noted by Cornelis et al. (1999) while Christianson et Creel (2007) found no significant effect of this factor. Future studies should rely on new developing technologies, such as DNA barcoding (Valentini et al., 2009b,a) to try to overcome the confounding effect of research techniques in diet studies.

Are mouflon really grazers ?

Several adaptations considered typical of “cattle-type” ruminants (which mostly feed as grazers) have been attributed to the mouflon in comparative analyses of ruminant morphophysiology (for a complete list, see Clauss et al. 2009b). For instance, compared with a species largely recognized as a browser (roe deer; Tixier et Duncan 1996), mouflon possess a larger reticulo-rumen (Dreschner-Kaden, 1976) characterized by a peculiar mucosal membrane (Kamler, 2001; Clauss et al., 2009b). Rumen content is less viscous and more stratified than in the roe deer (Clauss et al., 2009b), allowing a longer retention time (Behrend et al., 2004) and hence optimal use of low-quality vegetation. However, despite these morphophysiological characteristics, our data showed that mouflon diet may include high proportions of forbs, shrubs and/or trees (Table 5) and is close to the assemblage expected for mixed or intermediate feeders (such as red deer, Alpine ibex *Capra ibex*, chamois and European bison *Bison bonasus*; Van Wieren 1996; Gebert et Verheyden-Tixier 2001). Furthermore, in most studies we reviewed, thresholds of >75% (Pérez-Barbería et Gordon, 1999; Pérez-Barbería et al., 2001b; Mendoza et al., 2002) or >90% (Janis, 1990; Pérez-Barbería et al., 2001a) of grass in the diet, commonly used to define grazers, were not reached. Therefore, the mouflon cannot be considered to be an obligate grazer but rather is a variable grazer (*sensu* Gagnon et Chew 2000; Codron et al. 2007), i.e. a

species that “consumes low but significant amounts of dicots”, even though thresholds set by Gagnon et Chew (2000) are higher (60–90% of grass) than observed in our review (0–91% ; Table 3). The same conclusion was reached by Todd (1972), who suggested, in a review of the diet of bighorn sheep, that not only the importance of grasses but also the ability to cope with forbs, shrubs and tree foliage in some situations could be shared by other wild ovines, as is generally observed for “cattle-type” ruminants (Van Wieren, 1996; Clauss et al., 2003). These results provided additional support to Pérez-Barbería et al. (2004) and Codron et Clauss (2010) who suggested that species should be classified by two characteristics : the average proportion of grasses eaten, and the range of grass content in the diet, both of which are probably constrained by ecological factors and digestive morphophysiology.

Regarding ecological factors, the propensity of mouflon to browse may be linked with their introduction into novel and distinct areas. This observation could be interpreted as evidence of a mismatch between the digestive features of mouflon and their diets in the range of habitats where they can be found. Indirect support for the existence of such a mismatch was found in a population facing habitat loss (in Caroux-Espinouse, France, see Table 3), for which decreasing open ranges by up to 50% in 37 years contributed to a long-term decrease in body mass (Garel et al., 2007). The fact that mouflon have been able to maintain populations in a large range of habitats, even where grasses are very uncommon or unavailable, raises questions, on the one hand, about the extent to which “cattle-type” species are able to include plants other than grasses in their diet (Clauss et al., 2010; Codron et Clauss, 2010) and, on the other hand, about the long-term persistence of most of these populations. Detailed studies of digestive morphophysiology of mouflon, analysis of the success or failure of past introductions, and comparative analyses of population dynamics and the proportion of grasses in the diets within this range of habitats should allow these questions to be answered.

Implications for management and conservation

Several native (e.g. Anatolian mouflon ; Özütl 2009) and feral populations (Vigne, 1992) of mouflon on Mediterranean islands are of conservation concern (Cassola, 1985; Shackleton et IUCN/SSC Caprinae Specialist Group, 1997; Hadjisterkotis, 2001). In contrast, the success of the introduction of mouflon as a game species all over the world has allowed the development of thriving businesses based on trophy hunting (Shackleton et IUCN/SSC Caprinae Specialist Group, 1997; Hofer, 2002). Income from hunting can be used to fund habitat improvement for mouflon, e.g. clear cutting and range burning, which are known to be effective (Cazau et al., 2011) and may thereby counteract the phenotypical and economic consequences of habitat modification (Garel et al., 2007). Furthermore, creating attractive areas for introduced populations of mouflon in specific locations could limit competition with native ungulate species (Bertolino et al., 2009) , damage to commercial forests (often important local sources of income) and impacts on local biodiversity (Chapuis et al., 1994; Garzón-Machado et al., 2012). In this paradoxical context of managing rarity (native and island Mediterranean populations), as well as quality and abundance (introduced and harvested populations), our review should help managers by providing information on mouflon diet and on the range of habitats in which mouflon are able to persist, thus enhancing our understanding of the place of mouflon in ecosystems, especially

where they were introduced and may compete with a guild of native ungulates (Bertolino et al., 2009; Redjadj, 2010). Assessing the carrying capacity of habitats and predicting short- to long-term changes in habitats are both essential requirements to ensure the conservation and persistence of healthy mouflon populations and locally important economic activities related to them (Gordon et al., 2004) in the context of the expansion of ungulates throughout Europe (Loison et al., 2003) and changes in land use and climate (Acevedo et al., 2011; Mysterud et Sæther, 2011). Finally, information on feeding niches and their breadth is essential to interpret the increasing numbers of studies of habitat selection and ecological niche that are being facilitated by global positioning system technology (Cagnacci et al., 2010a). In the near future, a challenge for ecologists will be to collect data on variation in fitness components in relation to habitat characteristics in order to identify “key resources” (*sensu* Illius et O’Connor 2000, i.e. resources on which individual survival, reproduction and hence population dynamics and persistence may depend (Gaillard et al., 2010).

Acknowledgments

We warmly thank A. Stubbe, M. Miranda and D. Dubray for providing some of the studies reviewed here, and C. Carter and C. Kourkgy for correcting the grammar. We gratefully acknowledge Marcus Clauss and an anonymous referee for their very helpful comments.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article :

Appendix 1.A : Publications on mouflon diet not included in the statistical analyses.

Publications	Causes of non-inclusion in the statistical analyses
Briedermann (1986)	Direct observations
Frisina et Frisina (1997)	Non free-ranging individuals
García-González et Cuartas (1989)	Several seasons grouped
Martínez Martínez (2002)	Several seasons grouped
Mottl (1960)	Direct observations
O’Gara (1994)	Non free-ranging individuals
Pfeffer (1967)	Direct observations, only a list of consumed plants
Rodríguez Piñero et al. (1987)	Results only expressed in percent frequency of occurrence
Theiss-Krämer (1983)	Direct observations, only a list of consumed plants
Thiele et al. (1989)	Several seasons grouped

Appendix 1.B : List of plant species and families found in the composition of mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) diet, in the 38 studies reviewed (Table 3 + Appendix 1.A).

Grasses, sedges (Cyperaceae) and rushes (Juncaceae)	<i>Bromus</i> sp. <i>Bromus sterilis</i> <i>Calamagrostis epigejos</i> <i>Calamagrostis montana</i> <i>Calamagrostis</i> sp. <i>Carex caryophyllea</i> <i>Carex cespitosa</i> <i>Carex divulsa</i> <i>Carex hallerana</i> <i>Carex leporina</i> <i>Carex pallenscens</i> <i>Carex pilosa</i> <i>Carex remota</i> <i>Carex sempervirens</i> <i>Carex sylvatica</i> <i>Carex</i> sp. <i>Carex spicata</i> <i>Carex stellulata</i> <i>Carex sylvatica</i> <i>Cynosurus cristatus</i> <i>Cynosurus echinatus</i> Cyperaceae <i>Dactylis glomerata</i> <i>Dactylis polygama</i> <i>Danthonia decumbens</i> <i>Deschampsia cespitosa</i> <i>Deschampsia flexuosa</i> <i>Digitaria</i> sp. <i>Echinochloa crus-galli</i> <i>Elymus europaeus</i> <i>Elytrigia repens</i> <i>Festuca arundinacea</i> <i>Festuca arundinea</i> <i>Festuca contracta</i> <i>Festuca duriuscula</i> <i>Festuca gigantea</i> <i>Festuca heterophylla</i>	<i>Festuca hystrix</i> <i>Festuca ovina</i> <i>Festuca paniculata</i> ssp. <i>paniculata</i> <i>Festuca paniculata</i> ssp. <i>spadicea</i> <i>Festuca plicata</i> <i>Festuca pratensis</i> <i>Festuca rivularis</i> <i>Festuca rubra</i> <i>Festuca scariosa</i> <i>Festuca</i> sp. <i>Festuca tenuifolia</i> <i>Fragaria moschata</i> <i>Fragaria vesca</i> Gramineae <i>Helictotrichon filifolium</i> <i>Helictotrichon</i> sp. <i>Holcus lanatus</i> <i>Holcus mollis</i> <i>Holcus</i> sp. <i>Hordeum distichon</i> Juncaceae <i>Juncus articulatus</i> <i>Juncus conglomeratus</i> <i>Juncus effusus</i> <i>Juncus glaucus</i> <i>Juncus pygmaeus</i> <i>Juncus scheuchzerioides</i> <i>Juncus</i> sp. <i>Juncus trifidus</i> <i>Koeleria hispanica</i> <i>Koeleria pyramidata</i> <i>Koeleria vallesiana</i> <i>Lolium perenne</i> <i>Luzula flavescens</i> <i>Luzula forsteri</i>	<i>Luzula luzuloïdes</i> <i>Luzula nemorosa</i> <i>Luzula nivaea</i> <i>Luzula pilosa</i> <i>Luzula</i> sp. <i>Luzula sylvatica</i> <i>Melica nutans</i> <i>Melica uniflora</i> <i>Milium effusum</i> <i>Molinia caerulea</i> <i>Molinia caerulea</i> <i>Nardus stricta</i> <i>Oryzopsis paradoxa</i> <i>Phleum boehmeri</i> <i>Phleum pratense</i> <i>Piptatherum paradoxum</i> <i>Poa annua</i> <i>Poa bulbosa</i> <i>Poa nemoralis</i> <i>Poa pratensis</i> <i>Poa</i> sp. <i>Poa trivialis</i> <i>Secale cereale</i> <i>Sesleria coerulea</i> <i>Trisetum flavescens</i> <i>Triticum aestivum</i> <i>Vulpia bromoides</i> <i>Vulpia myuros</i> <i>Zea mays</i> Forbs <i>Acaena magellanica</i> <i>Achillea millefolium</i> <i>Adoxa moschatellina</i> <i>Aegopodium podagraria</i> <i>Agrimonia eupatoria</i>	<i>Ajuga reptans</i> <i>Alchemilla</i> sp. <i>Alchemilla vulgaris</i> <i>Alliaria petiolata</i> <i>Allium pendulinum</i> <i>Allium</i> sp. <i>Allium ursinum</i> <i>Anagallis arvensis</i> <i>Anemone nemorosa</i> <i>Anemone ranunculoides</i> <i>Anethum foeniculum</i> <i>Anthriscus silvestris</i> <i>Anthyllis</i> sp. <i>Anthyllis vulneraria</i> <i>Arabis</i> sp. <i>Arenaria</i> sp. <i>Argyranthemum tenerifae</i> <i>Artemisia absinthium</i> <i>Artemisia vulgaris</i> <i>Aruncus silvester</i> <i>Asarum europeum</i> <i>Aspalathium bituminosum</i> <i>Asperula odorata</i> <i>Asphodelus aestivus</i> <i>Asphodelus microcarpus</i> <i>Asphodelus monspeliensis</i> Asteraceae <i>Astragalus glycyphyllos</i> <i>Astragalus sirinicus</i> <i>Astragalus</i> sp. <i>Atriplex</i> sp. <i>Azorella selago</i> <i>Barbarea rupicola</i> <i>Bellis perennis</i> <i>Bellis</i> sp. <i>Beta vulgaris</i> <i>Betonica officinalis</i>	<i>Brassica napus</i> <i>Calamintha acinos</i> <i>Caltha palustris</i> <i>Campanula patula</i> <i>Campanula rotundifolia</i> <i>Campanula trachelium</i> <i>Campanula rapunculoides</i> <i>Campanula trachelium</i> <i>Cardamine pratensis</i> <i>Cardamine</i> sp. <i>Carlina acaulis</i> <i>Carlina xeranthemoides</i> <i>Carthamus</i> Caryophyllaceae <i>Centaurea jacea</i> <i>Centaureum vulgare</i> <i>Cerastium holosteoides</i> <i>Cerastium</i> sp. <i>Chamaenerion angustifolium</i> <i>Chrysanthemum</i> <i>leucanthemum</i> <i>Circaea lutetiana</i> <i>Cirsium arvense</i> <i>Cirsium hispanicum</i> <i>Cirsium palustre</i> <i>Cirsium</i> sp. <i>Cirsium vulgare</i> <i>Clematis</i> <i>Conopodium majus</i> <i>Corydalis bulbosa</i> <i>Cotula plumosa</i> <i>Crepis biennis</i> <i>Crepis paludosa</i> <i>Crepis</i> sp. <i>Daucus carota</i> <i>Daucus maximum</i> <i>Daucus</i> sp.
--------------------------------------------------------------------	------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

<i>Dentaria bulbifera</i>	<i>Hieracium murorum</i>	<i>Lupinus</i> sp.	<i>Polygonatum multiflorum</i>	<i>Sedum-sempervivum</i> sp.	<i>Veronica chamaedris</i>
<i>Descurainia bourgeauana</i>	<i>Hieracium pilosella</i>	<i>Luzula campestris</i>	<i>Polygonum aviculare</i>	<i>Senecio fuchsii</i>	<i>Veronica chamaedrys</i>
Dipsacaceae	<i>Hieracium</i> sp.	<i>Lychnis flos-cucculi</i>	<i>Polygonum bistorta</i>	<i>Senecio</i> sp.	<i>Veronica officinalis</i>
<i>Dryas octopelata</i>	<i>Hieracium sylvaticum</i>	<i>Lysimachia nummularia</i>	<i>Potentilla erecta</i>	<i>Silene nocteolens</i>	<i>Vicia</i>
<i>Epilobium angustifolium</i>	<i>Hippocrepis</i> sp.	<i>Lysimachia vulgaris</i>	<i>Potentilla micrantha</i>	<i>Silene nutans</i>	<i>Vicia cracca</i>
<i>Epilobium cinereum</i>	<i>Hypericum humifusum</i>	<i>Malva alcaea</i>	<i>Potentilla rupestris</i>	<i>Silene</i> sp.	<i>Vicia hirsuta</i>
<i>Epilobium hirsutum</i>	<i>Hypericum maculatum</i>	<i>Medicago arborea</i>	<i>Potentilla</i> sp.	<i>Sisymbrium officinale</i>	<i>Vicia lutea</i>
<i>Epilobium roseum</i>	<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Medicago falcata</i>	<i>Potentilla verna</i>	<i>Sisymbrium</i> sp.	<i>Vicia sativa</i>
<i>Epilobium</i> sp.	<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Medicago lupulina</i>	<i>Primula veris</i>	<i>Smilax aspera</i>	<i>Vicia sepium</i>
<i>Erodium bocconei</i>	<i>Hypericum reflexum</i>	<i>Medicago sativa</i>	<i>Primulaceae</i>	<i>Solanum tuberosum</i>	<i>Vicia</i> sp.
<i>Euphorbia gravi</i>	<i>Hypochaeris radicata</i>	<i>Melampyrum sylvaticum</i>	<i>Prunella vulgaris</i>	<i>Solidago</i> sp.	<i>Vinca</i> sp.
<i>Euphorbia helioscopia</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	<i>Melilotus</i> sp.	<i>Psoralea bituminosa</i>	<i>Sonchus arvensis</i>	<i>Viola biflora</i>
<i>Faba vulgaris</i>	<i>Inula odora</i>	<i>Mentha suaveolens</i>	<i>Pterocephalus lasiospermus</i>	<i>Sonchus</i> sp.	<i>Viola reichenbachiana</i>
<i>Ferula linkii</i>	<i>Inula</i> sp.	<i>Mercurialis perennis</i>	<i>Ranunculus acer</i>	<i>Stachys hirsuta</i>	<i>Viola</i> sp.
<i>Ficaria verna</i>	<i>Knautia arvensis</i>	<i>Micromeria</i> sp.	<i>Ranunculus repens</i>	<i>Stachys recta</i>	<i>Viola sylvatica</i>
<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Lactuca perennis</i>	<i>Moehringia trivernia</i>	<i>Ranunculus spp.</i>	<i>Stachys sylvatica</i>	<i>Viola sylvestris</i>
<i>Filipendula vulgaris</i>	<i>Lactuca</i> sp.	<i>Mycelis muralis</i>	<i>Ranunculus acris</i>	<i>Stellaria graminea</i>	
<i>Fragaria</i> sp.	<i>Lamiaceae</i>	<i>Myosotis</i> sp.	<i>Raphanus raphanistrum</i>	<i>Stellaria media</i>	Shrubs
<i>Galeopsis</i> sp.	<i>Lamium album</i>	<i>Onobrychis</i> sp.	<i>Rhinanthus alectoropholus</i>	<i>Stellaria nemorum</i>	
<i>Galeopsis tetrahit</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>	<i>Onobrychis viciaefolia</i>	<i>Robertia taraxacoides</i>	<i>Stellaria</i> sp.	<i>Adesmia</i> sp.
<i>Galium antarticum</i>	<i>Lamium longiflorum</i>	<i>Ornithopus sativus</i>	<i>Rubia peregrina</i>	<i>Stellaria uliginosa</i>	<i>Aeonium urbicum</i>
<i>Galium aparine</i>	<i>Lamium maculatum</i>	<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Rubia</i> sp.	<i>Succisa pratensis</i>	<i>Amelanchier</i> sp.
<i>Galium corsicum</i>	<i>Lamium</i> sp.	<i>Papaver somniferum</i>	<i>Rubia tenuifolia</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>	<i>Calluna vulgaris</i>
<i>Galium mollugo</i>	<i>Lapsana communis</i>	<i>Papaver</i> sp.	<i>Rumex acetosa</i>	<i>Taraxacum denleoni</i>	<i>Chamaecystus proliferus</i>
<i>Galium odoratum</i>	<i>Laspana communis</i>	<i>Papilionaceae</i>	<i>Rumex acetosella</i>	<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Chamaecystus proliferus</i>
<i>Galium</i> sp.	<i>Lathyrus elymenum</i>	<i>Paris quadrifolia</i>	<i>Rumex conglomeratus</i>	<i>Teucrium kotschyianum</i>	<i>Chamaecystus teydis</i>
<i>Galium sylvaticum</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>	<i>Pastinacia latifolia</i>	<i>Rumex obtusifolius</i>	<i>Teucrium scorodonia</i>	<i>Cistaceae</i>
<i>Galium verum</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	<i>Peucedanum</i>	<i>Rumex sanguineus</i>	<i>Thymus serpyllum</i>	<i>Cistus</i> sp.
<i>Galium</i> sp.	<i>Lathyrus venetus</i>	<i>Peucedanum</i> sp.	<i>Rumex</i> sp.	<i>Tolpis webbii</i>	<i>Clematis</i> sp.
<i>Gentianaceae</i>	<i>Lathyrus vernus</i>	<i>Phyteuma orbiculare</i>	<i>Sagina procumbens</i>	<i>Tragopogon dubius</i>	<i>Cornus mas</i>
<i>Geranium molle</i>	<i>Lavatera cretica</i>	<i>Phyteuma spicatum</i>	<i>Sagina</i> sp.	<i>Trifolium bocconei</i>	<i>Cornus sanguinea</i>
<i>Geranium robertianum</i>	<i>Leontodon autumnale</i>	<i>Pimpinella cumbrae</i>	<i>Sanguisorba lateriflora</i>	<i>Trifolium campestre</i>	<i>Coronilla</i> sp.
<i>Geranium sanguineum</i>	<i>Leontodon autumnalis</i>	<i>Pimpinella major</i>	<i>Sanguisorba minor</i>	<i>Trifolium medium</i>	<i>Coronilla varia</i>
<i>Geranium sylvaticum</i>	<i>Leontodon hispidus</i>	<i>Pimpinella saxifraga</i>	<i>Sanguisorba officinalis</i>	<i>Trifolium ochroleucum</i>	<i>Cotoneaster</i>
<i>Geum rivale</i>	<i>Lepidium virginicum</i>	<i>Pisum sativum</i>	<i>Sanicula europaea</i>	<i>Trifolium pratense</i>	<i>Crassulaceae</i>
<i>Geum urbanum</i>	<i>Leucanthemum vulgare</i>	<i>Plantaginaceae</i>	<i>Sanicula europea</i>	<i>Trifolium repens</i>	<i>Crataegus</i> sp.
<i>Glecona</i> sp.	<i>Liliaceae</i>	<i>Plantago alpina</i>	<i>Saxifraga granulata</i>	<i>Trifolium</i> sp.	<i>Cytisus nigricans</i>
<i>Globulariaceae</i>	<i>Liliiflorae</i>	<i>Plantago insularis</i>	<i>Scabiosa columbaria</i>	<i>Trifolium tomentosum</i>	<i>Cytisus purgans</i>
<i>Gnaphalium</i> sp.	<i>Linaria repens</i>	<i>Plantago lanceolata</i>	<i>Scabiosa</i> sp.	<i>Troliis europaeus</i>	<i>Cytisus reverchonii</i>
<i>Gypsophyla</i> sp.	<i>Lithodora hispitula</i>	<i>Plantago media</i>	<i>Scrophularia glabrata</i>	<i>Tussilago farfara</i>	<i>Cytisus scoparius</i>
<i>Helianthemum</i>	<i>Lotus allioni</i>	<i>Plantago</i> sp.	<i>Scrophularia nodosa</i>	<i>Urtica dioica</i>	<i>Cytisus</i> sp.
<i>nummularium</i>	<i>Lotus campylocladus</i>	<i>Plumbaginaceae</i>	<i>Scrophularia</i> sp.	<i>Valeriana montana</i>	<i>Cytisus triflorus</i>
<i>Helianthemum</i> sp.	<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Policarpea tennuis</i>	<i>Scrophulariaceae</i>	<i>Valeriana officinalis</i>	<i>Daphne gnidium</i>
<i>Helianthus tuberosus</i>	<i>Lotus uliginosus</i>	<i>Polygala</i>	<i>Scutellaria galericulata</i>	<i>Verbascum</i> sp.	<i>Daphne mezereum</i>
<i>Heracleum sphondylium</i>	<i>Lupinus angustifolius</i>	<i>Polygonaceae</i>	<i>Sedum</i> sp.	<i>Verbascum thapsus</i>	<i>Dodonea</i> sp.

<i>Echinopartum boissieri</i>	<i>Rosa arvensis</i>	<i>Aesculus hippocastanum</i>	<i>Acer</i> sp.	<i>Quercus rotundifolia</i>	<i>Pinus nigra</i>
<i>Erica arborea</i>	<i>Rosa canina</i>	<i>Castanea sativa</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Quercus</i> sp.	<i>Pinus silvestris</i>
<i>Erica cinerea</i>	<i>Rosa</i> sp.	<i>Ceratonia siliqua</i>	<i>Alnus incana</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i>	<i>Pinus</i> sp.
<i>Ericaceae</i>	<i>Rosaceae</i>	<i>Cornus mas</i>	<i>Arbutus andrachne</i>	<i>Salix aurita</i>	<i>Pinus sylvestris</i>
<i>Erinacea anthyllis</i>	<i>Rosmarinus officinale</i>	<i>Crataegus monogyna</i>	<i>Betula pendula</i>	<i>Salix canariensis</i>	
<i>Euonymus europaeus</i>	<i>Rubus</i>	<i>Crataegus oxyacantha</i>	<i>Betula pubescens</i>	<i>Salix caprea</i>	Others
<i>Genista anglica</i>	<i>Rubus caesius</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Betula verrucosa</i>	<i>Salix fragilis</i>	<i>Algae</i>
<i>Genista corsica</i>	<i>Rubus fruticosus</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Betula verrucosa</i>	<i>Salix</i> sp.	<i>Arum maculatum</i>
<i>Genista lobei</i>	<i>Rubus idaeus</i>	<i>Grossularia uva-crispa</i>	<i>Carpinus betulus</i>	<i>Sambucus nigra</i>	<i>Asplenium</i> sp.
<i>Genista pilosa</i>	<i>Rubus</i> sp.	<i>Hedera helix</i>	<i>Castanea sativa</i>	<i>Sambucus racemosa</i>	<i>Athyrium filix-femina</i>
<i>Genista tinctoria</i>	<i>Rubus ulmifolius</i>	<i>Malus silvestris</i>	<i>Coprosma</i> sp.	<i>Sophora chrysophylla</i>	<i>Blechnum penma-marina</i>
<i>Genistella sagittalis</i>	<i>Salvia lavandulifolia</i>	<i>Prunus</i> sp.	<i>Cornus sanguinea</i>	<i>Sorbus aria</i>	<i>Bryophyta</i>
<i>Geranium</i> sp.	<i>Sambucus nigra</i>	<i>Pyrus</i> sp.	<i>Corylus avelana</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Dicranum scoparium</i>
<i>Grossularia uva-crispa</i>	<i>Sambucus</i> sp.	<i>Quercus alnifolia</i>	<i>Corylus avellana</i>	<i>Sorbus domestica</i>	<i>Dryopteris carthusiana</i>
<i>Hedera helix</i>	<i>Sarothamnus scoparius</i>	<i>Quercus petraea</i>	<i>Crataegus laevigata</i>	<i>Sorbus torminalis</i>	<i>Dryopteris filix-mas</i>
<i>Helianthemum croceum</i>	<i>Spartocytisus supranubius</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Crataegus monogyna</i>	<i>Styrax officinalis</i>	<i>Equisetum</i>
<i>Helianthemum</i> sp.	<i>Styphelia tamariceiaie</i>	<i>Quercus</i> sp.	<i>Crataegus oxyacantha</i>	<i>Tilia cordata</i>	<i>Equisetum arvense</i>
<i>Juniperus phoenicea</i>	<i>Teucrium</i>	<i>Rhus coriara</i>	<i>Fagaceae</i>	<i>Tilia platyphylla</i>	<i>Ferns</i>
<i>Laburnum</i> sp.	<i>Teucrium carthaginense</i>	<i>Rosa arvensis</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Tilia</i> sp.	<i>Fungi</i>
<i>Ligustrum vulgare</i>	<i>Teucrium marum</i>	<i>Rosa canina</i>	<i>Fragula alnus</i>	<i>Ulmus montana</i>	<i>Lichens</i>
<i>Lithodora</i>	<i>Teucrium multiflorum</i>	<i>Rosa</i> sp.	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Ulmus</i> sp.	
<i>Lonicera xylosteum</i>	<i>Thymelaceae</i>	<i>Rubus</i> sp.	<i>Humulus lupulus</i>	Coniferous trees	<i>Mosses</i>
<i>Loranthus europaeus</i>	<i>Thymus erba-barona</i>	<i>Sorbus aria</i>	<i>Malus silvestris</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Pellaea ternifolia</i>
<i>Phillyrea latifolia</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Olea europea</i>	<i>Abies pectinata</i>	<i>Polypodium</i> sp.
<i>Phylliraea angustifolia</i>	<i>Vaccinium</i> sp.	<i>Sorbus torminalis</i>	<i>Phillyrea latifolia</i>	<i>Cupressaceae</i>	<i>Polypodium vulgare</i>
<i>Prunus</i> sp.	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Vitis vinifera</i>	<i>Populus</i> sp.	<i>Juniperus nana</i>	<i>Polytrichum attenuatum</i>
<i>Prunus spinosa</i>	<i>Viburnum lantana</i>	<i>Zea mays</i>	<i>Populus tremula</i>	<i>Larix decidua</i>	<i>Polytrichum formosum</i>
<i>Railardia</i> sp.	<i>Viburnum opulus</i>	Deciduous trees	<i>Prunus mahaleb</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>
<i>Rhamnus integrifolia</i>	<i>Viorne lantane</i>	<i>Acer campestre</i>	<i>Prunus spinosa</i>	<i>Picea excelsa</i>	<i>Pteris aquilina</i>
<i>Rhamnus</i> sp.	Seeds and Fruits	<i>Acer platanoides</i>	<i>Quercus faginea</i>	<i>Pinus brutia</i>	<i>Stereum hirsutum</i>
<i>Ribes alpinum</i>		<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Quercus ilex</i>	<i>Pinus canariensis</i>	
<i>Ribes</i> sp.			<i>Quercus petraea</i>		
<i>Ribes uva-crispa</i>	<i>Acer platanoides</i>		<i>Quercus robur</i>		

Article 2 :

Variations de la masse de la carcasse liées à l'habitat chez un grand herbivore révélées par la combinaison de données issues de la chasse et de GPS

MARCHAND P, GAREL M, BOURGOIN G, MICHEL P, MAILLARD D, LOISON A, Habitat-Related Variation in Carcass Mass of a Large Herbivore Revealed by Combining Hunting and GPS Data. Article en révision mineure pour la revue *The Journal of Wildlife Management*.

Abstract – Studies on habitat-performance relationships that require joint data on fitness and habitat use are still scarce in long-lived species. Using data from a southern French population of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.), we proposed an original approach for gaining information on this relationship by combining a fitness proxy (*i.e.* carcass mass) collected on 257 harvested rams with knowledge on habitat use gained from 13 other rams fitted with GPS collars. We first used circles centered on harvest locations with fixed size corresponding to an average ram home range (gained from GPS data) as hypothesized home ranges to evaluate habitat characteristics encountered by harvested animals. Based on this simple approach, we found that the carcass mass of harvested individuals decreased with aspect diversity (-16% from home ranges with the lowest to the highest diversity), with mean slope (- 9.3% between flat home ranges and steep ones) and with decreasing abundance of open areas (-11.3% between the most and the least open areas). We then tested the robustness of our results by simulating circles with variable sizes and centre positions around each harvest location using information from GPS-collared rams. We found similar results confirming that some habitat characteristics that may be related to resources abundance and spatial structure were important drivers of rams carcass mass in this population . Finally we showed that simulated circles of variable sizes and centered on GPS locations captured well the habitat composition of home ranges of GPS-collared rams. Combining different sources of information could hence allow drawing robust inference on key habitats in terms of performance, which is of particular interest to include spatial component and decide on appropriate habitat improvements in wildlife management and conservation plans.

Key-words – body mass, Caroux-Espinouse (France), GPS, habitat-performance relationships, habitat quality, home range, Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.

Introduction

Identifying the drivers of population dynamics has long been a central issue in population ecology, wildlife management and conservation (Caughley, 1977; Gaillard et al., 1998). Long term studies of vertebrates highlighted the complex effects of sex, age, cohort, density and climate on fitness components and population dynamics of large mammals (Sæther, 1997; Gaillard et al., 2000). As these factors often allowed rather good reconstruction of the past variation of population dynamics (Clutton-Brock et Coulson, 2002), the other parameters contrasting life histories of individuals such as acquisition of resources and habitat quality (Van Noordwijk et De Jong, 1986) have been relatively overlooked until the end of the 20th century. However, identifying the habitat characteristics affecting individual performance now appears as a challenging task as ungulate populations, which are often at high density in the northern hemisphere (Côté et al., 2004; Austrheim et al., 2011), face rapid habitat modifications due to global warming and changes in land use, that alter resource availability or quality and habitat structure (Loison et al., 2003; Acevedo et al., 2011; Mysterud et Sæther, 2011).

By identifying which habitat characteristics best explain inter-individual fitness variability (“habitat fitness potential” *sensu* Wiens 1989a), it would be possible to propose a functional definition of habitat quality (Hall et al., 1997; Mosser et al., 2009; Gaillard et al., 2010). Accurate assessments of habitat quality and of the functional relationships between habitat quality and fitness is pivotal for explaining and predicting the temporal dynamics of population distribution under external drivers such as climate and land use changes (Pulliam, 1988). Thus, it may constitute a significant contribution to ecological niche analyses and improvement of habitat suitability models (Pulliam, 2000; Titeux et al., 2007). Some habitat characteristics were demonstrated to significantly contribute to variation in fitness, most often in interaction with density and climatic variability (*e.g.* Pettorelli et al. 2003b, 2005; Dugger et al. 2005). However, the habitat characteristics influencing fitness are not only expected to be species-specific but also to differ between and within populations of the same species. Indeed, individuals from different species/populations and within populations have different needs in terms of diets (Tixier et Duncan, 1996; Marchand et al., 2013), are experiencing contrasted habitat characteristics, and have different social and anti-predator constraints shaping how they exploit their environment (see for example Nilsen et al. 2004 and McLoughlin et al. 2007 for contrasted results in two populations of roe deer *Capreolus capreolus*). There is therefore a need to improve our knowledge on habitat-performance relationships at several spatial scales and from individuals to species (Gaillard et al., 2010).

Studies on habitat-performance relationships are still relatively scarce, particularly at the individual scale, one reason being that joint information about fitness and habitat use are difficult to acquire in wild populations of long-lived species (Gaillard et al., 2010). Indeed, estimating survival, reproduction and habitat use require long term monitoring of marked individuals and major investments in field work and telemetry equipment. However, in ungulates, body mass has been shown to correlate with variation of most life history traits related to fitness such as reproductive parameters (Hewison et Gaillard, 2001; McElligott et al., 2001; Garel et al., 2009b) and juvenile or adult survival (Loison et al., 1999a; Côté et Festa-Bianchet, 2001). Therefore, studies of factors influencing body mass variation provide relevant insights on major determinants of fitness variation and

on their consequences on population dynamics. The importance of landscape structure (Myrsterud et al., 2002; Zannèse et al., 2006; Hewison et al., 2009), habitat composition (Coulson et al., 1997) and quality (Myrsterud et al., 2002; Pettorelli et al., 2002, 2003a) was for example emphasized for shaping body mass variation between populations or sub-populations of ungulates.

At the scale of the individual animal, information on body mass could thus be used in addition to the knowledge on individual habitat use, gained in particular from telemetry data (Cagnacci et al., 2010b), to connect space use to demographic performance. We proposed here a simple approach, allowing to achieve this task by combining two independent datasets, i.e. measures of body mass performed by hunters and information on habitat use derived from GPS monitoring, using data from a population of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.). Because we had no accurate knowledge on habitat use from harvested individuals, we hypothesized their home range to be a circle, whose size and position could be determined from information on harvest locations and on the distribution of home ranges sizes determined from the monitoring of GPS-collared rams. In this paper we assessed the contribution of habitat characteristics within hypothesized circular home ranges around a harvest location for explaining inter-individual body mass variation while accounting for the other factors well known to influence body mass such as age, season and year (Gaillard et al., 2000). The robustness of our first results regarding circle size and position around harvest locations and the ability of circles to provide relevant information on the habitat characteristics within home ranges of GPS-collared rams were then assessed.

We then tried to identify habitat characteristics related to body mass variation at the individual scale. Based on previous studies on mouflon diet (Hofmann, 1989; Cransac et al., 1997b; Marchand et al., 2013), we expected the availability of grass-rich areas to be positively correlated with individual carcass mass. We also expected a positive correlation between body mass and the local diversity in terms of topography, which could be a proxy both for small-scale changes in plant phenology and quality (see *e.g.* Myrsterud et al. 2001). Furthermore, steep terrain could have a direct, mechanical negative effect on animal body mass by inducing movement costs (*e.g.* Lachica et al. 1997). We hence expected habitat and topographic attributes and/or diversity to be related to body mass variation in Mediterranean mouflon rams.

Study area

Data were collected in the Mediterranean mouflon population inhabiting the Caroux-Espinouse massif (43°38'N, 2°58'E, 17,000 ha, 118-1,124 m a.s.l.), at the southern edge of the Massif Central, in southern France (Figure 23). In this low mountain region mostly composed with metamorphosed rocks (> 90% of the study area), relief delimits structures following two east-west oriented valleys that delineate long south or north-facing slopes deeply indented by steep north-south oriented valleys. The main components of mouflon diet in this population (*i.e.* grasses, but also forbs and shrubs; Cransac et al. 1997b) were principally located in open areas covered with moorlands, pastures, meadows, and artificial cultures devoted to wildlife (59 non irrigated parcels, mean area [\pm SD] = 0.278 \pm 0.217 ha, total area = 16.4 ha, planted with a mix of grasses and cereals [*Festuca* sp., *Dactylis* sp., *Lolium* sp., *Triticum* sp. and *Avena* sp.] by local hunting managers). These areas (hereafter

called grass-rich areas) were indeed selected by mouflon as feeding sites (Baudière, 1970; Cransac et Hewison, 1997). Plateaux (areas with slope ≤ 10 and altitude ≤ 900 m above sea level, Figure 23) were largely covered with coniferous trees (35%) and grass-rich areas (42%). The proportion of deciduous trees (beech *Fagus sylvatica*, chestnut tree *Castanea sativa*, and holm oak *Quercus ilex*) increased as slope did (39% within slopes between 10 and 20° vs. 66% in slopes $> 20^\circ$), whereas the ratio of grass-rich to rocky areas in open habitats decreased (84% in slopes between 10° and 20° vs. 49% in slopes $> 20^\circ$, Appendix 2.A). Climatic conditions were at the crossroads of three biogeographic influences : oceanic (in the North and West), Mediterranean (in the South) and mountain influences.

The mouflon population has been monitored by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage since 1974. It originated from 19 individuals (9 males and 10 females) released between 1956 and 1960 in the wildlife reserve situated in the central part of the massif (1704 ha, Figure 23). This population probably exceeds 2500 individuals nowadays with pregnancy rate of adult females reaching 90% (Garel et al., 2005a). In the absence of large predators and competitors (wild boar [*Sus scrofa scrofa*] and roe deer were the other ungulate species present in the massif), the population of mouflon was managed by harvesting based on annual quotas since 1973.

Methods

Harvest data

Hunting occurred from the beginning of September to the end of February, except in the wildlife reserve where it was forbidden. Stalking was the most common practice for males harvesting and resulted in a selective harvest of largest-horned males (for details on hunting practices, see Garel et al. 2007). Assuming that potential biases induced by the selective harvest of males were limited (see *Discussion*), we used data collected from 257 adult males from 4 to 12 years-old (14 cohorts from 1993 to 2006) stalked during 5 hunting seasons : 2005 and 2007-2010. Hunters were accompanied by hunting guides who recorded date, age, GPS coordinates and carcass mass. Carcass mass was measured with a digital hanging scale (± 200 g) and was recorded as either as full carcass mass (including rumen content ; $n = 23$), partially eviscerated carcass mass (with heart, liver and lungs present ; $n = 20$), or eviscerated carcass mass minus bleedable blood ($n = 214$). Because of strong isometric relationships between these 3 measures of carcass mass (Appendix 2.B), we transformed all full and partially eviscerated measures into eviscerated carcass mass, following previous work on chamois *Rupicapra rupicapra* (Garel et al., 2009a). Harvesting date was transformed to Julian date with day 1 beginning on 1 September, the beginning of hunting season. Age was estimated based on counts of horn growth annuli (Geist, 1966). Shot animals were stalked during the legal hunting season, according to dates and hunting quotas fixed by the Préfecture de l'Hérault , and tagged with an official reference number in agreement with the French environmental code (Art. R425-2 to 425-13). No additional animals were harvested for the purpose of this study.

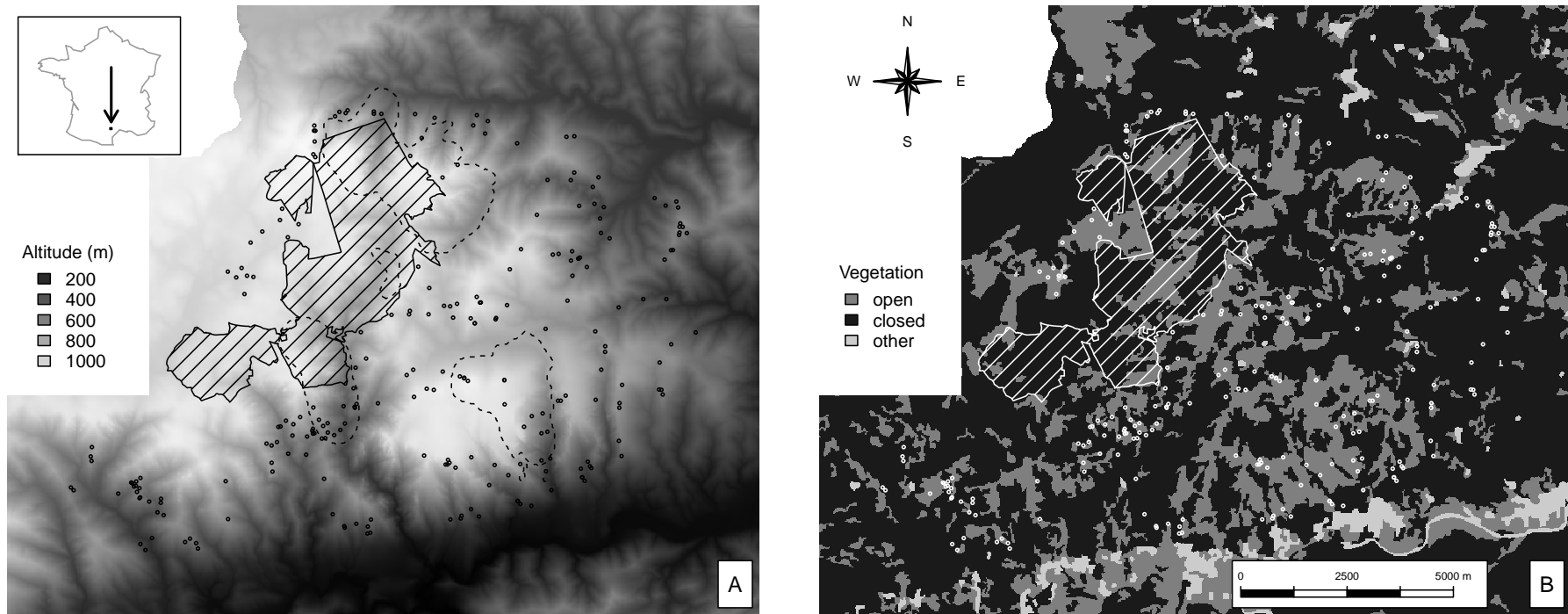


FIGURE 23 (A) Digital elevation model and (B) Vegetation cover (for details on vegetation classification, see Garel et al. 2007), of the range of Mediterranean mouflon population from the Caroux-Espinouse massif (altitude range = 118-1,124 m a.s.l.).

The situation of the study site in France is given in top left corner. The harvest locations are symbolized by empty circles. The area shaded with horizontal lines represents the wildlife reserve (1704 ha). The areas surrounded by black dashed lines represent the total range covered by the 95% kernel home ranges of the 13 GPS-collared rams from which data on habitat use allowed building hypotheses on home ranges and investigate habitat-body mass relationships in harvested individuals.

Computing Individual Home Ranges

To estimate habitat characteristics that could influence body mass of harvested individuals, we used information on home ranges provided by the monitoring of 13 GPS-collared adult rams (from 2 to 10 years of age). They were captured during the springs of 2006-2010 as part of a long-term population monitoring program. Rams were baited to traps with salt in 3 areas representative of the diversity of climatic influences and of habitats found in our study area (see Figure 23A and Table 6 for details). All the animals were treated according to the ethical conditions detailed in the specific accreditations delivered to the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage by the Préfecture de l'Hérault (prefectorial decree n°2009-014) in agreement with the French environmental code (Art. R421-15 to 421-31 and R422-92 to 422-94-1). All efforts were particularly made to reduce animal's time handling and stress. These 13 rams were fitted with Lotek GPS collars 3300S (revision 2; Lotek Engineering Inc., Carp, Ontario, Canada) that were scheduled to record animal locations at intervals of 20 min on 2-days periods (recording period) 1-3 times per month, for about 1 year ($n = 4079 \pm 1492$ GPS locations [mean \pm SD]). This monitoring provided information on habitat use of GPS-collared rams (distribution, average size and seasonal variation of mouflon home ranges; see Figure 23A, Table 6 and *Results* for details).

As a first step to defining habitat characteristics possibly encountered by harvested individuals, we used a circle centered on the harvest location and whose size was the average annual home range of GPS-collared rams (Table 6 and Figure 24A).

In a second step, the robustness of the results gained from this simple approach was evaluated using a new circular home range whose centre was located based on an azimuth α_i and a distance from the harvest location Δ_i , and whose size was delineated based on a new radius (r_i). α_i was a value between 1 and 360 degrees randomly picked from a uniform distribution. Δ_i and r_i were derived from areas (A_{Δ_i} and A_{α_i} , respectively) randomly picked from normal distributions whose parameters were the mean and the variance of the 50% and 95% kernel home ranges of GPS-collared individuals, respectively (Figure 24B). In following this approach, we were able to delineate home ranges similar in size to GPS-collared individuals and consistent with the intensity of use within individual home ranges corresponding to the probability of harvesting an individual in the highly used area, *i.e.* the 50% kernel of its home range. This procedure was simultaneously run for each harvest location and repeated 1000 times. We therefore obtained 1000 potential home ranges for each of the 257 harvested rams.

As a final evaluation, we assessed the ability of circles with variable sizes and centre positions to provide reliable estimates of habitat characteristics found within the real home range of GPS-collared animals. Specifically, we compared the observed habitat characteristics within 95% kernel home ranges of GPS-collared individuals with the distribution of simulated habitat characteristics within circles which radius were derived from areas randomly picked in the distribution of 95% kernel home ranges of GPS-collared individuals (see Table 6) and centered on each animal location (one circle for each animal location).

As a final validation step, we assessed the ability of circles with variable sizes and positions to provide reliable estimates of habitat characteristics found within the real home range of GPS-collared animals. Specifically, we compared the observed habitat characteristics within kernel 95% home ranges of GPS-collared individuals with the distribution of

TABLEAU 6 Characteristics of the home ranges of 13 GPS-collared rams whose data were used to describe the habitat characteristic that a harvested ram encountered.

Days refers to the number of days a GPS-collared ram was monitored. Fixes refer to the number of fixes taken during the same period. Fixed-kernel home ranges were computed using *ad hoc* method for smoothing parameter. Divasp is the diversity of 8 aspect classes, slope is the average slope, open is proportion of open area in a home range, VRM is a vector ruggedness measure, divslope is diversity of 10°-slope classes. Significant differences between the actual home range composition for each variable and the distribution of the same variable for random home ranges (variable-sized circles centered on animal locations) revealed by randomization tests (P-values < 0.05; see *Methods* for details) are indicated by a “*”.

id	Age (years)	Days	Fixes	Kernel	Kernel	Kernel 95% home range characteristics				
				95% (ha)	50% (ha)	divasp	slope (°)	open	VRM	divslope
1100	3	247	2527	282	66	2.04	22.5	0.326	1.12	1.36
1304	2	427	5807	286	83	2.03	23.2	0.375	1.20	1.35
1452	>6	281	3101	308	64	2.05	22.1	0.319	1.08	1.37
1472	6	312	2728	537	42	1.97	28.4	0.376	1.64	1.15
1541	4	386	4040	281	71	1.60	20.9	0.624	0.64	1.37
1542	>4	457	5913	210	38	1.75	20.6	0.451	0.46	1.28
1551	6	428	5425	299	55	2.06*	22.0	0.266	1.04	1.36
1552	>7	414	5083	338	66	1.75	18.9	0.511	0.35	1.35
1554	5	435	5028	285	70	1.68	19.9	0.583	0.67	1.37
1632	5	428	5865	172	35	1.79	26.2	0.557	1.43	1.25
1814	7	245	1978	356	81	1.93	28.5	0.321	1.83	1.15
1937	5	324	3224	387	67	2.04	23.3	0.342	1.20	1.34
974	10	240	2306	388	67	2.04	24.5	0.382	1.32	1.32

simulated habitat characteristics within circles which radius were derived from areas randomly picked in the distribution of kernel 95% home ranges of GPS-collared individuals (see Table 6) and centered on each animal location (one circle for each animal location).

Habitat Characteristics

The only vegetation map that encompassed all harvest locations (source : Occupation du sol LR 1999 – 2006 / SIG LR project ; www.siglr.org ; resolution = 25m) classified rocky and grass-rich areas into open habitats. However, because of a strong gradient of abundance of grass-rich areas with slope (see *Study area* and Appendix 2.A), proportion of open habitats and mean slope within home ranges together were a proxy of abundance in grass-rich areas within home ranges. Mean slope, diversity of slope, diversity of aspect, and mean ruggedness were derived from a digital elevation model (source : BD ALTI ©dataset of the Institut Géographique National ; resolution = 25m). We defined slope in 10° intervals from 0 to $\geq 30^\circ$ and aspect classes as North, North-East, East, South-East, South, South-West, West, North-West, and computed diversity of slope and aspect using Shannon-Wiener information criteria H' (Hanski 1978 ; Appendix 2.C). Mean ruggedness within home ranges was assessed using mean vector ruggedness measure (VRM ;

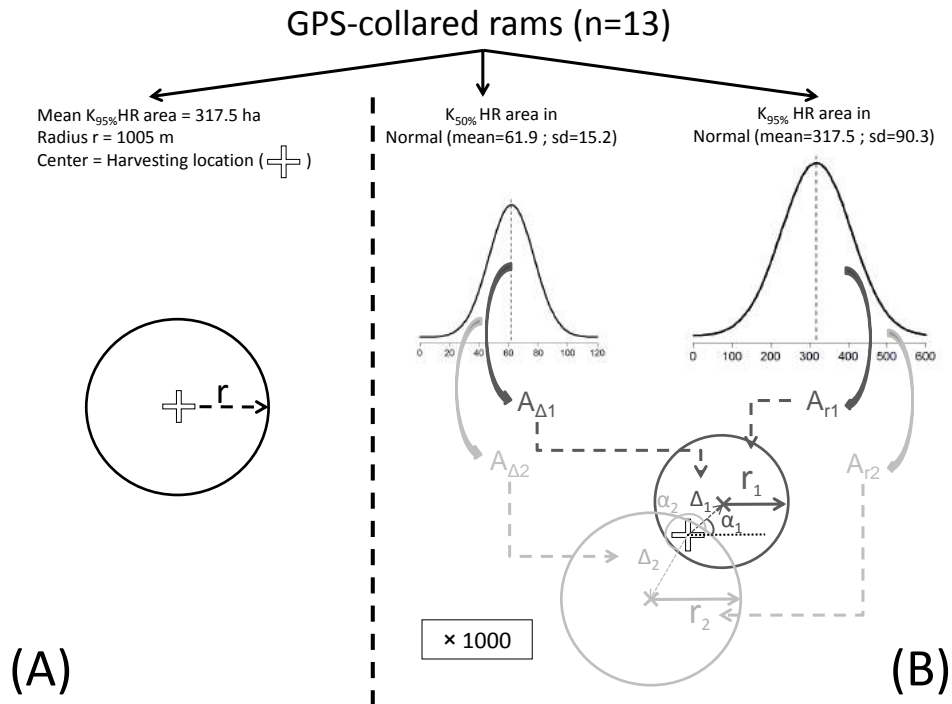


FIGURE 24 Computational procedure used to determine home range composition of 257 mouflon rams harvested between 2005 and 2010 in the Caroux-Espinouse massif (southern France).

(A) First, home range of each harvested ram was hypothesized as being a circle centered on its harvest location with a radius of 1005 meters, corresponding to the average 95% kernel home range area ($K_{95\%}$ HR, 317.5 ha; fixed 95% kernel and ad hoc method for smoothing parameter) of 13 mouflon rams fitted with GPS collars (Table 6). (B) For each harvested individual, a new circular home range was determined by defining a new centre position, based on an azimuth α_i randomly picked in the 360° surrounding the harvesting location (α_i follows a uniform distribution) and on a distance from the harvest location Δ_i , and a new radius r_i . Δ_i and r_i were derived from areas A_{Δ_i} and A_{r_i} randomly picked in the normal distributions whose parameters were the mean and the standard deviation of the distributions of the 95% kernel (mean = 317.5 ha, SD = 90.3 ha) and 50% kernel ($K_{50\%}$ HR, mean = 61.9 ha, SD = 15.2 ha) home range areas of the 13 GPS-collared individuals, respectively ($r_i = \sqrt{\frac{A_{r_i}}{\pi}}$ and $\Delta_i = \sqrt{\frac{A_{\Delta_i}}{\pi}}$). The procedure was represented for 2 simulations (dark and light gray, respectively) and for a given harvest location. It was simultaneously run for each of the 257 rams included in the analysis and repeated 1000 times.

Sappington et al. 2007; Appendix 2.C). Correlations between these covariates was low (all correlation coefficients were < 0.43 , none were statistically significant).

Statistical Analyses

We first determined a baseline model describing carcass mass variation based on animal age, date of harvest, and cohort effects before investigating the influence of habitat characteristics. Age was included in our models as a linear and quadratic term to account for the leveling off of the increase of body mass with age. We also included date of harvest as a linear and quadratic term because body mass was expected to change throughout

the hunting season due to rutting activities (Mysterud et al., 2004; Garel et al., 2011a). Young individuals are the most sensitive part of population and conditions encountered during the year of birth generally have long-lasting consequences known as “cohort” effects (Lindström, 1999; Gaillard et al., 2000; Solberg et al., 2004). We accounted for a cohort effect both as a factor and as a continuous covariate (14 different years of birth) because a previous study reported a strong linear decrease in cohort mass over time in this population in response to both selective harvesting and loss of favorable habitats (Garel et al., 2007). We based our model selection on Akaike’s Information Criterion with second-order adjustment (AIC_c) to correct for small sample bias. When the difference in AIC_c between two models was more than 2, the model with the lowest AIC_c was selected (Burnham et Anderson, 2002). Among the set of models with $\Delta AIC_c < 2$, we used Akaike weights to compare the relative performance of models in addition to the absolute AIC_c values (Burnham et Anderson, 2002). Weights can be interpreted as the probability that a model is the best model, given the data and the set of candidate models.

Once we determined the baseline model, we compared it with the set of potential models including all combinations of the 5 habitat characteristics ($n = 32$). In the simple approach based on fixed-sized circles centered on harvest locations, we determined the relative importance of each variable by summing the Akaike weights across all the models where each variable occurs, the standard errors, and the 95% confidence intervals (95% CI) provided by a model-averaging procedure (Burnham et Anderson, 2002). Residuals were inspected to detect non-linear effects and potential interaction among the best covariates (data not shown).

Next, we fitted the set of habitat-based models previously described for each of the 1000 potential habitat datasets gained from circles with variable size and center position around each harvest location. Because of model selection uncertainty in each of our simulation, we used multi-model inference approaches (Burnham et Anderson, 2002; Symonds et Moussalli, 2011). To highlight the importance of each habitat variable, mean relative importance (mean cumulative relative importance of models including each variable) and relative frequency of occurrence of each variable in AIC_c selected models were retrieved. Finally, the bootstrap estimators, standard errors (using equations 4.2 and 4.5 from Burnham et Anderson 2002, respectively; see Appendix 2.C), and 95% CI of each habitat parameters were computed in accordance with model frequencies determined by simulations (Burnham et Anderson, 2002).

The relevance of circles with variable sizes and positions around animal locations to provide relevant information on home range characteristics within homes ranges of GPS-collared individuals was assessed using randomization tests (Edgington et Onghena, 2007). For each GPS-collared individual, the distribution of the values of each habitat characteristic was obtained from the second procedure previously described (variable-sized circles) but with one circle centered on each animal location. For each habitat characteristic and each GPS-collared ram, a randomization test allowed to determine if the observed value within the real 95% kernel home range was in accordance (null hypothesis) or significantly differed (two-sided alternative hypothesis) from the distribution of simulated habitat characteristics within these circles.

All analyses were performed using R version 2.15.1 (R Development Core Team, 2013), packages “adehabitatMA” and “adehabitatHR” (Calenge, 2006) for the computation of habitat variables and of home range composition, respectively, package “ade4” for

randomization tests (Dray et Dufour, 2007) and package “MuMIn” (Bartoń, 2013) for modeling procedures.

Results

Average 95% and 50% annual home range sizes (\pm SD ; computed using fixed kernel with an ad hoc method for smoothing parameter) were estimated to 317.5 ± 90.3 hectares (range = [171.7 ; 537.2]) and 61.9 ± 15.2 hectares (range = [34.7 ; 82.8]), respectively, and their distributions followed a normal distribution (Shapiro-Wilk normality tests : $W = 0.921$, p-value = 0.26 and $W = 0.894$, p-value = 0.11). Home ranges were rather stable through the year : the mean overlap (\pm SD) between seasonal home ranges (fixed kernel 95% and ad hoc method for smoothing parameter, with spring = April-June, summer = July-September, autumn = October-December and winter = January-March) was $89.8 \pm 2.5\%$.

The baseline model describing habitat-independent carcass mass variation included age (quadratic term), harvesting date and cohort as explanatory variables (Table 7). Ram carcass mass increased up to 8-10 years and then leveled off at older ages (Table 8 for model-averaged parameters and Figure 25A). Carcass mass declined linearly with harvesting date with an average 16.4% (4.3 kg) decline in mass between 2 September and 26 February (Figure 25B). A model including cohort as a factor had much less support than the model including a linear effect, which indicated a 26.4% (6.9 kg) decline over 14 years (Figure 25C).

Using circles of fixed size centered on harvest locations, multicollinearity between the habitat covariates was low (variance inflation factors ranged from 1.056 to 1.32). Three habitat characteristics had a high relative importance : diversity of aspects (0.99), the mean slope (0.79) and the proportion of open areas (0.78, Tables 7 and 8). Rams with home ranges including high diversity of aspects had lower carcass mass than rams with homogeneous home ranges (Figure 26A). Carcass mass decreased by 16% (4.1 kg) of the average rams carcass mass in our sample between extreme values of aspect diversity. Steep home ranges also were found to be less favorable than flat ones (Figure 26B) leading to a 9.3% (2.4 kg) decrease in carcass mass when rams were exposed to extreme values of slope average. Finally, home ranges with high proportions of open areas were found to influence carcass mass of male mouflon positively (Figure 26C), with carcass mass increasing by 11.4% (2.9 kg) from the least to the most open home range. Diversity of slope classes and ruggedness had much less support in our analysis (Tables 7 and 8).

Models using habitat covariates derived from variable-sized circular home ranges provided similar results as using fixed-sized circles centered on harvest locations. Two models, both including the diversity of aspects and mean slope and one also including the proportion of open areas were frequently in the set of models with the lowest AICc values (Table 4). The probability of one of these two models being selected was 0.735. Diversity of aspects, mean slope and proportion of open areas occurred in 87.8%, 84% and 37.9% of the 1000 selected models, whereas diversity of slope and VRM only occurred in 8.1% and 4.7% of them, respectively. The mean cumulative relative importances of the models in which diversity of aspect, mean slope and proportion of open areas occurred were 0.767, 0.661 and 0.510, respectively. The negative effects of diversity of aspects and mean slope on carcass mass variation were again strongly supported, as well as the absence of

TABLEAU 7 Results for modeling carcass mass of mouflon rams (n=257) harvested between 2005 and 2010 in the Caroux-Espinouse massif (southern France) using model selection for a baseline model based on age, harvest data and cohort without habitat variables and for habitat models added to the selected baseline model.

Habitat characteristics were computed using fixed-sized individual home ranges centered on harvest locations of rams. K = number of parameters, LL = log-likelihood, $w_i = AIC_c$ weights. Models beginning by a + included the selected "baseline model" := age+age²+date+cohort. Habitat covariates are diversity of aspect classes (divasp), mean slope (slope), proportion of open areas (open), vector ruggedness measure (VRM), and diversity of slope classes (divslope). Only models with $\Delta AIC_c < 10$ are presented for habitat characteristics.

Models	K	LL	AIC _c	ΔAIC_c	w_i
Null	2	-760.8	1525.6	92.0	
age + age ²	4	-733.0	1474.3		
age	3	-736.5	1479.0	4.7	
age + age ² + date	5	-723.9	1458.0		
age + age ² + date ²	6	-723.8	1460.0	2	
age + age ² + date + cohort	6	-716.5	1445.3		
age + age ² + date + cohort(factor)	18	-711.9	1462.8	17.5	
+ divasp + slope + open	9	-704.4	1433.6		0.286
+ divasp + slope + open + divslope	10	-707.1	1435.1	1.54	0.134
+ divasp + slope + open + VRM	10	-707.2	1435.3	1.68	0.125
+ divasp + slope	8	-709.7	1435.9	2.29	0.092
+ divasp + open	8	-710.1	1436.7	3.10	0.061
+ divasp + slope + open + VRM + divslope	11	-706.8	1436.7	3.13	0.060
+ divasp + open + divslope	9	-709.0	1436.8	3.19	0.059
+ divasp + slope + divslope	9	-709.5	1437.8	4.15	0.036
+ divasp + slope + VRM	9	-709.6	1437.9	4.31	0.034
+ divasp + open + VRM	9	-710.0	1438.7	5.15	0.022
+ divasp + open + VRM + divslope	10	-709.0	1439.0	5.35	0.020
+ divasp	7	-712.3	1439.1	5.49	0.019
+ divasp + slope + VRM + divslope	10	-709.4	1439.8	6.15	0.013
+ divasp + divslope	8	-711.6	1439.8	6.20	0.013
+ divasp + VRM	8	-712.1	1440.9	7.26	0.008
+ divasp + VRM + divslope	9	-711.5	1441.8	8.18	0.005

relationship with ruggedness (VRM) and diversity of slopes, whereas the positive effect of open areas was less obvious (95% CI including 0; Tables 8 and 9).

The investigations on 1000 simulated datasets with circles of variable sizes and positions around harvesting locations provided similar results as using circles centered on harvesting locations with fixed size. Two models, both including the diversity of aspects and mean slope, with proportion of open areas for the second one, frequently displayed the lowest AIC_c value for each simulated dataset and were consequently selected in our set of models (Table 9). Whatever home range size and position, the probability for one of these two models to be selected was 0.735. Among the 32 models combining habitat characteristics, their mean relative importance were the highest (respectively 2.26 and 2.08 more than the third top model and 5.4 and 5.0 more than the baseline model). Diversity of aspect, mean slope and proportion of open areas occurred in 87.8%, 84% and 37.9% of

the 1000 selected models, whereas diversity of slope and VRM only occurred in 8.1% and 4.7% of them, respectively. The mean cumulative relative importance of the models in which diversity of aspect, mean slope and proportion of open areas occurred were 0.767, 0.661 and 0.510, respectively. The parameter estimates (standard errors [SE] and 95% CI) obtained on the 1000 replications were -4.686 (SE = 1.546; 95% CI = [-7.229; -2.144]) for diversity of aspects, -0.064 (SE = 0.018; 95% CI = [-0.094; -0.034]) for mean slope and 0.693 (SE = 0.627; 95% CI = [-0.340; 1.725]) for proportions of open areas. The negative influences of diversity of aspects and mean slope on carcass mass variation were again strongly supported, as the absence of relationship with ruggedness (VRM) and diversity of slopes (Table 9).

Finally, habitat characteristics within the real home range of GPS-collared rams were comparable with the distribution provided by variable-sized circular home ranges centered on animal locations with one exception (Table 6). Diversity of aspect for animal ID 1551 significantly differed from the distribution of habitat characteristics in simulated home ranges.

TABLEAU 8 Parameter estimates for the habitat variables expected to explain variation in body mass of 257 mouflon rams harvested between 2005 and 2010 in the Caroux-Espinouse massif (southern France).

Estimates, unconditional standard errors (SE) and 95% CI were obtained from model-averaging (fixed-sized circular home ranges with 1005 m radius) or from a multi-model inference approach (circular home ranges with variable size and position around harvest locations, see *Methods* for details). Habitat characteristics were computed using fixed-size (1005-m radius) circular home ranges centered on locations of harvested animals, Figure 24A). Habitat covariates are diversity of aspect classes (divasp), mean slope (slope), proportion of open areas (open), vector ruggedness measure (VRM), and diversity of slope classes (divslope).

Variables	Relative importance	Fixed-sized circular home ranges centered on harvest locations			Circular home ranges with variable size and center position around harvest locations		
		Estimates	SE	95% CI	Estimates	SE	95% CI
age		2.30	0.82	[0.69; 3.91]			
age ²		-0.12	0.05	[-0.22; -0.02]			
date		-0.02	0.01	[-0.03; -0.01]			
cohort		-0.53	0.16	[-0.83; -0.22]			
divasp	0.99	-8.20	2.48	[-13.06; -3.34]	-4.69	1.55	[-7.23; -2.14]
slope	0.79	-0.09	0.04	[-0.18; -0.01]	-0.06	0.02	[-0.09; -0.03]
open	0.78	3.51	1.66	[0.26; 6.76]	0.69	0.62	[-0.34; 1.725]
VRM	0.29	34.30	76.38	[-115.41; 184]	1.71	2.49	[-2.38; 5.80]
divslope	0.34	-1.31	1.50	[-4.25; 1.63]	-0.09	0.10	[-0.26; 0.09]

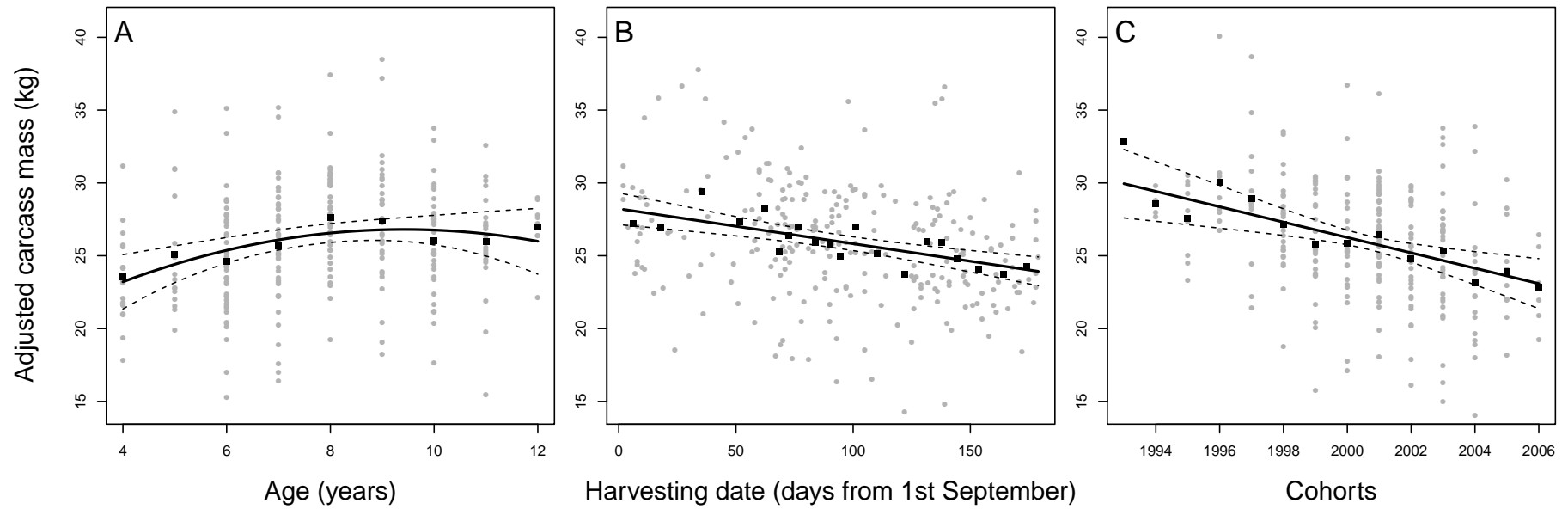


FIGURE 25 Variation in adjusted carcass mass (kg) of mouflon rams harvested between 2005 and 2010 in the Caroux-Espinouse massif (southern France) in response to age (A), harvesting date (days from 1 September, B) and cohorts (C).

Measures of eviscerated carcass mass are adjusted (hence termed “adjusted carcass mass”) to control for the other variables included in the model (mean values) and represented using light grey filled circles. Solid lines correspond to the linear regressions from the baseline model (defined in Table 7) and dashed lines represent the 95% CI. Black filled squares represent the average adjusted carcass mass for the middle of covariable classes (A-C : 1 unit classes ; B : 5% quantiles). Parameters were computed using fixed home range size and position (Figure 24A).

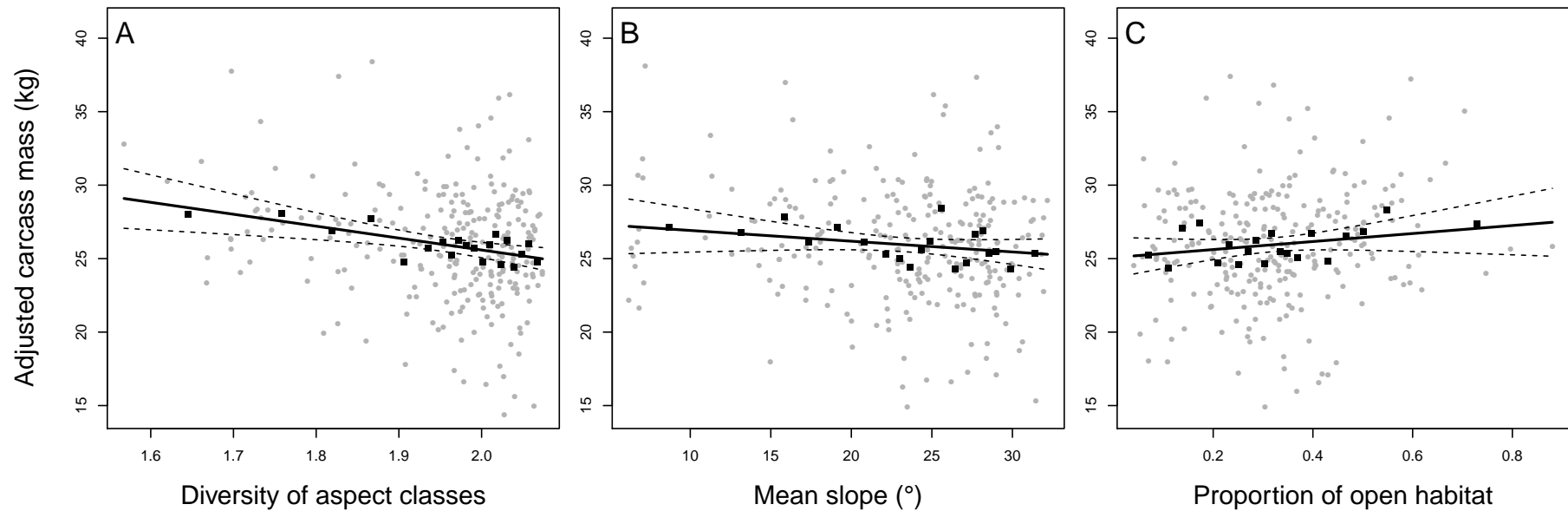


FIGURE 26 Variation in adjusted carcass mass (kg) of mouflon rams harvested between 2005 and 2010 in the Caroux-Espinouse massif (southern France) in response to diversity of aspect (A), mean slope (B) and proportion of open habitats (C) in their home range (fixed home range size and position).

Measures of eviscerated carcass mass are adjusted (hence termed “adjusted carcass mass”) to control for the other variables included in the model (mean values) and represented using light grey filled circles. Solid lines correspond to the linear regressions (top model in Table 7) fitted to the individual data, and dashed lines represent the 95% CI. Black filled squares represent the average adjusted carcass mass for the middle of covariable classes (5% quantiles). Parameters were computed using fixed home range size and position (Figure 24A).

TABLEAU 9 Results of linear model selection on habitat characteristics obtained from 1000 potential home ranges with variable area and position around the culling location of 257 mouflon rams harvested between 2005 and 2010 in the Caroux-Espinouse massif (southern France, Figure 24B).

Models selection probabilities correspond to the number of times each model displayed the lowest AIC_c value among the 1000 simulations (Burnham et Anderson, 2002).

Models	Mean relative importance	Models selection probabilities
+ divasp + slope	0.129	0.455
+ divasp + slope + open	0.121	0.280
+ divasp + slope + divslope	0.058	0.007
+ divasp + slope + open + VRM	0.057	0.015
+ divasp + slope + VRM	0.055	0.010
+ divasp + slope + open + divslope	0.055	0.003
+ divasp	0.054	0.032
+ divasp + open	0.048	0.014
+ divasp + divslope	0.036	0.034
+ divasp + open + divslope	0.034	0.026
+ slope	0.032	0.038
+ slope + open	0.027	0.012
+ divasp + slope + open + VRM + divslope	0.026	0.001
+ divasp + slope + VRM + divslope	0.024	0.000
baseline model	0.024	0.029
+ divasp + VRM	0.023	0.000
+ open	0.020	0.014
+ divasp + open + VRM	0.019	0.000
+ slope + open + VRM	0.017	0.010
+ slope + VRM	0.017	0.009
+ divasp + VRM + divslope	0.014	0.001
+ divslope	0.014	0.005
+ slope + divslope	0.014	0.000
+ divasp + open + VRM + divslope	0.013	0.000
+ open + divslope	0.013	0.004
+ slope + open + divslope	0.012	0.000
+ VRM	0.009	0.001
+ open + VRM	0.008	0.000
+ slope + open + VRM + divslope	0.008	0.000
+ slope + VRM + divslope	0.007	0.000
+ VRM + divslope	0.006	0.000
+ open + VRM + divslope	0.005	0.000

Discussion

Combining data on carcass mass from hunter-harvested rams and data on home range characteristics gained from GPS-collared individuals, we were able to explore habitat-performance relationships in a long-lived species, Mediterranean mouflon. We found that diversity of aspect classes, mean slope and proportion of open areas influenced carcass mass in addition to the linear temporal decrease among cohorts previously reported for this population (Garel et al., 2007).

The influence of mean slope and proportion of open areas within home ranges on rams carcass mass, and the lack of relationship with ruggedness suggested that body mass variation in mouflon rams could be mainly influenced by abundance and structure of foraging resources whereas the direct costs imposed by topography for movements and

increased vigilance in rugged habitats (Hayes et al., 1994) could be less predominant. Indeed, open habitats in flat areas and moderate slopes were mainly composed of heather and broom moorlands, meadows, pastures and artificial cultures devoted to wildlife, with high proportions of grasses, forbs and shrubs, *i.e.* abundant food for mouflon (Baudière, 1970; Cransac et al., 1997b), whereas widespread rocky areas from steep slopes might provide less favorable foraging conditions. In Norway, aspect diversity was assumed to provide a higher diversity in phenological developmental stages than homogeneous landscapes and to extend the period of access to newly emergent high-quality forage (Myrsterud et al., 2001). This may explain the positive influence of topography diversity on body mass of red deer in an area where the diversity of plants and distribution of favorable vegetation types, which also were expected to be influenced by topography, were fairly homogeneous. We found here an opposite influence in Mediterranean mouflon rams. In our Mediterranean area with a limited altitude range, infrequent, low and fast-thawing snowfall, a high diversity of aspect may only have limited influence on plant phenology and quality compared with Norway. In addition, ruminants that primarily graze rely on the intake of large quantities of slowly-digestible food that strongly constraint their daily energy intake, rather than on high quality food (Wilmshurst et al., 1999). However, our work was based on a rather coarse land cover map that did not allow to distinguish all habitat types within open areas with some being more (e.g. pastures, heather moorlands) or less (e.g. rocky areas) favorable for mouflon (Baudière, 1970; Cazau et al., 2011). In addition, detailed information on spatial structure in population density and resources abundance, heterogeneity and quality between and within each habitat type, or on patterns of habitat selection and foraging behavior of rams, were not available in our study area and most likely contribute in explaining body mass variations. Although our approach allowed us to identify some habitat characteristics that contribute to influence rams body mass based on previous knowledge on this population and species requirements (Wakelyn, 1987; Cransac et al., 1997b; Garel et al., 2007; Marchand et al., 2013), further research with more detailed information on resources spatial structure and habitat quality, and relying on the monitoring of animals fitted with GPS collars is required to better explore and firmly conclude on the underlying factors explaining spatial variation in mouflon body mass.

Our approach gave nonetheless promising results in exploring habitat-performance relationships despite the absence of data on habitat use of harvested individuals. The relevance of harvesting data is often questioned because of biases (Martínez et al., 2005) despite their common use in ecological and management studies (Solberg et Sæther, 1999; Morellet et al., 2007). Here, hunting intensively occurred in all the habitats where mouflon live and where hunting is permitted so that all possible habitats in our study area can be reasonably assumed as equally sampled. Because largest-horned (also bigger) rams are preferentially harvested and selection should be easier in open than in forested areas, a stronger selection for bigger rams in open areas could be expected. However, the strong habitat heterogeneity (aspect, slope, and vegetation types) in the study area prevents the existence of correlations between the composition of the entire home range (*e.g.* proportion of open habitats) and the characteristics of the habitat where mouflon were harvested. Besides, GPS data provided the basic knowledge on species home range like size, intensity of use and pattern of seasonal variation, necessary to evaluate the consistency of the results provided by our approach. Simulations on home range sizes and positions allowed accoun-

ting for uncertainty on these parameters and their expectable inter-individual variation (McLoughlin et Ferguson, 2000; Börger et al., 2006). The analysis of these data confirmed most of the results gained from the approach with fixed-size circular home range centered on harvest locations. The ability of circles around animal locations to provide relevant information on habitat characteristics within home ranges of monitored individuals was also confirmed, giving strong support to our approach in identifying key habitat components in terms of body mass.

Management Implications

Our approach could hence help improving the management and conservation of numerous species. Indeed, fitness-related parameters are currently collected by wildlife management agencies and private hunting organization (see Gaillard et al. 2010 for a set of fitness indices), and information on individual habitat use (*e.g.* home range size) can often be found in the literature. Data necessary to implement such analysis are accordingly already available. By allowing managers/conservationists to identify the habitat characteristics explaining spatial variation of these fitness-related parameters, our approach could first help deciding on the most appropriate habitat improvements. It could also allow defining functional units in populations with homogeneous conditions in terms of key habitat characteristics for body mass, decide on the appropriate management within them, and hence integrate spatial component in management plans. Finally, recording temporal fluctuations of body mass in spatial units previously defined could allow assessing the equilibrium between population and their habitat. As such, body mass could thus be used as an indicator of ecological change (*sensu* Morellet et al. 2007).

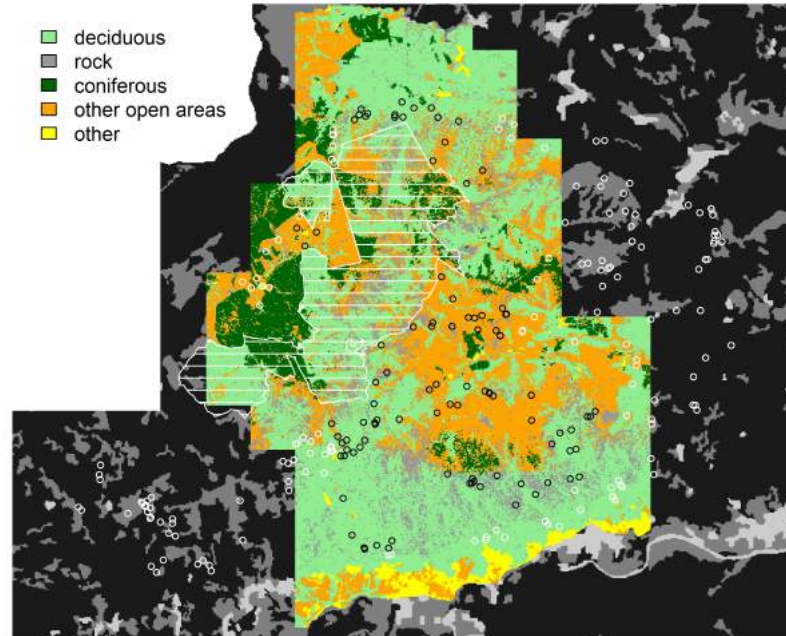
Acknowledgments

We warmly thank all the hunters and guides of the Groupement d'Interêt Environnemental et Cynégétique and of the Office National des Forêts for collecting carcass mass and culling locations in the Caroux-Espinouse massif. We are grateful to the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (SD 34 and D.E.R) and numerous trainees for their technical support for trapping and tagging moufflons using GPS. We thank the Observatoire Grande Faune et Habitats and all the professionals, volunteers and trainees for providing data for isometric relationships between measures of carcass mass. We acknowledge SIG-LR association and S. Gasc for providing vegetation maps and some of the prefectorial decrees, respectively. We gratefully acknowledge Evelyn H. Merrill, Steeve Côté, Mathieu Basille and an anonymous referee for their very helpful comments on previous drafts of this paper.

Appendix 2.A

A second land cover map, covering 60% of the total covered by circles around harvest locations, was used to give a better description of habitat types in our study area (see *Study area*) and help in the interpretation of our results. This map was derived from the processing (K-means unsupervised classification) of a SPOT satellite image taken in July 2005 and field validation (resolution = 25 m, Tronchot 2008). It allowed in particular to

distinguish rocky areas (gray) from other open areas (orange) and to distinguish deciduous (light green) from coniferous forests (dark green). Unfortunately, it could not be used to better distinguish habitat types within circles centered on harvest locations since more than 60% (159/257) of these circles included areas that were not described in this second map (white circles).



Appendix 2.B

Appendix 2.C – Equations used in the manuscript

Shannon-Wiener information criteria H' (Hanski, 1978)

$$H' = -\sum_{i=1}^n (p_i \times \ln(p_i))$$

where p_i is the proportion of class i and n is the number of classes. H' equals 0 when there only one class is represented in a sample and reach its maximum when all the classes are present and equally represented.

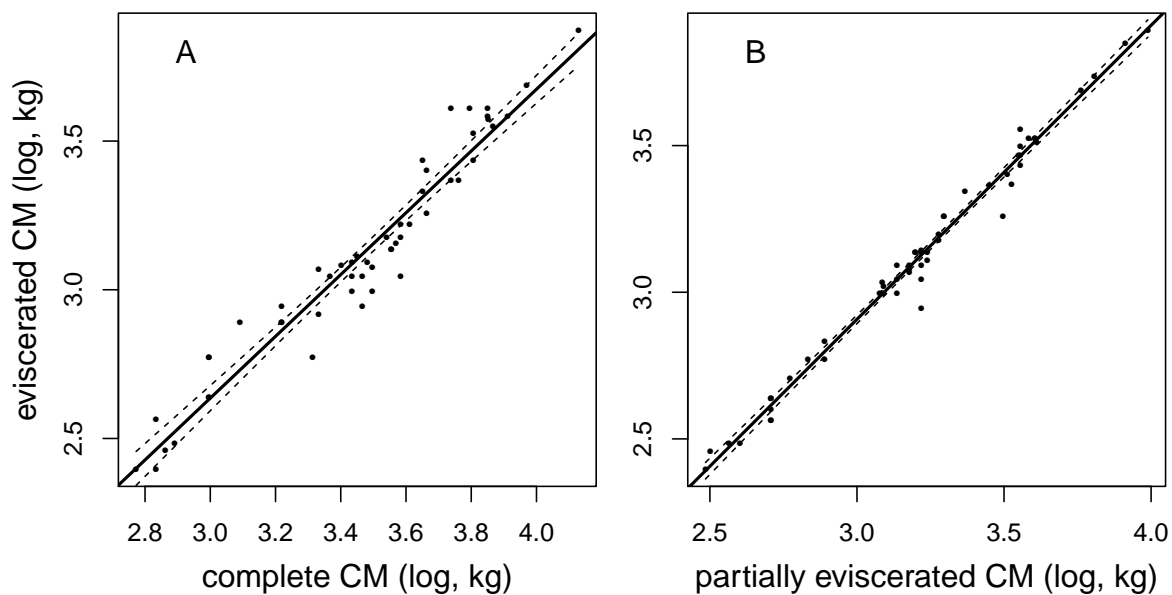
Vector Ruggedness Measure VRM (Sappington et al., 2007)

$$VRM = 1 - \frac{\sqrt{(\sum_{i=1}^n (x_i))^2 + (\sum_{i=1}^n (y_i))^2 + (\sum_{i=1}^n (z_i))^2}}{n}$$

where $x = \sin(\alpha) \times \sin(\beta)$, $y = \sin(\alpha) \times \cos(\beta)$, $z = \cos(\alpha)$, $\alpha = \text{slope}$, $\beta = \text{aspect}$, computed with a 3×3 grid cells neighborhood so that $n = 9$ in our case. VRM ranges from 0 (flat) to 1 (most rugged).

Isometric relationships between eviscerated carcass mass (CM, kg, log-transformed) and (A) complete carcass mass (kg, log-transformed) and (B) partially eviscerated carcass mass (*i.e.* with heart, liver and lung, kg, log-transformed) in Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) harvested in the Bauges mountain range (45°40'N, 6°13'E, 350-2,217 m above sea level, A : n = 45 ; B : n = 55).

Plain and dashed lines represented predictions and 95% confidence intervals from linear regressions (A : intercept = -0.399 [SE = 0.144], slope = 1.013 [SE = 0.042], r = 0.966 ; B : intercept = -0.099 [SE = 0.057], slope = 1.002 [SE = 0.018], r = 0.992). No difference was found between sex-specific relationships (data not shown).



Model averaged estimates in bootstrap approaches :
Equation (4.2) from Burnham et Anderson (2002)

$$\hat{\theta} = \sum_{i=1}^R \hat{\pi}_i \hat{\theta}_i$$

where $\hat{\theta}$ = model averaged parameter estimate, R = number of considered models (R = 32 in our case), $\hat{\pi}_i$ = model *i* selection frequency, $\hat{\theta}_i$ = parameter estimate given model *i*.

Model averaged standard errors of parameters in bootstrap approaches :
Equation (4.5) from Burnham et Anderson (2002)

$$SE(\hat{\theta}) = \sum_{i=1}^R \pi_i \sqrt{var(\hat{\theta}_i|g_i) + (\theta_i - \bar{\theta})^2}$$

where $\hat{\theta}$ = model averaged parameter estimate, R = number of considered models (R = 32 in our case), π_i = model *i* selection frequency, $var(\hat{\theta}_i|g_i) + (\theta_i - \bar{\theta})^2$ = mean square error of given model *i*.

Partie IV

SÉLECTION DE L'HABITAT DANS L'ESPACE ET DANS LE TEMPS



Article 3 :

L'ordre de priorité importe dans l'interaction entre déterminants externes et internes de la sélection de l'habitat : réponses sexe- et activité-spécifiques aux variations saisonnières du risque et des ressources

MARCHAND P, GAREL M, BOURGOIN G, DUBRAY D, MAILLARD D, LOISON A, Order of priority matters in the interplay between external and internal drivers of habitat selection : sex- and activity-specific responses of mouflon to seasonal variation in risk and resources. Article en préparation.

Abstract – In large herbivores, the balance between conditions providing either foraging resources or cover from predation risk and harsh weather has been revealed as one of the primary drivers of habitat selection. However, few studies have investigated how spatial scales and activity states shape sex-specific responses to this food/cover trade-off while accounting for temporal variation in predation risk (*e.g.* hunting), resources, environmental conditions and individuals' own traits and states. We tried to fill this gap by studying continuous temporal change in habitat selection of 30 GPS-collared Mediterranean mouflon ewes and 15 rams (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) in a southern French area (Caroux-Espinouse massif). We considered two scales of habitat selection : (1) 48h home range selection within sub-population area (broad scale) and (2) choice of movements according to activity state of the animal (fine scale). During autumn-winter, when most animals faced with hunting, restricted foraging resources and inclement weather conditions, both sexes included high proportions of deciduous forests and rocky areas providing them cover from predation risk and bad weather conditions whereas foraging habitats (moorlands and plateaux) were avoided, whatever their activity state. By contrast, in spring-summer, rams selected at both broad and fine scales during active periods the foraging habitats, avoiding escape terrains when they were active and selecting such habitats when inactive. During the corresponding lambing period, females made an opposite choice and selected safe areas at both broad and fine scales and switched to the best foraging habitats when weaning of lamb occurred. Finally, in summer, selection of habitats providing cover allow females to limit heat stress during inactive steps. Our findings revealed how scale- and activity-specific adjustments allowed all basic requirements to be fulfilled when the food/cover trade-off was strong. They more generally stressed how the balance between seasonally changing external and internal constraints expected to affect rams and ewes fitness is adjusted in habitat selection of both sexes.

Key-words – habitat selection, seasonal variation, food/cover trade-off, activity, habitat segregation, GPS, Mediterranean mouflon.

INTRODUCTION

The analysis of how, when and why animals select particular habitats is a central issue in ecology, and has become crucial for conservation, given that habitat loss and fragmentation have been identified as major threats to biodiversity (Vitousek et al., 1997; Fahrig, 2003). Habitat selection is indeed not only the primary driver of population distribution but also contributes to individuals survival and reproductive performance, and hence to population dynamics (Pulliam et Danielson, 1991; Gaillard et al., 2010).

Animals confronted with heterogeneous landscapes in both space and time (Holt, 1985; Boyce et McDonald, 1999) continuously assess the resources and conditions available in their surroundings and should select the habitat allowing them to fulfill their internal needs and ultimately to ensure survival and reproduction (Hall et al., 1997). Decisions taken at a given spatio-temporal scale may however depend on resources, environmental conditions and presence of conspecific and predators in the area chosen at broader scales. Habitat selection is hence a complex hierarchical decision-making process (Johnson, 1980; Morris, 1987; Senft et al., 1987; Wiens, 1989b; Bailey et al., 1996; Gaillard et al., 2010) in which trade-offs are common given that foraging and protection attributes are rarely maximised in the same habitat type (Lima et Dill, 1990; Orians et Wittenberger, 1991; Houston et al., 1993; Brown, 1999). In large herbivores, this pervasive food/cover trade-off has repeatedly been reported in empirical studies (*e.g.* Mysterud et Ostbye 1999 in red deer *Cervus elaphus*, Dussault et al. 2005 in moose *Alces alces*). However, the relative importance of each of this trade-off components may vary with spatial scale, the most important factors in terms of fitness being expected to be selected at the highest scales (Senft et al., 1987; Rettie et Messier, 2000). Furthermore, decisions about habitat selection can also vary through time as resources quantity, quality and availability, as well as other ecosystem characteristics (such as presence of predators, or human activities) change seasonally. Again, the time scale is important, as selection criteria can vary at the inter-annual scale, intra-annual scale, and even within-day scale (night versus day; Godvik et al. 2009; McLoughlin et al. 2011; Basille et al. 2012).

In addition to space and time, spatial behaviour should also depend on individuals' own traits (*e.g.* sex and age, Miquelle et al. 1992) and states (*e.g.* reproductive status, Bjørneraas et al. 2011), which modify their energy requirements and susceptibility to risk factors (Ruckstuhl et Neuhaus, 2006). The presence of an offspring at heel is for example a common explanation for females selecting refuge areas during rearing period (*e.g.* Festa-Bianchet 1988 in bighorn sheep *Ovis canadensis*, Ciuti et al. 2006 in fallow deer *dama dama*, Grignolio et al. 2007 in alpine ibex *Capra ibex*). In ruminant herbivores, an overlooked constraint born upon individuals at the daily level is the constraint imposed by their foraging and digestive features (Belovsky et Slade, 1986; Hofmann, 1989; Mysterud, 1998). Indeed, acquisition of energy can be decomposed into food searching, food acquisition and food processing (Hanley, 1982; Cederlund, 1989). The activity pattern of ruminants is consequently characterized by successive foraging and ruminating/resting bouts (Gillingham et al., 1997; Bourgoïn et al., 2011; Pagon et al., 2013), that should influence which habitats are selected at the within home-range scale (Mysterud et al., 1999; Ager et al., 2003; Godvik et al., 2009). Fully exploring how the balance between external constraints (*e.g.* climate, predation risk), individual traits (*e.g.* sex), individuals' own status (*e.g.* reproductive status) and physiological constraints (alternance of for-

ging and ruminating periods) is adjusted at several spatio-temporal scales should allow deciphering how sex-structured populations distribute in space in a dynamic context.

The increasing use of embarked GPS technology and associated recording devices (“bio-loggers”, Ropert-Coudert et Wilson 2005), together with the development of GIS softwares and analytical methods, has greatly improved our ability to understand habitat selection patterns at multiple scales (Cagnacci et al., 2010a). Up to now however, few studies on large terrestrial herbivores have combined information got from activity loggers and GPS fixes (Franke et al., 2004; Bourgoïn et al., 2008; Godvik et al., 2009; Van Moorter et al., 2010; Owen-Smith et al., 2012). In this study, we aimed at determining how activity patterns constrain habitat selection in males and females of a large herbivore, the Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.), in a southern French area (Caroux-Espinouse massif) where two of the main drivers of habitat selection, namely the “predation” pressure (here, hunting) and food abundance/quality, strongly vary through time (contrast between hunting/food restricted versus non hunting/food abundant periods). We took advantage of these recent advances in GPS collars including head motion sensors allowing us to combine the analyses of activity data at the daily scale with location data at both daily and seasonal scales.

We hypothesized that factors determining habitat selection act as a hierarchical cascade from the home range to the within home range scales (Figure 27). At the top of the hierarchy, we expected the combination of hunting occurrence, decrease in food abundance and quality, and inclement weather, to be mostly at play during autumn and winter. The main habitats selected should correspond to refuge and cover areas at the home range scale and we expected marginal between-sex differences (no sex-specific constraints + both sexes disturbed by hunting during this period), and marginal differences between active and inactive behaviour at the within home range scale (predation risk higher than benefits of foraging in open areas and costs of exposure to inclement weather).

When disturbance and predation risks are low (spring and summer ; hunting is over) and forage is abundant and of high quality, we expected the other factors to emerge as more important. Mouflon could be expected to rather select the habitat types providing the best foraging conditions at the home range scale. In addition, habitat selection criteria can then be expected to differ within home ranges between active and inactive phases (Godvik et al., 2009; Bjørneraas et al., 2011), with a selection for protective cover particularly during rumination bouts. Sex-differences should also occur when females have small offspring, especially during the lactation period (Loudon, 1985; Ciuti et al., 2006; Grignolio et al., 2007; Ciuti et al., 2009). We expected females to trade-off favorable foraging conditions with refuge areas (as found in other mountain ungulates : bighorn sheep *Ovis canadensis*, Festa-Bianchet 1988; Berger 1991; Stone’s sheep *Ovis dalli stonei*, Rachlow et Bowyer 1998; mountain goat *Oreamnos americanus*, Hamel et Côté 2007; Alpine ibex *Capra ibex*, Grignolio et al. 2007) and therefore, sex-differences to be greatest in spring.

MATERIALS AND METHODS

Study site and population

Data were collected in the Mediterranean mouflon population inhabiting the Caroux-Espinouse massif (43°38’N, 2°58’E, 17,000 ha, 150-1,124 m a.s.l.), in southern France

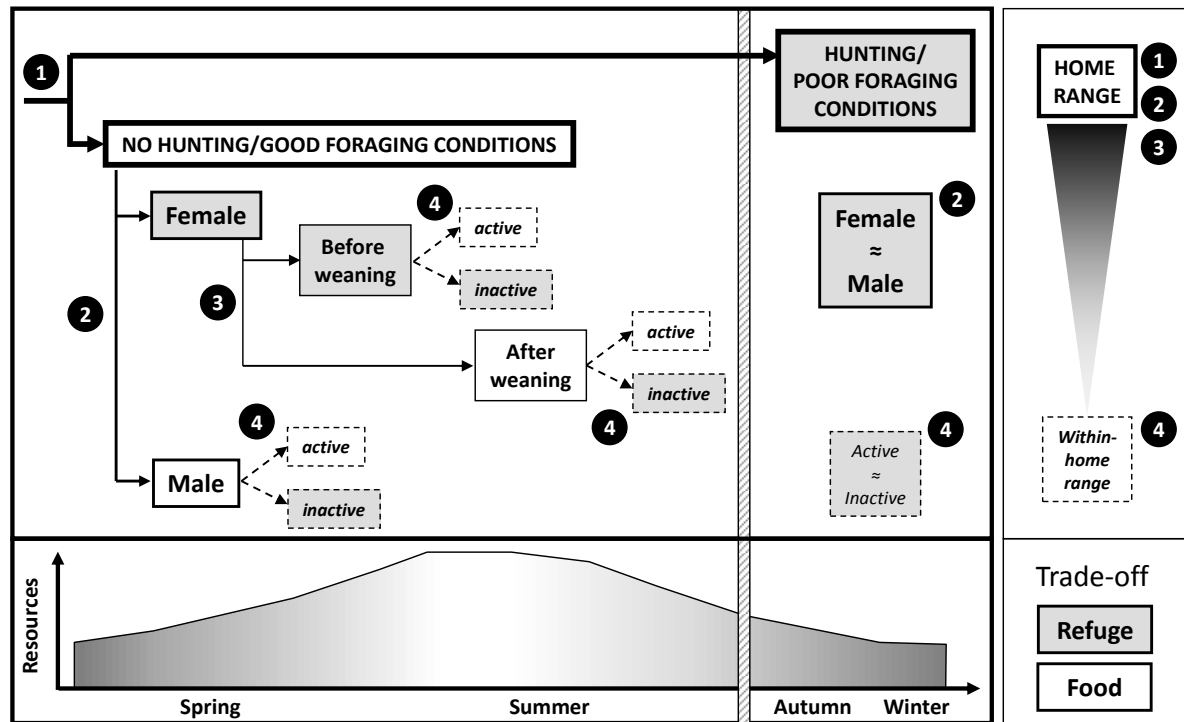


FIGURE 27 Schematic representation of our main hypotheses concerning variations in sex-, scale- and activity-specific habitat selection of Mediterranean mouflon (top left box).

Habitat selection was expected to vary according to temporal variations in the food-cover trade-off resulting from the main constraints affecting large herbivores habitat selection (food abundance/quality, “predation” pressure [here, hunting] and rearing of young for females). The scale at which a specific decision was expected to be taken was indicated by white digits in black circles (see top right box for correspondence) and the expected priority between food and cover conditions for each decision was indicated by background colors (see bottom right box for the meaning of colors).

(Figure 28). The study site was characterized by a Mediterranean climate with both oceanic and mountainous influences (Baudière, 1962). Droughts often happened during summer (Garel et al., 2004) whereas snowfalls during winter were often limited to plateaux and inconstant from year to year.

Since 1973, hunting (stalking and driven hunting) was not only the main source of regulation but also a major factor in this population where behavioural and evolutionary consequences of hunting have been revealed (Maublanc et al., 1992; Garel et al., 2007). During the study period (2003-2010), it occurred from 1st of September to the end of February with on average (\pm SD) 378 ± 109 animals harvested per year, equally distributed between both sexes. Roe deer and wild boar (at low density comparatively to mouflon) were the two other free-ranging ungulates inhabiting this massif. Mouflon had no natural predators in the study area, except for free-roaming dogs, golden eagles (*Aquila chrysaetos*) and red foxes (*Vulpes vulpes*) that may occasionally predate newborns and sick mouflon.

Lambing season ranged from late March to June, with most births occurring from early April to mid-May, and lamb being strongly dependent on ewes until weaning, in

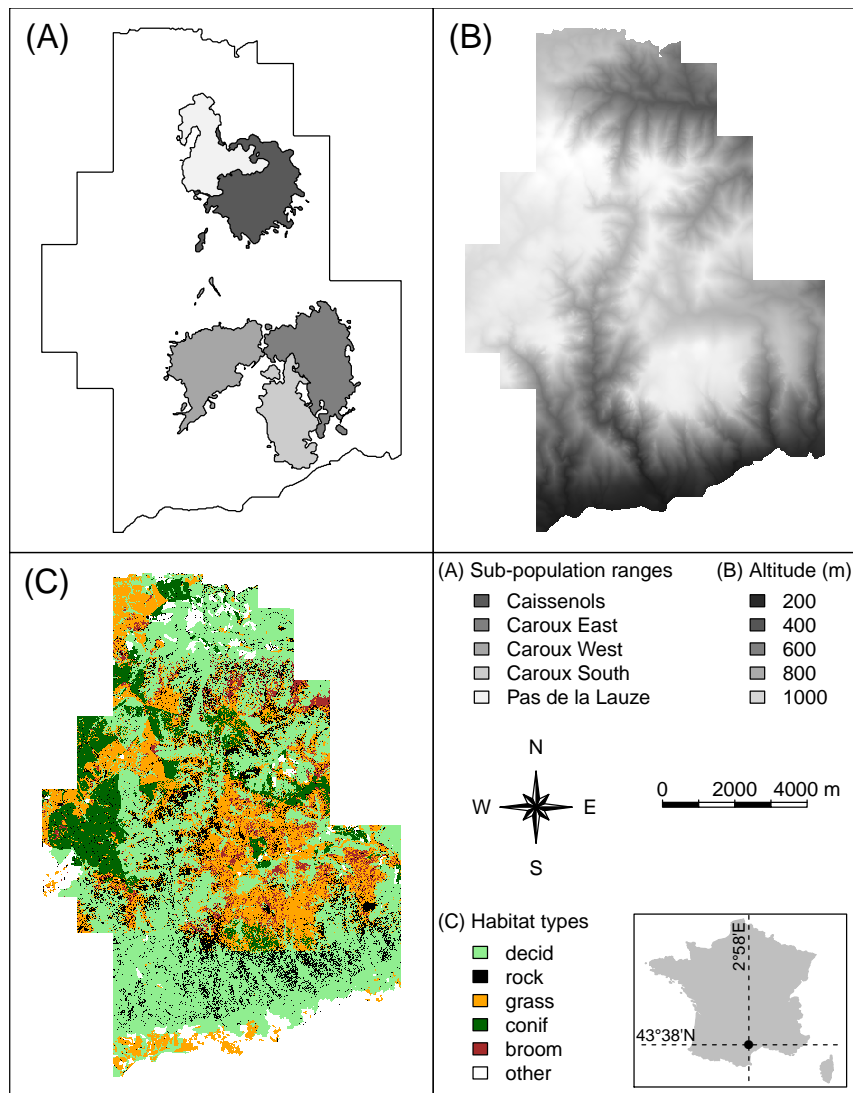


FIGURE 28 Description of the Caroux-Espinouse massif (southern France, inset map in the bottom right corner), where habitat selection by Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) was investigated during 2003-2010 period. (A) Ranges of the 5 sub-populations considered (see Table 10 and *Home ranges selection* for details). (B) Digital elevation model. (C) Habitat types (for details on classification, see Table 10).

Villages and hamlets were grouped in “other” category. This class was excluded from analyses since it represented a tiny proportion of the available areas (on average 0.8%; range = [0.01 ; 1.8]).

end of June (Bon et al., 1993a). We hence considered lambing period as the whole period from birth to weaning, *i.e.* from early April to the end of June. During this period, a high proportion of females reproduce every year (81% of yearlings and 91% of adults, Garel et al. 2005a). The gestation period is of 5 months, implying that most of the ewes were fertilized between early November and mid-December (Garel et al., 2005a), but mouflon rams roam from one female group to another and exhibit courtship behavior from the beginning of October to early January (Bon et al., 1992). As the habitat selection of rams

may be strongly related to females presence and criteria during rutting period, we did not expected specific patterns of habitat use to occur for rams during this period.

Vegetation structure and habitat maps

The vegetation structure was markedly influenced by topography, with deep valleys indenting plateaux (altitude > 900 m a.s.l. and slope < 10°) and originating in steep slopes (Figure 28B), and by land-use changes that occurred during the last decades (Figure 28C and Table 10; Garel et al. 2007). If not exploited for coniferous forestry (*Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *Picea abies*), plateaux were mainly composed with heather moorlands (*Erica cinerea* and *Calluna vulgaris*) and other grass-rich areas (pastures, meadows, artificial cultures devoted to wildlife and blueberry moorlands [*Vaccinium myrtillus*]) providing abundant food for mouflon (*Brachypodium sylvaticum*, *Festuca rubra*, *F. paniculata*, *F. ovina*, *Carex* sp.; Baudière 1970; Cransac et al. 1997b; Marchand et al. 2013). As elevation decreased and slope increased, heather moorlands tended to be replaced by encroaching broom (*Cytisus oromediterraneus*, *C. scoparius*) and fern (*Pteridium aquilinum*) moorlands, providing less favourable foraging conditions for mouflon (Baudière, 1970; Cazau et al., 2011). The bottom of the valleys have been largely colonised by deciduous trees (mainly beech *Fagus sylvatica*, chestnut trees *Castanea sativa*, and evergreen oak *Quercus ilex*), whereas the last uncolonised slopes were composed of rocky areas. Habitat was categorized in 7 significant types encompassing this marked structure and the conditions they provided in terms of forage and cover for predation risk or weather conditions (Table 10). We distinguished two types of grass-rich areas depending on foraging and refuge conditions provided (grass and grass.p; Table 10). Indeed, we expected steep habitat to serve as escape terrain for mouflon (Risenhoover et Bailey, 1985; Wakelyn, 1987). Similarly, we divided rocky areas in two classes (rock : slopes < 30° or rock.sl : slope ≥ 30°) to account for varying degrees of access and visibility. Finally, we distinguished coniferous and deciduous forests. Habitat types were derived from the processing (K-means unsupervised classification) of a SPOT satellite image taken in July 2005 and field validation in a 25 m × 25 m grid (Tronchot, 2008). Slope was derived from a digital elevation model (Figure 28B, resolution = 25 m; source : BD ALTI ® dataset from the Institut Géographique National). Each pixel was characterized by the dominant habitat type.

TABLEAU 10 Characteristics of the 7 habitat types defined to study habitat selection by Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) during 2003-2010 period in the Caroux-Espinouse massif (southern France) and their relative proportions (%) within the 5 sub-populations studied.

For each habitat type, relative expected benefits in term of food/cover hypothesis was reported based on previous knowledge on wild sheep requirements (Geist, 1971; Risenhoover et Bailey, 1985; Risenhoover et al., 1988; Wakelyn, 1987; Cransac et al., 1997b; Marchand et al., 2013). “+” for a positive effect, “-” for a negative effect, “0” for a neutral effect.

Code	Description	Topographic characteristics (mean±SD)		Proportions within sub-population ranges (%)					Predictions		
		Altitude (m)	Slope (°)	Caissenols	Pas de la Lauze	Caroux West	Caroux South	Caroux East	Cover Predation risk	Weather	Foraging conditions
conif	Coniferous trees	998±100	10±7	11.6	9.2	1.5	4.7	1.0	0	++	-
grass.p	Grass-rich areas on plateaux : heather and blueberry moorlands, pastures, meadows and artificial cultures devoted to wildlife with slope < 10° and altitude > 900m a.s.l.	1035±42	5±2	3.1	2.4	8.9	15.8	14.6	--	--	+++
grass	Grass-rich areas in slopes : heather and blueberry moorlands, pastures, meadows and artificial cultures devoted to wildlife with slope > 10° and altitude < 900m a.s.l.	823±224	19±10	15.9	13.1	18.3	6.5	20.5	-	-	++
broom	Broom and fern moorlands	890±130	20±10	5.5	6.1	8.1	2.3	8.0	-	+	+
rock	Rocky areas with slope <30°	846±204	19±8	7.8	3.8	6.0	8.8	5.6	+	-	--
rock.sl	Rocky areas with slope ≥ 30°	738±190	39±7	8.4	10.3	7.9	12.0	8.0	++	-	--
decid	Deciduous trees : beech <i>Fagus sylvatica</i> , chestnut tree <i>Castanea sativa</i> , holm oak <i>Quercus ilex</i> and mixed deciduous patches	674±228	26±10	46.8	53.2	49.1	49.3	42.3	+	++	-

GPS locations and head motions sensors

During the springs of 2003-2009 period, 30 adult ewes and 15 adult rams (≥ 3 years old) were trapped and fitted with Lotek GPS collars 3300S (revision 2; Lotek Engineering Inc., Carp, Ontario, Canada). The information concerning the yearly reproductive status of females was not available. However, more than 90% of ewes > 1.5 years old were reported to be pregnant in this population (Garel et al., 2005a) and only 4 out of 30 GPS-collared ewes were not lactating when captured so that we can reasonably assumed that a large majority of our GPS-collared ewes gave birth during their monitoring. GPS collars were scheduled to record animal locations at intervals of 20 minutes, on identical 48 hours periods for each individual in a specific year (from day 1 at 3h to day 3 at 2h40 UTC), one to four times per month (mean \pm SD = 1.8 ± 1.0 48h recording periods per month per individual) during nearly one year (mean individual monitoring duration \pm SD = 329 ± 122 days). These data were screened for erroneous locations (see Appendix 3.A for details on screening procedure; Bjørneraas et al. 2010) and our analyses were restricted to 48h recording periods for which a minimum of 80% of expected GPS-locations (*i.e.* 115/144 locations) were truly known ($n = 956$; Appendix 3.B). GPS collars also included head motion sensors continuously recording head movements for each 5 min period that we combined with trajectories characteristics (step length and turning angles) to distinguish active and inactive movements (see Appendix 3.A for details).

Home ranges selection

Home ranges used during each 48h period by each individual were derived from utilization distribution (UD; Van Winkle 1975) computed using the Brownian bridge movement model (BBMM; Horne et al. 2007). BBMM is a continuous time stochastic model of movement that incorporates animal's movement path and time between locations to calculate UD, the probability density function providing likelihood of an animal occurring in each unit of a defined area. For BBMM, we used locations recorded by non-mobile GPS collars in the fiels (lost GPS collars or from dead animals; number of collars = 9; number of locations = 7965) to compute GPS location error δ as the mean distance between the centroids of data recorded by a still GPS collar and each of these locations. It was fixed to 24.5 m. The Brownian motion variance σ_m^2 was determined for each 48h trajectory using the maximum likelihood approach developed by Horne et al. (2007). We thus defined home ranges for each 48h period as the set of pixels including 90% of the space use estimated by BBMM, to avoid the inclusion of non-used areas (Börger et al., 2006; Bjørneraas et al., 2012).

Previous studies revealed matching spatial and genetic structure in this population, suggesting the existence of several spatially segregated sub-populations (Maublanc et al., 1994; Martins et al., 2002; Kings et Brooks, 2003; Garel et al., 2007) with specific available ranges. Sex-specific criteria for home range habitat selection and their annual variation at broad scale was hence assessed by comparing habitat use during each 48h period with available sub-population ranges. Each mouflon was assigned to one of the 5 sub-populations according to the site where it was captured and the area it commonly uses (see Figure 28A and Appendix 3.B for details). Then, we defined the available sub-population range as the area including all the home ranges from GPS-collared individuals of the corresponding a specific sub-population (Figure 28A).

In order to determine the criteria for habitat selection within sub-population ranges and their sex-specific annual variation, we computed Manly-Chesson selection ratios for each home range by dividing the proportions of each habitat type in each home range by the proportions of that habitat type in the corresponding sub-population range (Manly et al., 1972; Chesson, 1978; Manly et al., 2002). Standardized selection ratios were obtained by scaling selection ratios between 0 and 1 for each home range. They could be interpreted as the estimated probability that, for any selection event, an animal would choose the focal habitat type over all others, assuming habitat types were all equally available (Manly et al., 2002; McLoughlin et al., 2002). The variations of the standardized selection ratios were modeled for each habitat type and for each sex according to day of year (corresponding to recording day 2, see GPS locations and head motions sensors), using General Additive Mixed Models (GAMMs; Wood 2006). GAMMs were well suited to model both linear and non-linear relationships in habitat selection studies (Aarts et al., 2008). A cyclic cubic regression spline constrained model predictions for the first and last day of year to match. Individual mouflon and sub-population were added as random variables to account for dependency among repeated recording periods. Standardized selection ratios were bounded between 0 and 1 (probability of a specific habitat type to be selected over all others), but sub-populations ranges included habitat types that were not always included in home ranges. A Tweedie family distribution with a logit link was hence used to account for the resulting high number of 0 in the response variable (Tweedie, 1984; Dunn et Smyth, 2005). The Tweedie index parameters were restricted to values between 1 and 2 and estimated within this scale using maximum likelihood method (Dunn et Smyth, 2005). For a given sex, a focal habitat-type was considered as selected or avoided when the Bayesian confidence interval (95% CI; Wood 2006) did not overlap with a reference value, *i.e.* $1/7$, indicating random use of equally available habitat types in sub-populations ranges. An estimated degree of freedom (edf) of the smooth function of 0 indicated a constant selection over the year, an edf of 1 indicated linear yearly variation whereas a non-linear response was indicated by an edf > 1 .

Activity states and fine-scale selection

Based on changes in habitat selection at broad spatial scale, sex-specific ecologically relevant seasons were defined. Sex- and season-specific habitat selection was then estimated for each activity state at the scale of an individual's movement step using Step Selection Functions (SSF; Fortin et al. 2005; Forester et al. 2009). Only truly known 20 min steps were included in these analyses (see Appendix 3.A for details). Each observed GPS location was coupled with 10 random locations considered as available according to the area used by an individual at that time (Boyce, 2006). These 10 locations were sampled from around observed location using the observed step length and turning angle distributions from each sex for the corresponding activity state during a given season (Fortin et al., 2005). Habitat types under observed and random locations were compared using conditional logistic regression and a matched case-control design (Hosmer et Lemeshow, 2000). When calculating robust standard errors (see Fortin et al. 2005 and Forester et al. 2009 for details), autocorrelation was assumed to be strong within each 48h period but steps were considered as independent between two 48h periods. The coefficients provided by the regression model are the log odds ratios for a habitat type being chosen relative

to a reference habitat type for which $\beta = 0$, grass-rich areas in slopes (“grass”, Table 10) in our case. For each sex in each relevant season previously defined, a specific SSF was computed including habitat type, activity state and their interaction as explanatory variables. Non overlapping 95% confidence intervals (based on robust standard errors) within and between habitat types across activity states indicated significant differences in selection.

RESULTS

Home ranges selection

The standardized selection ratios showed marked non-linear annual variation for all the habitat types in both sexes (all p-values < 0.05 and all edfs >1; Figure 29).

Males and females displayed similar patterns of home ranges selection from the beginning of October to the end of February, and particularly during the rutting period when all habitat-specific 95% CI of males and females overlapped. Plateaux (coniferous forests and grass-rich areas) and broom moorlands were consistently avoided by both sexes during this period, whereas rocky areas and deciduous forests were generally selected until December. From the beginning of January, females started to select grass-rich areas situated in slopes.

By contrast, strong differences between sexes appeared during March-September period. Males strongly selected grass-rich areas on plateaux, and avoided deciduous forests and rocky areas, situated in slopes. For females, two successive phases could be distinguished during the same period. From the beginning of March to the end of June, they selected rocky areas (< or > 30°) and grass-rich areas in slopes, whereas they avoided broom moorlands or habitat types situated on plateaux. During July-September period, females no longer selected rocky areas and no longer avoided grass-rich areas.

Activity states and fine-scale selection

According to sex-specific patterns of home ranges selection (Figure 29), we distinguished March-September period from October-February for rams, and March-June, July-September, and October-February periods for ewes when analysing step selection. Grass-rich areas in slopes were fixed as the reference habitat type.

During March-September, the step selection function of rams revealed changes in fine scale habitat selection pattern as a function of activity states (Figure 30A). Both types of rocky areas (slope < or > 30°) were selected during inactive steps and avoided during inactive ones. By contrast, few significant differences between habitat types for a given activity state (only broom moorlands were avoided over the reference habitat type during inactive periods), and no differences between activity states for a given habitat type was found during October-February period (Figure 30B).

During March-June period, as males, females preferentially used both rocky areas but also avoided broom moorlands and deciduous patches during inactive periods (Figure 30C). These latter were rather preferred during active movements, showing that females stayed in slopes during both active and inactive movements. During July-September period, escape terrains were no longer selected during inactive steps, whereas deciduous

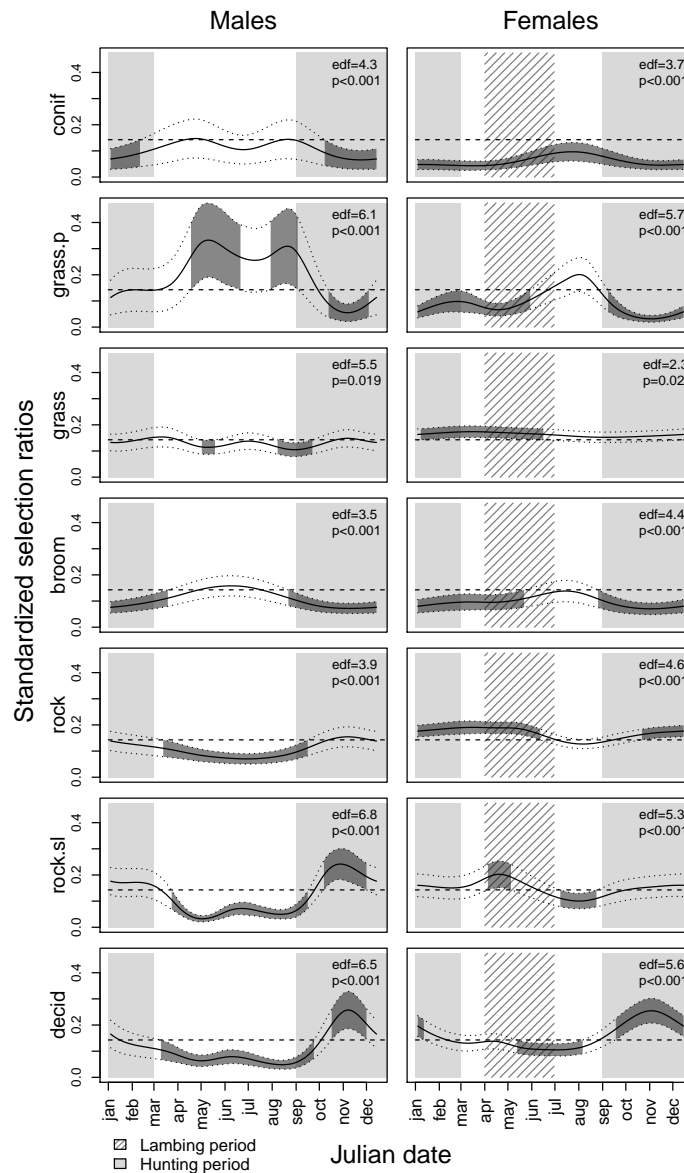


FIGURE 29 Seasonal variation in sex-specific habitat selection of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) within 5 sub-populations situated in the Caroux-Espinouse massif (southern France) during 2003-2010 period.

The relationships between the compositions of 48h and sub-populations ranges (solid line) were modelled for each habitat type (see Table 10) and for both sexes (males : left column ; females : right column) using generalized additive mixed models including individual mouflon as a random factor (n= 956 home ranges). Estimated degrees of freedom of the smooth functions (edf) and associated p-value are reported in top right corners. An estimated degree of freedom (edf) of the smooth function of 0 indicated a constant selection over the year, an edf of 1 indicated linear yearly variation whereas a non-linear response was indicated by an edf > 1. Dotted lines indicated 95% confidence intervals (95%CI). A focal habitat type was considered as significantly selected or avoided (dark gray) when 95% CI did not included 1/7 ; this reference value indicated that the proportion of the habitat used equalled the habitat specific availability (dashed black line). The tickmarks on x-axis indicated the first day of each month.

patches and broom moorlands were chosen over grass-rich areas on plateaux (Figure 30D). Grass-rich areas on plateaux were consequently balanced between activity states. During October-February period, no significant differences were revealed in the use of the different habitat types during females active steps, whereas grass-rich areas on plateaux and broom moorlands were less used than the reference habitat type during inactive ones (Figure 30E). This led to a significant difference in the use of broom moorlands between activity states.

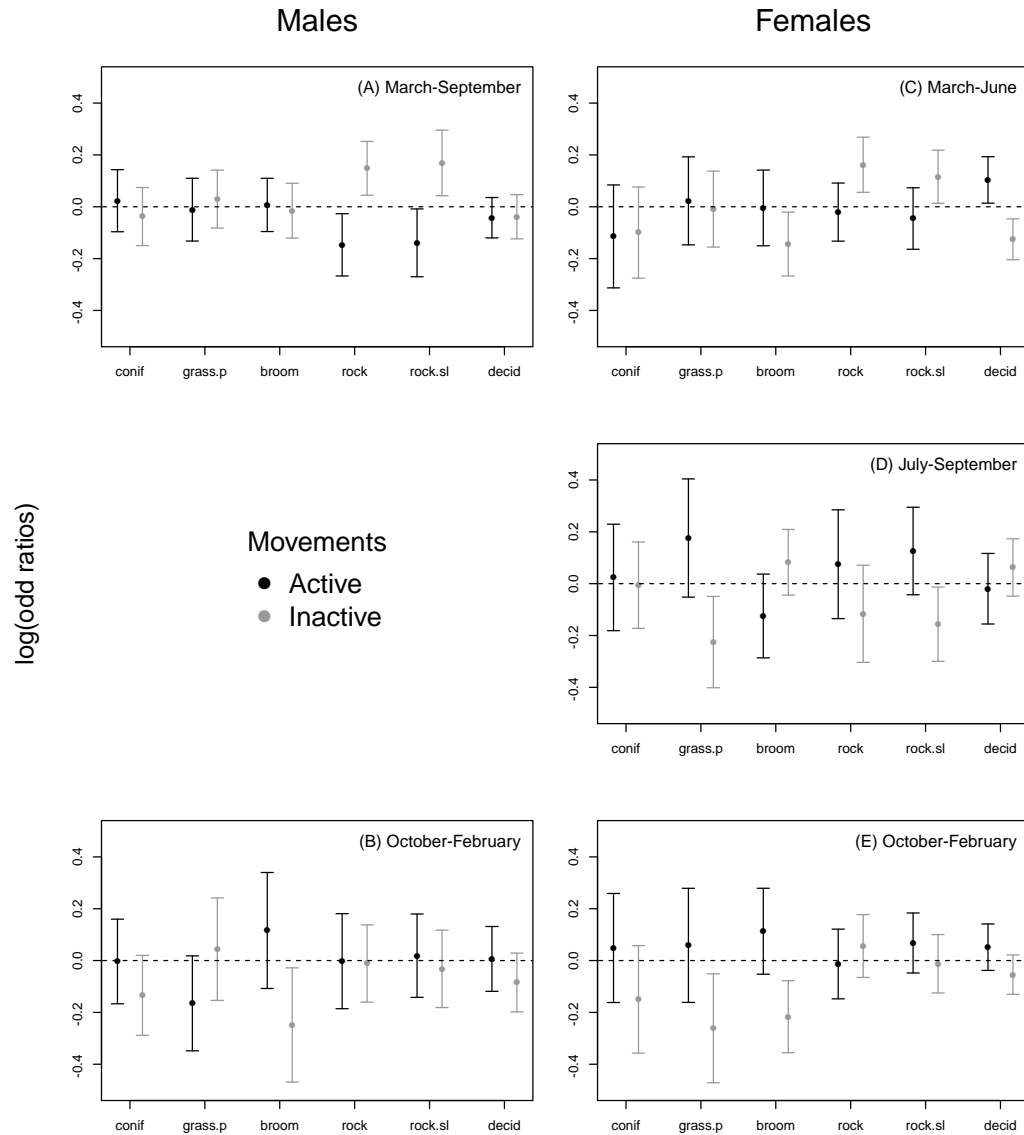


FIGURE 30 Results from sex- and season-specific step selection functions during active (black) and inactive (light gray) movements (see Appendix 3.A for details on activity states) of males (A : March-September ; B : October-February) and females (C : March-June ; D : July-September ; E : October-February) Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* \times *Ovis* sp.) from the Caroux-Espinouse massif (southern France) during 2003-2010 period.

The reference habitat type ($\beta = 0$) is grass-rich areas in slope (grass; see Table 10 for details on habitat types).

DISCUSSION

By investigating scale-dependent seasonal variation in habitat selection of Mediterranean mouflon, we revealed that the relative roles of internal and external drivers of habitat selection varied with season and sex, which was in agreement with our expectations (outlined in Figure 27). Here, we further show that the alternance of activity phases typical of ruminants (rumination and foraging) also imposed a constrain on habitat selection. However, the importance of this activity status was conditional to the attributes of the external drivers (risk and food resources) of habitat selection : when risk was high and spatial heterogeneity in food resources was low (during hunting season), habitat selection did not vary any more with activity levels. Indeed, all individuals then selected refuge and cover areas, overriding the effects of other possible sources of individual differences such as sex and activity status.

Males and females displayed largely divergent strategies when hunting was off, which corresponded to the vegetation growing season (March-September period, Figure 27). Sex specific habitat selection was most pronounced at broad scale, while in both sexes, fine scale habitat selection varied with activity levels. Accordingly, rams gave priority to foraging conditions (grasslands on plateaux ; Baudière 1970) while avoiding cover and escape terrains at broad scale, but within this overall habitat selection patterns, they strongly selected escape terrains at a finer scale. Females had different patterns of habitat selection than males at broad scale during this period of lambing and rearing of young (Bon et al., 1993a), *i.e.* selecting for escape terrains (rocky areas), and suboptimal foraging conditions. At fine scale, like in males, this pattern was reinforced by a selection for rocky areas and against deciduous patches and broom moorlands during inactive steps. While activity-specific or time-related patterns of habitat selection has seldom been studied before in ungulates (but see Godvik et al. 2009; Bjørneraas et al. 2011), broad scale patterns highlighted here are consistent with findings in other wild sheep (bighorn sheep, Festa-Bianchet 1988; Berger 1991, Stone's sheep, Rachlow et Bowyer 1998; Sardinian mouflon *Ovis orientalis musimon*, Ciuti et al. 2009) and more generally in mountain ungulates (mountain goats, Hamel et Côté 2007; Alpine ibex, Grignolio et al. 2007). In species with young adopting the "follower" neonatal behaviour (Pfeffer, 1967; Ciuti et al., 2009), females tend to restrict movements due to the high risk of predation on offspring during the first months of their life. This can be costly as lactation is demanding in terms of energy (Loudon, 1985; Oftedal, 1985). Increase in food intake, higher daily activity rate and higher number of bites have been suggested as behavioural responses allowing females to bear the cost of lactation (Clutton-Brock et al. 1982b; Ruckstuhl et Festa-Bianchet 1998, for this population, see Bourgoïn et al. 2008). An optimal timing and activity-specific changes in ewes habitat selection may also contribute in limiting reproduction costs. Indeed, high proportions of grass-rich areas in slopes were selected during the whole late gestation (January-March, in slopes) or as soon as weaning of lambs occurred (early July, on plateaux), respectively (Bon et al., 1993a). But this latter pattern was modulated by activity-specific adjustments, the favourable foraging conditions being avoided during inactive bouts in favour of habitat types which provide both cover against hot summer conditions, (a major driver of female activity and lamb survival in this population ; Garel et al. 2004; Bourgoïn et al. 2011) and potential risks.

During autumn and winter, *i.e.* period when hunting occurred and when resources and weather were more limiting factors, the absence of marked adjustments of habitat selection at fine scale suggested that avoiding the risk of being harvested and to be exposed to inclement weather conditions (Lima et Dill, 1990; Mysterud et Ostbye, 1999) constrained habitat selection in such a way that animals performed all their activities in safe and cover habitat types (steep rocky areas and deciduous forests, respectively; Cransac et Hewison 1997; Mysterud et Ostbye 1999). In addition, the benefits of foraging in the open patches was at the lowest during this period. Rutting activities may explain this common pattern of habitat selection for both sexes from November to mid-December (Bon et al., 1993a). However, the persistence of this pattern during the whole autumn-winter period raised questions on the underlying factors being at play. Although hunting or environmental conditions may explain this overriding effect over other possible drivers of habitat selection, further research on the other components of sexual segregation (*e.g.* social segregation) or comparing habitat selection in protected and unprotected areas/populations, or under contrasted environmental conditions, may help better understanding the absence of habitat segregation in a species described as sexually segregated all year-round (outside rutting period; Bon 1987; Le Pendu et al. 1995; Cransac et al. 1998).

Our results give nonetheless strong support to the Reproductive Strategy Hypothesis (Bowyer, 1984; Main et al., 1996) by explaining habitat segregation in this species, both in terms of temporal patterns and of resources selected by both sexes. We indeed found seasonal variation in sex-specific patterns of habitat selection with differences that peaked during lambing period. We also showed that rams selected for the best foraging conditions during this period, which benefit growth rate, the formation of energy reserves and horns development, all important in determining male reproductive success (Trivers, 1972; Clutton-Brock, 1988). Females are predicted to trade-off conditions for both lamb survival and resources for lactation, a pattern highlighted here. Singh et al. (2010b) found the Reproductive Strategy Hypothesis to be supported in 4 out of 5 wild sheep species (habitat segregation in Rocky Mountain bighorn sheep *Ovis canadensis* being limited due to a high habitat homogeneity, Ruckstuhl 1998). The Forage Selection Hypothesis, attempting to explain habitat segregation by contrasted foraging needs and predicting habitat segregation to occur year round except during mating period (Beier, 1987; Pérez-Barbería et Gordon, 1999; Ruckstuhl et Neuhaus, 2000, 2002), was not supported by our results, as in most of *Ovis* species (only a partial support in 1 out of 5 species, *i.e.* Dall sheep *Ovis dalli* Corti et Shackleton 2002). Furthermore, these results also supported the hypothesis of Senft et al. (1987) and Rettie et Messier (2000) that suggested that the spatio-temporal scale at which specific resources are selected by individuals could be related to their importance in terms of fitness. They indeed predicted that selection within available landscape should attempt to minimize predation risk whereas foraging conditions should be favoured within home ranges. Accordingly, we found habitat selection within sub-populations ranges to mirror temporal variation in factors expected to affect rams and ewes fitness.

While the time budget of large herbivores has long been described as a succession of foraging and ruminating/resting bouts (Hofmann, 1989; Gillingham et al., 1997), the impact of this physiological constraint on habitat selection has been overlooked so far. Recent advances in movement ecology provided evidence of variable movement modes at multiple spatio-temporal scales (Morales et al. 2004; see Owen-Smith et al. 2010 for a re-

view) that may constitute the basic behavioural units explaining population distribution and dynamics (Morales et al., 2010). However, the relationship between activity/movement patterns and habitat selection received little attention. Our analyses revealed that decisions taken at broad spatial scale could be counterbalanced by fine scale activity-specific habitat selection. As in other ungulates (red deer, Godvik et al. 2009; moose, Bjørneraas et al. 2011), this could be interpreted as a strategy allowing animals to fulfill all their basic requirements in habitat types rarely providing adequate mixture of requirements between food and cover (Orians et Wittenberger, 1991). The activity pattern of mouflon was generally composed of two activity peaks occurring during twilight, their activity rate during daytime and night being seasonally variable (Pipia et al., 2008; Bourgoïn et al., 2011). The fine scale adjustments in both sexes during spring and summer only, despite the absence of large predators, could be explained by the ceasing of the constraint due to human predation allowing individual to select food-rich/risky habitat during active periods, and by the need to avoid heat stress (Garel et al., 2004; Bourgoïn et al., 2011) and risk effects associated with lamb predation (Creel et Christianson, 2008) or ghosts of predators pasts (Byers, 1997) during inactive periods. Further investigating the extent to which temporal variations in external constraints, in individuals' own requirements and in resulting broad-scale decisions influence the strength of the food/cover trade-off and finally the ability of ruminants to fulfil activity-specific requirements may yield novel insights into links between spatial and temporal behaviours in ruminant herbivores (Godvik et al., 2009).

ACKNOWLEDGMENTS

We warmly thank all the professionals from the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (SD 34, Eric Marty, Jeanne Duhayer and Chritian Itty) and numerous trainees for their technical support for trapping, tagging and monitoring GPS-collared mouflons. We also warmly thank Marina Tronchot for providing habitat map, and Mathieu Basille and Floris Van Beest for useful advice for computing step selection functions.

Appendix 3.A : Determining activity states from trajectories and head motions characteristics

We relied on continuous recordings of spatial locations (20 min data) and head motions (5 min data from 2 sensors : X = side to side [horizontal] motions ; HD = proportion of time the animal was head down [for more details, see Bourgoïn et al. 2011]) over a 48h period to determine activity state for each movement step of 45 GPS-collared individuals. We used the method developed by Van Moorter et al. (2010).

GPS raw data processing

GPS locations were first screened for erroneous locations using the method developed by Bjørneraas et al. (2010) with threshold determined based on knowledge on mouflon behaviour so that movements with higher values were unlikely (distance from median position of 10 fixes before and after the focal fix > 1500m ; distance from mean position > 1000m ; incoming and outgoing speed > 1000 m.h⁻¹ and turning angle > 166° ; n = 377

errors; total percentage of screened fixes=0.27%). Since time between two fixes was quite short, isolated missing locations (*i.e.* unsuccessful fixes and removed erroneous locations) were interpolated as the middle of the straight line between previous and next location (Cargnelutti et al. 2007; $n = 4489$ unsuccessful fixes interpolated, *i.e.* 44% of unsuccessful fixes, 3.3% of the total number of fixes). However, we restricted our analyses to 48h recording periods for which a minimum of 80% (115/144) of the data were truly known ($n = 956$; Appendix 3.B).

For each trajectory with 3 consecutive available fixes, step length and turning angle were derived (Turchin, 1998). Five-min data from head motion sensors preceding a location were summed to describe head motions for each 20 min movement recorded. This 4 characteristics of each 20 min step were then combined.

Method

As a first step, k-means clustering was used to identify a given number of group in a set of observations characterized by the 4 variables (Steinley, 2006). As recommended, we first standardized all variable values on their range for each individual and transformed the standardized values to reduce skewness (log-transformation for X motion and step length, logit-transformation for percentage of time with head down). We then performed 10 k-means clustering procedures on the set of movements for which number of horizontal head motions (X), percentage of time head down (%HD), step length (SL) and turning angle (TA) were all available ($n=93417$ movements), fixing successively the number of groups from 1 to 10.

The second step relied on gap statistic, that provided an objective criterion to determine without *a priori* assumptions the optimal number of groups in the set of observations (Tibshirani et al., 2001). It was based on a tolerance value, analogous to the α level of risk in the standard hypothesis testing framework. The higher the tolerance value was, the higher was the strength of evidence for additional clusters. Gap statistic was calculated using tolerance values of 1 and 2 successively to reveal the optimal number of groups in this set of observations.

For a better consistency within states series and to account for the fact that the previous clustering method was only applicable to trajectories with three consecutive locations (required to derive turning angle), the state of a focal movement, defined or unknown after clustering procedure, for which previous and next cluster type were known and different, was corrected : the state of both previous and next movements was also attributed to the focal movement ($n=6232$, *i.e.* 6.7% of the data from clustering procedure corrected).

Results

Four clusters were identified by combining K-means clustering and gap statistic, for both tolerance values (Figure 31A). The representation of the distribution of range standardized and transformed clustering variables for each cluster (Figure 31B) revealed that k-means opposed movements with intense head motions (1-4; high X and %HD values) to movements with fewer head motions (2-3; low X and %HD values). Each class was divided in two according to high (1-2) or low (3-4) turning angle (TA) values. Step length (SL) did not provide meaningful information for clustering procedure. Van Moorter et al.

(2010) obtained comparable clustering results in their illustration of the method with the data from one elk *Cervus elaphus*, so that Owen-Smith et al. (2012) using another method in several ungulates. These four clusters were interpreted by these authors as movements between foraging patches (high activity and high directional persistence, corresponding to cluster 4), foraging movements (high activity and frequent direction changes, corresponding to cluster 1), and movements characterised by few head motions during which feeding was unlikely (corresponding to cluster 2 and 3). The variation of each cluster frequency according to time of the day (all individuals and 48h periods pooled; Figure 31C) confirmed this interpretation. The daily bimodal activity pattern of this species could be observed (Ciuti et al., 2009; Bourgoïn et al., 2011), with two periods of high frequencies for cluster 1 and 4 / low frequencies for cluster 2 and 3, at dawn (7-9h UTC) and dusk (18-20h UTC). Two periods of lower frequencies for cluster 1 and 4 / higher frequencies for cluster 2 and 3 were also revealed during the second part of the night (3-6h UTC) and to a lesser extent during the afternoon (13-16h UTC). It may also be noted that most of the time, the variations of movements with frequent direction changes, *i.e.* clusters 1 and 2, were often preceded in time by comparable variations for clusters 4 and 3, respectively.

Since the interpretation of the differences between cluster 2 and 3 was not straightforward (Van Moorter et al., 2010), since the daily variation of the frequencies of clusters 1 and 4 on one side and of clusters 2 and 3 on the other side, were often comparable while consecutive, we therefore decided to only use 2 activity states, by distinguishing active (=1+4) and inactive (=2+3) movements.

Comparison with another approach used to determine mouflon activity

We compared our approach with the one used by Bourgoïn et al. (2008) on the same population. This latter consisted in calibrating activity data recorded by GPS collars with direct observations of a sample of GPS-collared individuals using a discriminant model. This discriminant model then allowed to predict activity states (active vs. inactive) of all GPS-collared individuals based on data recorded by activity sensors. We preferred the approach developed by Van Moorter et al. (2010) as trajectories characteristics recorded on short time scale could improve our ability to objectively disentangle activity states from large herbivores.

The derived data were obtained by computing activity states for each common 20-min period based on the predictions of the discriminant model with 5-min data. When the same activity state (active or inactive) was predicted by the discriminant model for at least three 5-min periods out of the 4 included in a 20-min period, we considered the individual was active or inactive for the whole 20-min period. We removed data for which the model predicted equal proportions of both activity states.

Applying our approach to the data derived from those used by Bourgoïn et al. (2008), we obtained the same results for 81% of the 102459 data for which comparison was possible. The consistency reached 72% (61221 data) and 93% (41238 data) when the results derived from the discriminant model predicted inactive or active 20-min periods, respectively.

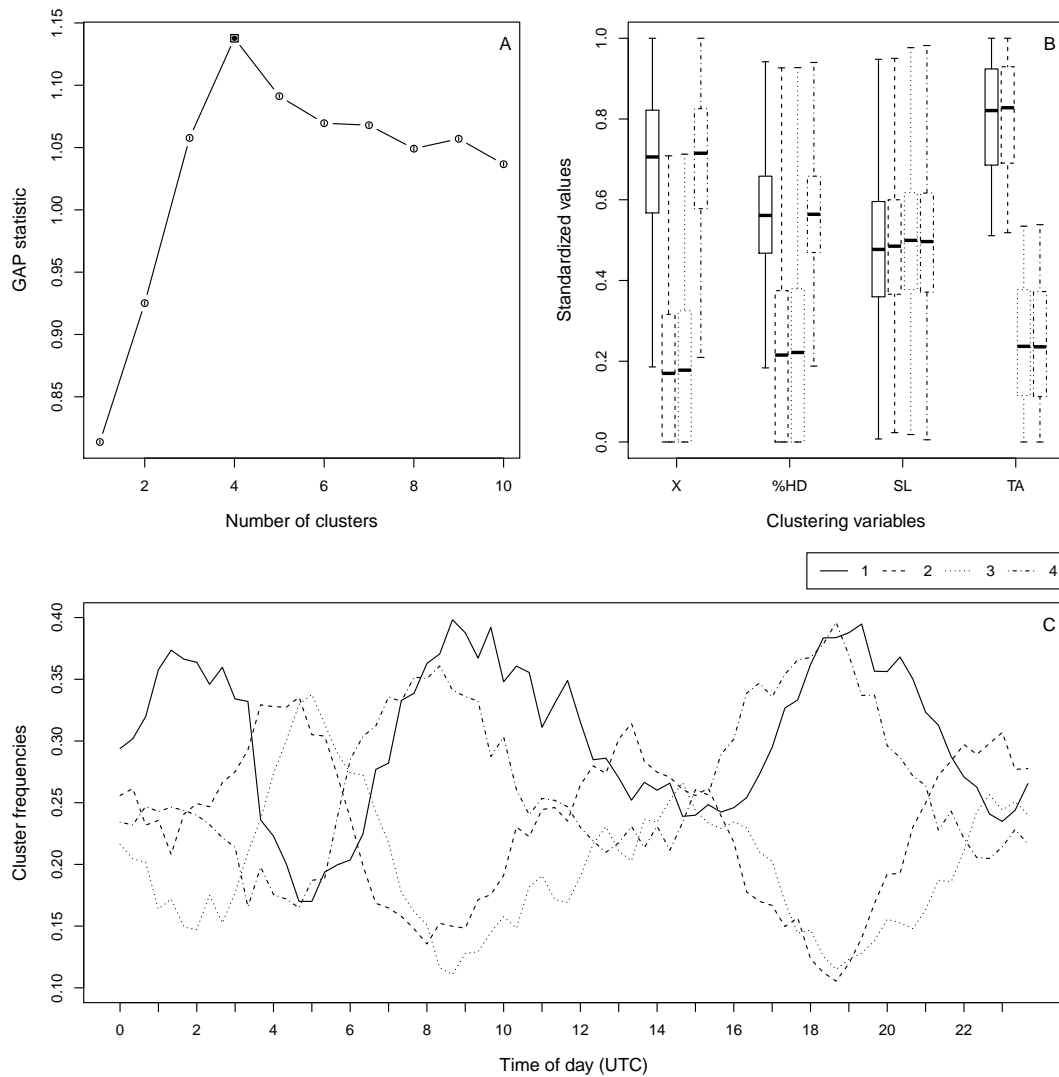


FIGURE 31 Identification of activity states in Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* \times *Ovis* sp.) with similar head motions and movement characteristics by combining k-means clustering and gap statistic (Van Moorter et al., 2010). A : Gap statistic for different number of clusters. The selected number of clusters using a tolerance of 1 and 2 are marked with a black dot and a grey square, respectively. B : Distribution of the standardized values of clustering variables for each cluster type revealed by gap statistic.

For each clustering variable values and each cluster type, horizontal lines (low, thick line and high) represent first, median and third quartile of the distributions, respectively. Vertical lines show either the maximum value or 1.5 times (roughly two standard deviations) the interquartile range (*i.e.* the difference in the response variable between its first and third quartiles) of the data. X = horizontal head motions; %HD = percentage of time the animal was head down within 20 min periods head down; SL = Step length between consecutive locations; TA = turning angle). Cluster 1 = solid line; Cluster 2 = dashed line; Cluster 3 = dotted line; Cluster 4 = dotdash line. C : Frequencies of each cluster type (all individuals or 48h periods pooled) according to time of day (UTC=Coordinated Universal Time).

Appendix 3.B : Individual monitoring of 45 GPS-collared adult mouflon between 2003 and 2010 in 5 sub-populations of the Caroux-Espinouse massif (southern France).

The number of 48h periods analysed per individuals are detailed by sex-specific biological seasons. Data from individual-season noted in bold type corresponded to data included in within seasonal home range analyses (individuals with at least one 48h period of data recording per month during a specific biological season). * = individuals with activity sensors failure (excluded from corresponding analyses).

Sex	Sub-population	id	Number of 48h periods	Details by biological seasons			
				March-June	July-September	October-February	
Females	Caissenols	1035	1	1	0	0	
		1356	31	12	10	9	
		1375*	23	11	5	7	
		1377*	37	15	13	9	
		1398	4	0	4	0	
		1857	35	17	4	14	
		1867	25	10	1	14	
		1888	34	16	4	14	
		1890	37	18	5	14	
		1892*	30	13	3	14	
		1899	14	3	4	7	
		Total n=11	271	116	53	116	
		Caroux West	1045	13	7	0	6
			1047	18	7	2	9
			1077	45	18	13	14
			1083*	17	8	0	9
			1098	6	4	0	2
			1179	24	11	5	8
			1188	27	11	8	8
			1210	17	9	2	6
			1211	26	12	7	7
			1229	11	3	4	4
			1303	29	14	8	7
		Total n=11	233	104	49	80	
		Caroux South	1048	5	0	5	0
			1050	13	6	2	5
			1091	4	1	1	2
			1321	19	8	4	7
			Total n=4	41	15	12	14
		Pas de la Lauze	1230	30	13	9	8
			1381*	7	1	1	5
			1433	2	2	0	0
	1869		2	0	0	2	
	Total n=4		41	16	10	15	
Males	Caissenols	974	17	8		9	
		1100	19	10		9	
		1298	7	5		2	
		1304	41	25		16	
		1452	21	13		8	
		1455	10	1		9	
		1551	39	30		9	
		1585	8	7		1	
		1632*	38	25		13	
			Total n=9	200	124		76
			Caroux West	1541	21	14	
		1542		41	31		10
		1552		33	26		7
		1554		27	17		10
		Total n=4		122	88		34
		Pas de la Lauze	1854*	13	2		11
			1859	35	23		12
			Total n=2	48	25		23

Article 4 :

Les conditions climatiques estivales engendrent des réponses spécifiques à chaque sexe dans la sélection de l'habitat du mouflon méditerranéen

MARCHAND P, GAREL M, BOURGOIN G, DUBRAY D, MAILLARD D, LOISON A, Summer climatic conditions involve sex-specific responses in habitat selection of Mediterranean mouflon. Article en préparation.

Abstract – In the context of global warming, investigating how animals are able to withstand heat stress has become a crucial issue. It has yet been little studied in large herbivores of northern hemisphere. Despite the multiple consequences of sexual dimorphism on the ecology of dimorphic ungulates and the scaling of body size with thermal niche and susceptibility to thermal stress, sex-specific responses have furthermore been neglected. We focused here on summer habitat selection as a behavioural response to thermal stress in a Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. population. We used locations and temperature recorded on 44 GPS-collared mouflon (26 ewes and 18 rams) during 2010-2012 summers (July-August). We first assessed thermal cover provided by the studied habitat types under contrasted temperature and wind speed conditions. We then analyzed sex-specific habitat selection at two spatio-temporal scales. When choosing a summer home range within available landscape, ewes strongly avoided unsafe plateaux and selected steep refuge areas balancing lower value in terms of thermal cover for better conditions for lamb survival. By contrast, males expected to respond more strongly to thermal stress than females as a consequence of their larger size tended to select the thermal cover of forested areas on plateaux. At finer scale, both sexes avoided wind-swept plateaux during cool and windy days and selected thermal cover (forested areas) during hot and non windy ones. Males also took advantage of good foraging conditions and thermal cover provided by moorlands on plateaux until twilight, whereas females did not select such areas, still balancing food and thermal cover for refuge areas, as done at broader scale. While emphasizing the marked influence of summer conditions on animal behaviour in Mediterranean areas, our findings underlined the importance of studying both sexes at several scales when analyzing habitat selection of sex-structured populations. They also raised questions on fitness costs and consequences on population dynamics in areas where more frequent and more intense summer droughts are predicted in the near future.

Key-words – habitat selection, thermal cover, behavioural thermoregulation, sexual segregation, Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., Caroux-Espinouse massif.

Introduction

In a context of climate change, understanding how climate variations shape individuals' behaviour and consequently affect population dynamics and species' distribution is a crucial issue to predict the consequences of ongoing changes on ecosystems structure and functioning (Sih et al., 2010; Tuomainen et Candolin, 2011). In the northern hemisphere, winter conditions are one of the major drivers of population dynamics for numerous species as food is scarce and climatic conditions are harsh during this season (Weladji et al., 2002; Sæther et al., 2004). However, according to the heat dissipation limitation hypothesis, the capacity of homeotherms to dissipate energy could be more important than energy acquisition under heat stress (Speakman et Król, 2010). Following the temperature rise observed in the last decades, recent studies now also focus on demographic (*e.g.* Jiguet et al. 2006; Focardi et al. 2008) and behavioural consequences (*e.g.* Kinahan et al. 2007; Aublet et al. 2009; Van Beest et al. 2012) of heat stress and summer droughts, whose frequency and intensity are predicted to increase further in a near future (Meehl et Tebaldi, 2004; Intergovernmental Panel on Climate Change, 2013).

Two types of responses allowing homeotherms to maintain body temperature within tolerable limits under inhospitable thermal conditions have been experimentally identified : behavioural (*e.g.* changes in activity rate, in habitat use or in posture ; IUPS Thermal Commission 2001) and autonomic thermoregulation (*e.g.* involuntary thermoeffector responses as sweating, IUPS Thermal Commission 2001; Maloney et al. 2005). Both of them are generally controlled by the overrun of critical body temperatures (Maloney et al., 2005; Terrien et al., 2010). However, behavioural thermoregulation seems to be less costly and can be sustained longer than autonomic responses (Maloney et al., 2005; Terrien et al., 2010), which should lead animals to display behavioural responses first under thermal stress. For instance, large herbivores reduce or increase their thermogenic foraging activities when temperature exceeds upper or lower critical thresholds, respectively (Owen-Smith, 1998; Dussault et Ouellet, 2004; Maloney et al., 2005). In addition to adjustments in terms of activity budget, they also modify their habitat selection under thermal stress choosing habitats providing thermal cover during coldest or hottest periods (Kinahan et al., 2007; Van Beest et al., 2012). Climatic conditions are therefore a major driver not only of animal energetic balance, but also of herbivore-habitat relationships, so with potential cascading effects on landscape dynamics (Jones et al., 1994).

Due to the differences in allometric relationships between body size and several morpho-physiological characteristics of large herbivores, their physiology and their behaviours are largely related to their size (Peters, 1986). Differences in intake rate, gut capacity and retention time between small and large species are for example hypothesized to explain size-specific foraging ecology (Bell, 1971; Geist, 1974; Jarman, 1974; Demment et Van Soest, 1985). At the intra-specific level, they are the basis of several hypotheses attempting to explain sexual habitat segregation, *i.e.* the sex-specific use of habitats currently observed in dimorphic species of large herbivores (*e.g.* “forage-selection hypothesis”, also called “sexual dimorphism - body size hypothesis” ; Short 1963; Watson et Staines 1978; Main et al. 1996). Furthermore, due to differences in surface to volume ratios, larger individuals/species have higher thermal inertia and lower conductance than smaller ones (Porter et Kearney, 2009). In addition to the lower relative energetic demand and the resulting higher flexibility to allocate time in larger individuals, such differences have

been hypothesized to explain the scaling between body size and thermal niche or susceptibility to heat stress, larger individuals/species being generally expected to respond more strongly than smaller ones (Aublet et al., 2009; Shrestha et al., 2013). But surprisingly, although hypothesized for a long time to explain sexual habitat segregation under cold/northern conditions (“weather sensitivity hypothesis”; Jackes 1973; Young et Isbell 1991; Conradt et al. 2000), few studies investigated sex-specific responses in habitat selection of dimorphic species to heat stress. Yet, according to the importance of sexual habitat segregation for the conservation and the management of dimorphic species and their habitats, this is a key step to evaluate and predict the influence of ongoing global warming (Rubin et Bleich, 2006).

In large herbivores, habitat selection is a complex hierarchical process largely driven by a pervasive food/cover trade-off arising from the common segregation between foraging resources and conditions providing cover from predation risk or adverse weather (Lima et Dill, 1990; Houston et al., 1993; Myrnerud et Ostbye, 1999; Mabilille et al., 2012). Individuals’ own traits and states (sex, age, reproductive status), which determine energy requirements and susceptibility to risk factors, are also major determinants of this decision-making process (*e.g.* Miquelle et al. 1992; Bjørneraas et al. 2011). Furthermore, the activity pattern of ruminants is characterized by successive foraging and ruminating/resting bouts (Belovsky, 1981; Hofmann, 1989; Gillingham et al., 1997) during which specific resources and conditions should be required. Accordingly, fine-scale patterns of habitat use/selection and activity may be closely associated in space and time (Myrnerud et Ostbye, 1999; Godvik et al., 2009; Bjørneraas et al., 2011). Fine-scale responses in habitat selection under heat stress could hence occur not only when critical thresholds were reached but also concurrently with temporal, and possibly compensatory, shifts in daily activities. Hence, fully exploring how the balance between trade-off components (*i.e.* food, cover from predation risk and cover from hottest temperatures) is adjusted by animals with specific constraints at several spatio-temporal scales should greatly improve our understanding of responses of sex-structured populations to heat stress.

We investigated sex- and scale-specific variation in summer habitat selection of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.), a dimorphic species (rams : 35-50 kg ; ewes : 25-35 kg ; Garel et al. 2007) with a strong sexual segregation (Le Pendu et al. 1995; Cransac et Hewison 1997). In the studied population, hot and dry summers have been identified as important determinants of population dynamics (Garel et al., 2004). A strong influence of both temperature and wind conditions has also been revealed on the activity pattern of females (Bourgoin et al., 2011), which is expected to generate circadian variation in habitat selection.

Using ambient temperature recorded by loggers embedded in GPS-collars fitted on 44 mouflon (26 ewes and 18 rams), we defined a “thermal landscape” as experienced by animals under variable external weather conditions (*i.e.* cool and windy, moderate, and hot and non windy). We then analyzed whether the thermal properties of each habitat emerge as an important factor explaining habitat selection of both sexes at broad scale, *i.e.* choice of home range within available landscape, and decisions concerning movement steps at fine scale. In this latter case, we tested for differences (1) between sexes, as males of dimorphic species may respond more strongly than females to thermal stress, (2) in the three weather conditions, (3) between day, twilight and night, to check for possible plasticity in habitat selection in accordance with the variable allocation of time devoted

to foraging under contrasted thermal conditions. Following responses observed on activity rhythms of ewes in our population (Bourgoin et al., 2011), we expected thermal cover to be an important factor during hottest days, when the critical thermal threshold was most probably overrun. But given that females were also found more active during hottest nights, we also expected mouflon to select for the habitat types providing the best foraging conditions during these periods.

Material and Methods

Study area and environmental conditions

Data were collected in the Caroux-Espinouse massif (43°38'N, 2°58'E, 3550 ha, 390-1,124 m a.s.l., Figure 32), in southern France. Hourly temperature and wind speed were recorded during 2010-2012 summers (July-August) by Météo-France at the Fraisse-Murat weather station (43°38'N, 2°49'E; 1,022 m a.s.l., 10 km east, 10 m above the ground). Summers were generally hot (average [\pm SD] temperature in 2010, 2011 and 2012 : 17.0 ± 4.3 °C, 15.7 ± 4.3 °C and 17.0 ± 4.7 °C, respectively) and dry (precipitations in 2010, 2011 and 2012 : 41, 96.7 and 140.3 mm, respectively), with frequent and dominant north-northwest winds (percentage of days with wind >3 m.s⁻¹ in 2010, 2011 and 2012 : 75, 72, and 71%, respectively ; Baudière 1962; Thiébaud 1971).

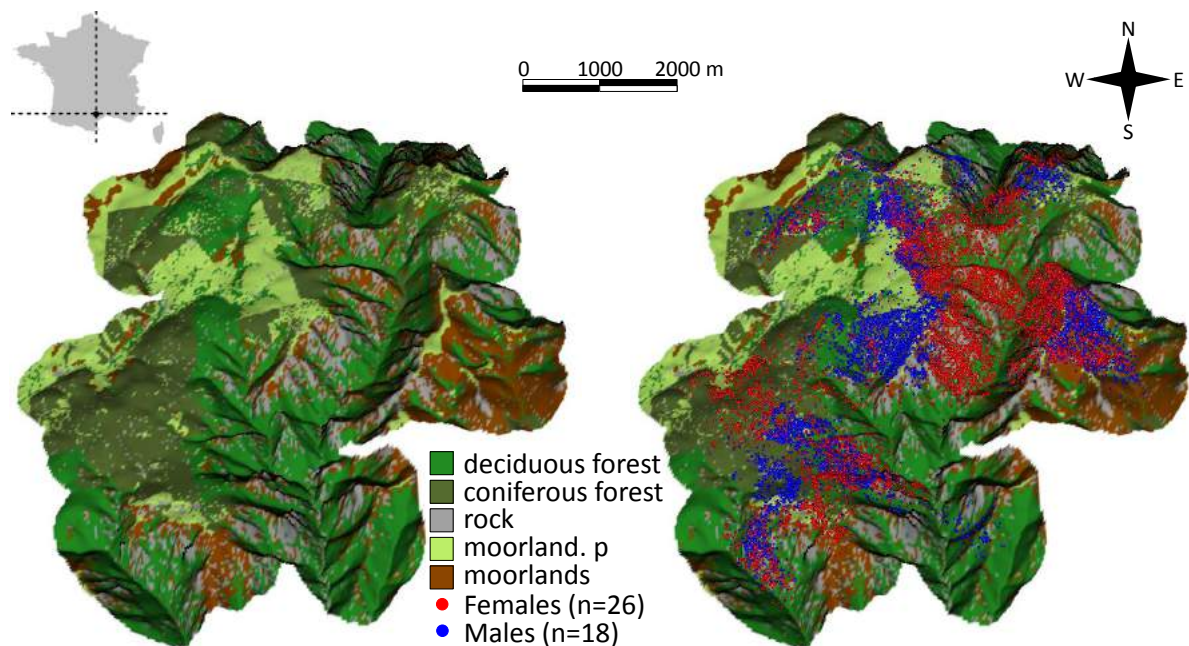


FIGURE 32 Three-dimensional land cover map of the Caroux-Espinouse study area (390-1,124 m a.s.l., 3550 ha, southern France), where sex-specific summer habitat selection of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) was studied during 2010-2012 summers (July-August ; see Table 11 and Appendix 4.A for details on weather conditions).

The position of the study area in France is given in top left panel. The locations of the 44 GPS-collared Mediterranean mouflon (red = 26 ewes ; blue = 18 rams) during the corresponding period are represented in the right panel.

The topography of this low mountain area is characterized by a deep north-south oriented valley indenting wind-swept plateaux (altitude > 900 m a.s.l. and slope < 10°; Figure 32). If not exploited for coniferous forestry (*Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *Picea abies*), plateaux are mainly composed of moorlands (mostly heather *Erica cinerea* and *Calluna vulgaris*, and broom *Cytisus oromediterraneus* and *C. scoparius*), pastures, meadows and artificial cultures providing abundant food for mouflon (*Brachypodium sylvaticum*, *Festuca rubra*, *F. paniculata*, *F. ovina*, *Carex* sp.; Baudière 1970; Cransac et al. 1997b; Marchand et al. 2013). Slopes are either covered by heather and broom moorlands, by deciduous trees (mainly beech *Fagus sylvatica*, chestnut trees *Castanea sativa*, and evergreen oak *Quercus ilex*), or are essentially steep rocky areas. We distinguished 5 habitat types based on foraging conditions (Marchand et al., 2013), vegetation cover and position on slopes or on plateaux (*i.e.* > 900 and slope ≤ 10, noted with ".p" in acronyms) : rocky area, moorland versus moorland.p, forest (85% being deciduous trees) versus "forest.p" (71% being coniferous trees). Habitat types were derived from the processing (K-means unsupervised classification) of a SPOT satellite image taken in July 2005 and field validation in a 25 m × 25 m grid (Tronchot, 2008). Each pixel was characterized by the dominant habitat type. Altitude and slope were derived from a digital elevation model (resolution = 25m; source : © BD ALTI dataset from the Institut Géographique National).

Mouflon population and GPS data

The population of Mediterranean mouflon inhabiting this massif originated from 19 individuals (9 males and 10 females) released between 1956 and 1960, but is now harvested from the beginning of September to the end of February (around 500 individuals per year during the study period). It has been monitored by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage since 1974. Mouflon are caught and marked annually between May and July, using traps and drop nets baited with salt licks. Between 2010 and 2012, 26 adult ewes and 18 adult rams (≥2 years-old) were equipped with Lotek GPS collars 3300S (revision 2; Lotek Engineering Inc., Carp, Ontario, Canada). GPS collars deployed in 2010 (10 females and 6 males) were scheduled to record animal locations every other even hour and allowed the monitoring to be prolonged during whole 2011 summer for 4 rams and 3 ewes. GPS collars deployed in 2011 (7 females and 4 males) and 2012 (9 females and 8 males) were scheduled to record locations every two hours alternating between even hours on one day (from 0h to 22h) and odd hours on the following day (from 1h to 23h, hence including one 3h and one 1h trajectory each 48h) but to stop before the second summer. Our dataset was hence derived from 51 "mouflon-year" (29 females and 22 males). The GPS data were screened for positional outliers (n=77; 0.26% of the full data set) based on unlikely movement characteristics (Bjørneraas et al., 2010). Only 2h non erroneous locations were included in analyses. In addition, all GPS collars were equipped with a sensor recording local temperature during each location attempt (but one failed on a female in 2010).

Reproductive status of females was not systematically recorded. However, 24/26 GPS-collared females were lactating when captured and 18/20 were seen at least once with a lamb during the studied summer(s). Besides, post-mortem analysis of harvested females showed a high proportion of females reproduce every year in this population (81%

of yearlings and 91% of adults) so that most GPS-collared females were likely to have a lamb at heel during the study period (Garel et al., 2005a).

Roe deer and wild boar (at low density comparatively to mouflon) were the two other free-ranging ungulates inhabiting this massif. Mouflon had no natural predators in the study area, except for free-roaming dogs, golden eagles (*Aquila chrysaetos*) and red foxes (*Vulpes vulpes*) that may occasionally predate newborns and sick mouflon.

Statistical analyses

Thermal cover assessment

In order to assess thermal cover provided by each habitat type, we tested for differences in temperature recorded by GPS collars using ANOVAs, and *post hoc* paired Tukey honest significant differences (HSD) tests to determine the habitat type(s) where differences occurred. We performed period-specific analysis (*i.e.* day, twilight and night; see *Habitat selection at fine scale for details*) because thermal cover provided by habitats was expected to vary at the daily scale (see Van Beest et al. 2012 for a similar approach). As both weather components were strongly correlated (correlation coefficient R varied from -0.49 to -0.55 according to day period, with all p-values < 0.001), we determined three conditions, *i.e.* cool and windy, moderate, and hot and non windy, using one-third and two-thirds quantiles of their hourly distributions (see Table 11 and Appendix 4.A for details).

TABLEAU 11 Average (\pm SD) temperature ($^{\circ}$ C) and wind speed ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) recorded by Météo France at the closest automatic weather station to our study area (Météo-France, Fraïsse-Murat; 1,022 m a.s.l., 10 m above the ground, 10 km east from the study area) according to day period and weather conditions during 2010-2012 summers (July-August).

Day period	Weather conditions	Temperature ($^{\circ}$ C)	Wind speed ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$)
day	cool-windy	13.6 \pm 2.5	8.1 \pm 1.3
	moderate	18.6 \pm 2.1	4.9 \pm 0.7
	hot-nonwindy	23.3 \pm 2.7	2.5 \pm 0.8
twilight	cool-windy	11.4 \pm 2.3	7.5 \pm 1.2
	moderate	15.3 \pm 1.9	4.2 \pm 0.7
	hot-nonwindy	19.4 \pm 2.5	1.9 \pm 0.8
night	cool-windy	10.7 \pm 1.5	7.5 \pm 1.3
	moderate	14.4 \pm 1.2	4.0 \pm 0.7
	hot-nonwindy	18.4 \pm 1.8	1.8 \pm 0.7

Habitat selection at broad scale

We analysed mouflon habitat selection by relating the composition of the summer home ranges of each mouflon-year to the proportions of each habitat type in the available landscape using selection ratios (Manly et al., 2002). Home range boundaries were computed using fixed 95% kernel with an *ad hoc* method for smoothing parameter (Worton, 1989). Availability was considered as the same for all individuals and defined as the 500 m

buffer around animal locations, a distance including $> 95\%$ of distances travelled by all mouflon in 2 hours. Differences between both sexes were tested using linear mixed-effect models including year as a grouping factor to account for potential between-year differences in selection criteria. Models including sex, habitat type and their interaction were compared using Akaike's Information Criterion with second-order adjustment (AIC_c) to correct for small sample bias (Burnham et Anderson 2002). A habitat type was considered as selected or avoided when the 95% confidence interval (95% CI) predicted by the selected model was higher or lower than 1, respectively, *i.e.* the threshold indicating that use equals availability. Similarly, non overlapping 95% CI were considered as significantly different.

Habitat selection at fine scale

Patterns of habitat selection were analysed under the different weather conditions previously defined (*i.e.* cool and windy, moderate, and hot and non windy). We also considered three day periods based on the bimodal activity rhythm of mouflon described in this population (Bourgoin et al., 2011) which was expected to generate circadian variation in habitat selection (Marchand et al., unpublished data, and see Godvik et al. 2009; Bjørneraas et al. 2011 for examples in other ungulates). We contrasted twilight (4h-6h and 18h-20h UTC time), *i.e.* when mouflon were mostly active, with day (7h-17h) and night (21h-3h) periods.

Habitat selection was then assessed using Step Selection Functions (SSFs), a particular case of Resource Selection Function (RSF) allowing investigating habitat selection at the scale of movement steps (Fortin et al., 2005; Forester et al., 2009). Each observed GPS location was coupled with 10 random locations considered as available according to the area used by an individual at that time (Boyce, 2006). Random locations were sampled from around observed location using the observed step length and turning angle distributions from each sex for the corresponding day period (Fortin et al., 2005). Habitat characteristics under observed and random locations were compared using conditional logistic regression and a matched case-control design (Hosmer et Lemeshow, 2000). Sex- and period-specific conditional logistic regressions including habitat types, weather conditions and their interactions as explanatory variables were computed. They provided coefficients representing the log odds ratios for a habitat being chosen relative to a reference habitat for which $\beta = 0$, *i.e.* moorland in slopes in our analyses. Dividing the data into time periods decreased autocorrelation within the dataset, because each individual was sampled only a few times within each period (Roever et al., 2010). However, non-independence of telemetry locations from the same individual was accounted for by computing robust standard errors using the method proposed by Forester et al. (2009; clustering procedure). Non overlapping 95% confidence intervals (based on robust standard errors) within and between habitat types across weather conditions indicated significant differences in selection. As such, selection or avoidance for the reference habitat type occurs when the other habitat types have 95% CI < 0 or > 0 , respectively.

All analyses were performed using R version 2.15.1 (R Development Core Team, 2013), packages "adehabitatMA", "adehabitatHR", "adehabitatHS" and "adehabitatLT" (Calenge, 2006) for the computation of habitat variables, of home ranges and landscape compositions, of selection ratios and of movement characteristics, respectively, package

“lme4” for mixed-effects modelling procedure (Bates et Maechler, 2011) and “survival” for SSFs (Therneau, 2013).

Results

Thermal cover assessment

As a general rule, temperatures recorded by GPS collars increased from moorlands situated in plateaux to forested areas situated in slopes (Figure 33). This general pattern was observed in particular during twilight and night, when temperature were also lower in plateaux than in slopes, and when the difference in temperature between moorlands in slopes and forested areas in slopes increased with increasing air temperature (*i.e.* from cool and windy conditions to hot and non windy ones ; Figure 33B and 33C). By contrast, the ability of forested areas in slopes to provide thermal cover during the day increased with increasing air temperature (Figure 33A). Comparable thermal conditions within both type of forested areas were revealed under hot and non windy conditions, *i.e.* when critical temperature threshold for mouflon was more probably overrun.

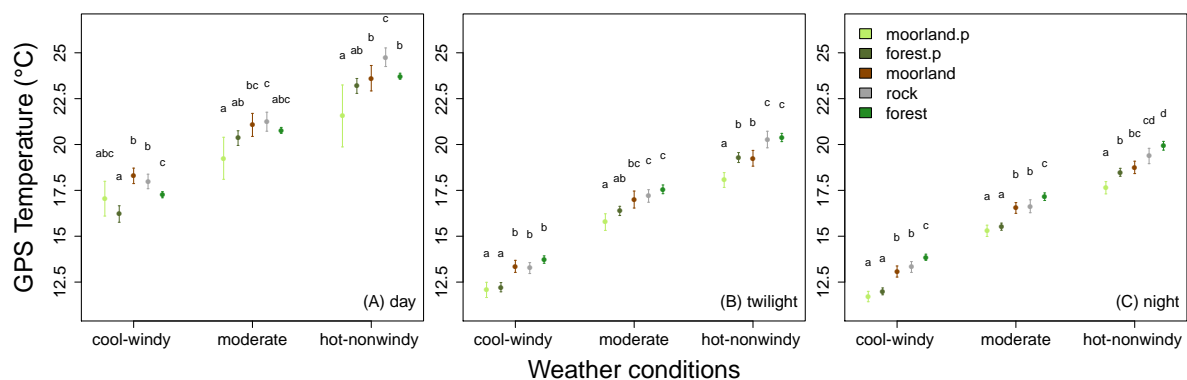


FIGURE 33 Average (95% CI) temperature (°C) recorded in the different habitat types by GPS collars while on mouflon (26 ewes and 18 rams) according to day period and weather conditions (see Table 11 and Appendix 4.A for details).

Different letters above 95% CI indicate a significant difference in temperature between habitat types (*post hoc* Tukey Honest Significant Differences tests).

Habitat selection at broad scale

The top model highlighted strong between-sex differences in summer habitat selection (Table 12). Rams and ewes strongly differed in their use of areas situated in plateaux with ewes strongly avoiding such habitats as compared to rams (Figure 34). Irrespective of vegetation cover, the proportion of plateaux in the home ranges of males was on average 1.8 times higher than in the home ranges of females (males = 37.9%; females = 20.1%). Forested habitats situated in plateaux in particular tended to be included at a higher proportion than available in the study area by males, whereas females rather tended to prefer rocky areas (95% CI barely overlapping 1 for forests in plateaux and rock in males and females, respectively ; Figure 34).

TABLEAU 12 Set of models fitted to test for differences in broad scale habitat selection (choices of home range within available landscape, assessed using selection ratios; Manly et al. 2002) between rams and ewes of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) during 2010-2012 summers in the Caroux Espinouse massif (southern France).

Differences in selection ratios between sexes were tested using linear mixed-effect models including year as a grouping factor to account for potential between-years differences in responses. In model acronyms, “+” corresponds to additive effects and “×” to the interaction between the two factors. The selected model (lowest AIC_c) is in bold type. LL=Log-likelihood.

Models	K	AIC_c	ΔAIC_c	AIC_c weight	LL
habitat × sex	12	555.75	0.00	0.92	-265.23
null	3	561.74	5.99	0.05	-277.82
sexe	4	563.04	7.29	0.02	-277.44
habitat	7	564.94	9.19	0.01	-275.24
habitat + sex	8	566.30	10.55	0.00	-274.86

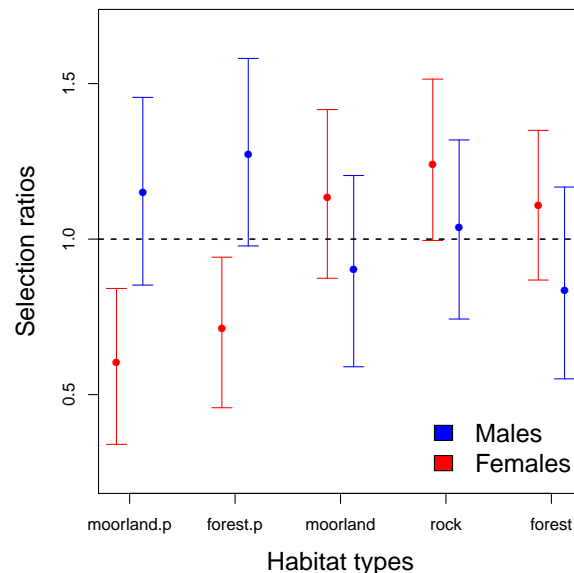


FIGURE 34 Broad-scale habitat selection of GPS-collared Mediterranean mouflon ewes ($n = 26$; red) and rams ($n = 18$; blue) during 2010-2012 summers (July-August) in the Caroux-Espinouse study area (southern France).

Predicted selection ratios related the composition of home ranges to proportions of the different habitat types within the available study area. The coefficients and 95% CI were predicted from the selected model in selection table (Table 12). The dashed line indicated when proportions included in home ranges equalled availability in the study area.

Habitat selection at fine scale

Step Selection Functions revealed strong variation in habitat selection of both sexes according to weather conditions and day periods (Figure 35). During the day, both sexes avoided plateaux under cool and windy conditions. By contrast, the selection of these

areas largely increased under hot and windy days, irrespective of the vegetation cover in males, only for forested areas in females, and in addition to the selection of forested areas in slopes for both sexes. While concentrating on moorlands when on plateaux, this pattern was largely prolonged by males during hot and non windy twilights. The habitat selection of females during this period was rather characterized by a strong opposition in decisions concerning the reference habitat type, *i.e.* moorlands in slopes, avoided under hot and non windy conditions but selected under cool and windy ones (95% CI of the other habitat types >0 and barely <0 , respectively). During the night, variations in habitat selection were more limited, with only forested areas in slopes being avoided by males under cool and windy conditions.

Discussion

By analysing sex- and scale-specific patterns of habitat selection, we were able to determine how rams and ewes of Mediterranean mouflon cope with thermal conditions in addition to the multiple constraints they experience during summer. Our analyses not only revealed sex-specific criteria for choices of summer home ranges within available landscape but also sex-specific modulations in movement step selection under three contrasted weather conditions at the daily scale.

When choosing a summer home range, females strongly avoided unsafe plateaux and tended to prefer escape terrains in steep rocky areas providing a high visibility while being difficult to reach for potential predators (Risenhoover et Bailey, 1985; Hayes et al., 1994; Hamel et Côté, 2007; Sappington et al., 2007). As in other wild sheep (bighorn sheep *Ovis canadensis*, Festa-Bianchet 1988; Berger 1991; Dall sheep *Ovis dalli dalli*, Rachlow et Bowyer 1998; Sardinian mouflon *Ovis orientalis musimon*, Ciuti et al. 2009) and more generally in mountain ungulates (mountain goats *Oreamnos americanus*, Hamel et Côté 2007; Alpine ibex *Capra ibex*, Grignolio et al. 2007), the broad-scale habitat selection of females was hence largely driven by conditions that should ensure the survival of the lamb most of them were assumed to have at heel during summer (Bon et al. 1993a; Garel et al. 2005a), despite their poor value in terms of thermal cover. By contrast, larger rams (average body mass when trapped \pm SD : rams [n=17] : 30.1 ± 5.3 kg; ewes [n=23] : 24.1 ± 2.5 kg) rather included in their home ranges high proportions of the habitat types situated on plateaux, providing both high thermal cover and abundant food (42% of moorlands on plateaux were grass-rich pastures, meadows and cultures devoted to wildlife versus 4.1% in steep moorlands; Baudière 1970).

At finer scale and under cool and windy conditions, both sexes avoided wind-swept plateaux during the day. Although improving the thermal balance of ruminants during hot summers through increased heat loss (Silanikove, 2000; Cain et al., 2006), wind noise and moving vegetation were also suggested to strengthen anti-predator behaviour in ungulates (Bowyer et al., 2001a; Bowyer et Kie, 2009). As wind speed decreased and temperature increased, the selection of habitats providing cover from predation risk during this inactive period was maintained but was also largely balanced with selection of thermal cover, as temperature most probably overran critical thresholds. Indeed, both sexes increased their selection of forested areas, providing the best trade-off between both constraints during hottest days.

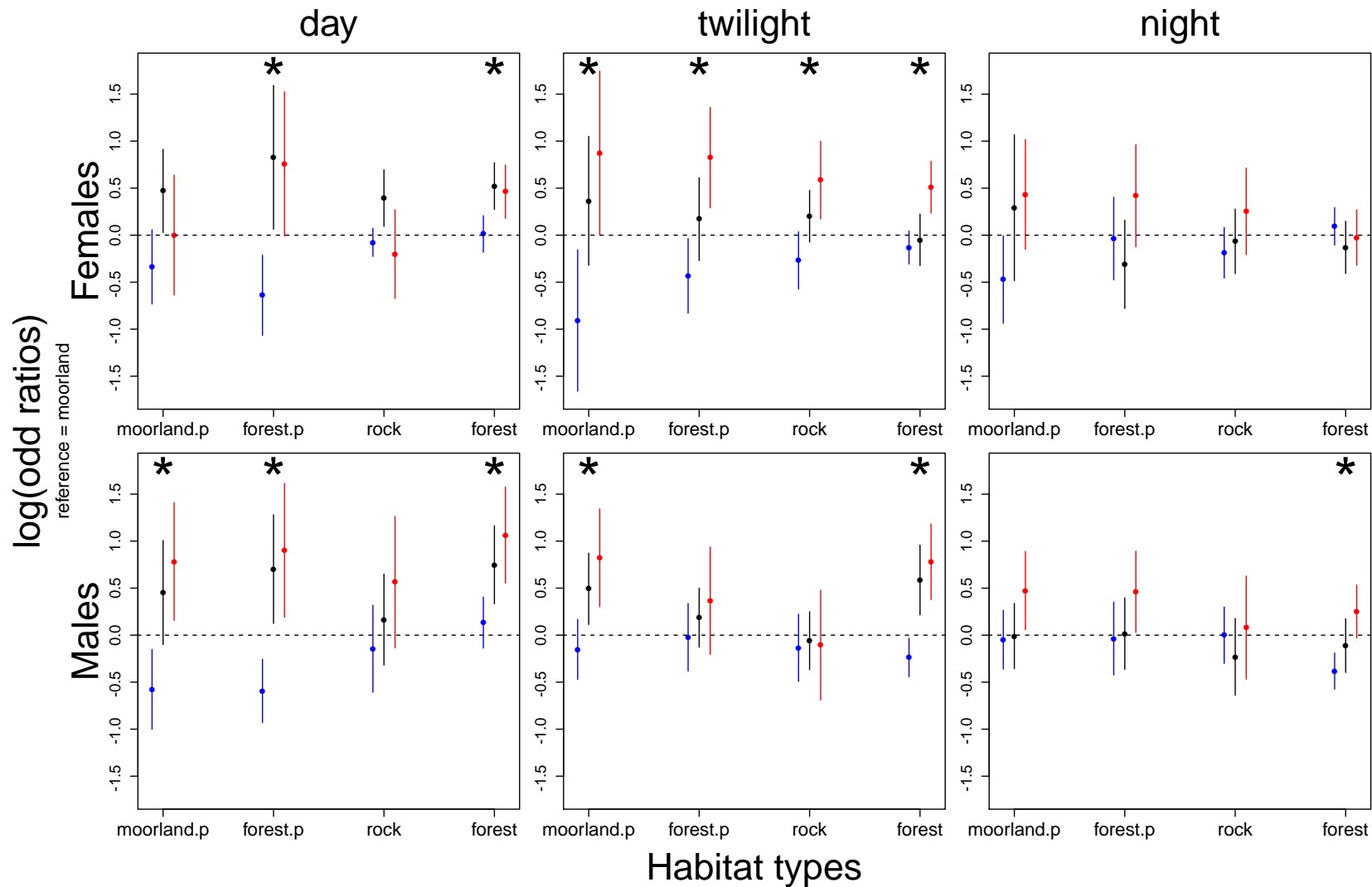


FIGURE 35 Fine-scale habitat selection of GPS-collared Mediterranean mouflon ewes ($n = 26$; top panels) and rams ($n = 18$; bottom panels) during 2010-2012 summers in the Caroux-Espinouse study area (southern France) according to weather conditions (blue = cool – windy; black = moderate; red = hot – non windy, for details, see Table 11 and Appendix 4.A) and day periods (day = 7h–17h; twilight = 4h–6h + 18h–20h; night = 21h–3h UTC).

Points represented coefficients provided by sex-specific matched case-control logistic regressions. Error bars represented 95% confidence intervals (95% CI) derived from robust standard errors (Forester et al., 2009). All coefficients are in comparison with a reference habitat, *i.e.* moorlands in slopes, for which $\beta = 0$ (represented by the dashed lines). * indicated non overlapping 95% CI between two (or more) weather conditions.

As stated by the heat dissipation limit hypothesis, the maximum capacity to dissipate heat was probably reached in both sexes during these periods, involving behavioural thermoregulation that aimed at avoiding detrimental effects of hyperthermia (Speakman et Król, 2010). However, males adopted a less secure strategy than lambing females by also selecting moorlands in plateaux, in which they concentrated during the hottest twilights. Focusing on the habitat type providing the best foraging resources during activity peaks in addition to high thermal cover may allow males to minimize time spent to fulfil minimum energetic requirements and to reduce energetic costs resulting from thermogenic foraging activities under thermally-stressing conditions (time-minimizer strategy *sensu* Schoener 1971). By contrast, females that tended to concentrate on foraging resources during cool and windy twilights (*i.e.* moorlands in slopes), were neither shown to adopt the same strategy as males nor to delay selection of foraging resources during hottest nights, contrary to our expectations. In a species commonly described as diurnal/crepuscular (Langbein et al., 1997; Moncorps et al., 1997) and for which visibility has been identified as a key factor in anti-predator behaviours (Risenhoover et Bailey, 1985; Hayes et al., 1994), foraging during the night may strengthen the food/cover trade-off for lambing females (Beauchamp, 2007; Cozzi et al., 2012), what may explain why their shift in activity towards nocturnal hours revealed under hot and non windy conditions (Bourgoin et al., 2011) was not concurrent with changes in habitat selection.

Although repeatedly proposed as most pronounced at fine spatial and temporal scales in boreal and mountainous areas (Loe et al., 2007; Aublet et al., 2009; Van Beest et al., 2012), our results suggested that thermal constraints, influencing rams' broad-scale habitat selection, could also be one of the most limiting factor for larger individuals in Mediterranean areas. However, the spatial distribution of resources and conditions in our study area, opposing secure slopes with poor thermal cover and high plateaux with opposite characteristics and more abundant food, may reinforce the contrast between both sexes in broad-scale habitat use. Other hypotheses proposed to explain habitat segregation, *i.e.* sex-specific foraging needs, strategies to ensure reproductive success, sensitivities to predation risk may also be at play during this period (Bowyer, 1984; Main et al., 1996; Ruckstuhl et Neuhaus, 2006). As now reported for several species (red deer *Cervus elaphus* : Bonenfant et al. 2004 ; Svalbard reindeer *Rangifer tarandus platyrhynchus* : Loe et al. 2006), habitat segregation could indeed result from the interaction between several mechanisms (see Ruckstuhl et Neuhaus 2006 for a review).

Considering sex and time was nonetheless decisive to reveal the influence of thermal conditions on fine-scale habitat selection of this dimorphic ruminant species (Godvik et al. 2009; Bjørneraas et al. 2011; Marchand et al., unpublished data). This allowed us to reveal that the interplay between activity rhythm (*i.e.* day period) and habitat selection of rams involved responses not only during the day, when thermal thresholds controlling behavioural thermoregulation were most probably overran (Maloney et al., 2005), but also when compensatory responses predicted from optimal foraging theory could occur (Schoener, 1971; Belovsky, 1981). By contrast, our results showed that the response of females to heat stress was mostly temporal (Bourgoin et al., 2011), spatial responses being restricted to the hottest period at the daily scale. Further research, exploring the importance of body mass on individual scale-specific responses within each sex (Aublet et al., 2009) or comparing patterns in females with different reproductive status (see Pipia et al. 2008 on activity rhythms) may help disentangling the respective influence of the

multiple trade-off components in explaining sexual segregation and spatial and temporal behaviours during summer in this species.

Although winter has long been claimed as the critical season for large herbivores in temperate and northern ecosystems, recent studies on the influence of thermal conditions during summer revealed pervasive consequences on spatial and temporal behaviours of large herbivores from boreal to Mediterranean areas (Aublet et al., 2009; Bowyer et Kie, 2009; Bourgoïn et al., 2011; Van Beest et al., 2012). Given that close relationships between fitness and habitat selection have been recently highlighted in large herbivores (McLoughlin et al. 2006 in red deer *Cervus elaphus*, McLoughlin et al. 2007; Van Moorter et al. 2009a in roe deer *Capreolus capreolus*) and other endotherms (Higginbottom 2000 in wallaby *Macropus rufogriseus banksianus*, Mosser et al. 2009 in lion *Panthera leo*), these advances raised questions on the costs of such behavioural responses and on their consequences in terms of fitness and population dynamics (Garel et al., 2004; Van Beest et Milner, 2013). In the studied population, previous results revealed a 15.3% decrease in 24 h activity rate of females (Bourgoïn et al., 2011). We revealed here that ewes were furthermore constrained to use sub-optimal foraging habitats under hottest conditions. Fully investigating the extent to which individuals are affected by these behavioural responses and the consequences of these latter for population distribution and dynamics is hence a crucial step in the context of global warming (Post et Stenseth, 1999; Walther et al., 2002; Parmesan, 2006; Mysterud et Sæther, 2011).

Acknowledgments

We warmly thank all the professionals from the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (SD 34, Eric Marty and Jeanne Duhayer) and numerous trainees for their technical support for trapping, tagging and monitoring GPS-collared mouflons.

Appendix 4.A

Temperature and wind speed thresholds used to distinguish cool and windy, moderate and hot and non windy conditions during 2010-2012 summers (July-August) in the Caroux-Espinouse massif (southern France). Quantiles 1/3 and 2/3 of hourly temperature ($Q_{33} T$ and $Q_{66} T$, respectively) and wind speed ($Q_{33} W$ and $Q_{66} W$) distributions were derived from data recorded by the closest weather station to the study area (Météo-France, Fraïsse-Murat ; 1022 m a.s.l., 10 km east).

Hours	$Q_{33} T$	$Q_{66} V$	$Q_{66} T$	$Q_{33} V$
0	12.7	5.5	16.1	2.9
1	12.5	5.3	15.7	2.9
2	12.3	5.6	15.7	3.2
3	11.9	5.3	15.7	3.1
4	11.8	5.4	15.3	3.0
5	11.8	5.6	15.2	2.9
6	12.4	5.6	16.0	3.0
7	13.2	5.8	17.0	3.1
8	14.0	5.9	18.2	3.5
9	15.2	6.3	19.2	3.7
10	16.1	6.3	20.1	3.6
11	16.8	6.3	21.1	3.8
12	17.4	6.2	21.6	3.6
13	17.8	6.4	22.3	3.9
14	18.0	6.4	22.6	4.2
15	18.3	6.2	22.7	4.1
16	18.1	6.2	22.0	4.2
17	17.4	5.7	21.2	3.8
18	16.4	5.7	19.7	3.3
19	15.0	5.3	18.4	3.2
20	14.1	5.3	17.3	3.0
21	13.5	5.3	16.9	3.0
22	13.2	5.6	16.7	2.9
23	12.9	5.4	16.3	3.1

Cool - Windy

Moderate

Hot - Non windy

Partie V

COMPORTEMENTS SPATIAUX ET
TEMPORELS DANS UN
ENVIRONNEMENT PARTAGÉ



Article 5 :

Conséquences directes et indirectes du tourisme et de la chasse sur le comportement spatio-temporel d'un grand herbivore dans et autour d'un espace protégé

MARCHAND P, GAREL M, BOURGOIN G, DUBRAY D, MAILLARD D, LOISON A, Direct and indirect consequences of tourism and hunting on a large herbivore's spatio-temporal behavior in and around a protected area. Article soumis à la revue *Biological Conservation*.

Abstract – Human disturbance is of growing concern owing to the increase of human activities in natural areas. Animal responses are manifold (immediate and/or delayed, short and/or long-lasting, numerous behaviors affected) so that comprehensive studies are few. Here, we contrasted days with low or high human pressures (tourism and hunting) and contiguous areas with different levels of human activities, to assess direct (daytime) and indirect (nighttime) responses of 66 GPS-collared Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. in terms of movement, habitat use and daily activity. Mouflon response was limited to a decrease in diurnal activity compensated during nighttime in the area where tourism pressure was intense. Hunting had marked consequences in the two hunted areas, with not only a similar shift in activity but also decreased movement sinuosity during daytime for both sexes and increased nocturnal use of the best foraging habitats by rams, suggesting increased foraging activities during night following disturbance. A spill-over effect of hunting on diurnal activity was revealed in a protected area but without nocturnal compensation. Our results provided evidence for wild sheep that unharvested areas with controlled tourism can be a relevant trade-off between public access to wildlife and wildlife protection. These findings also revealed that the impact of hunting was higher than tourism, with several components of animal behavior affected and with consequences beyond hunted areas. This calls for a better consideration of hunting side-effects in terms of disturbance, especially as it occurs during the adverse season and breeding period.

Key-words – hunting/tourism disturbance, spatio-temporal behavior, compensatory response, protected area, Mediterranean mouflon, GPS.

Introduction

Human impact on wildlife is a major topic of interest owing to the colossal range of influence of human activities on ecosystems functioning (Vitousek et al., 1997). In addition to well-known consequences of human activities, e.g. on climate, species distribution or habitat structure (Walther et al., 2002; Parmesan, 2006; Levinsky et al., 2007; Acevedo et al., 2011), less obvious but pervasive effects have been highlighted (Palumbi, 2001). As an example, hunting and fishing have been identified as strong evolutionary forces in harvested populations (Conover et Munch, 2002; Milner et al., 2006; Allendorf et al., 2008) in addition to being main drivers of their dynamics (e.g. in ungulates: Toïgo et al. 2008). Similarly, the development and diversification of recreational activities in natural areas during the last decades (Flather et Cordell, 1995; Reynolds et Braithwaite, 2001) raise questions on the impact of disturbance on animals behavior in the short term, and further, on wildlife populations, communities and ecosystems in the long term (Liddle, 1997; Hammitt et Cole, 1998; Lusseau et Bejder, 2007).

Humans are generally perceived as potential predators by wild animals, extending the theoretical background from predator-prey relationships to human-wildlife interactions (Frid et Dill, 2002). Animals may indeed track spatial or temporal changes in anthropogenic activities (Brown et al., 1999; Lima et Bednekoff, 1999; Laundré et al., 2001; Ferrari et al., 2009), attempting to balance decisions concerning risk of encountering humans with those concerning other fitness-enhancing activities (optimization trade-offs; Lima et Dill 1990; Lima 1998). For example, habitat use and selection (Sunde et al., 2009; Tolon et al., 2009; Saïd et al., 2012), activity pattern and time-budget (George et Crooks, 2006; Naylor et al., 2009; Ohashi et al., 2013) have been shown to change in ungulates facing hunting and/or recreational activities, with responses sometimes even exceeding those observed with natural predators (Ciuti et al., 2012b). Similar to risk effects in predator-prey relationships (Boonstra et al., 1998; Creel et Christianson, 2008), these behavioral disruptions divert time and energy from fitness-enhancing activities and generate energetic costs (Gill et Sutherland 2000; Preisser et Bolnick 2008, see Bélanger et Bédard 1990 for an example in birds). As a consequence, diet (Jayakody et al., 2011), immune response and health (e.g. Amo et al. 2006; French et al. 2010 in reptiles) or reproductive success (e.g. Phillips et Alldredge 2000; Shively et al. 2005; French et al. 2011 in several mammals), and ultimately intra- (e.g. Fox et Madsen 1997 in birds, Jędrzejewski et al. 2006; Paudel et Kindlmann 2011 in ungulates) and inter-specific relationships (e.g. predator-prey relationships in large mammals, Kilgo et al. 1998; Muhly et al. 2011; Rogala et al. 2011) can also be affected by human activities.

Most often, initial response to risk factors are short term and can include response with or without spatial disruptions. For instance, an animal can respond by increasing its vigilance behavior (Benhaiem et al., 2008; Jayakody et al., 2008; Ciuti et al., 2012b) without moving, or display a quick flight response for escaping the source of risk (Stankowich, 2008; Sunde et al., 2009; Sibbald et al., 2011; Thurfjell et al., 2013). However, responses can also be more complex and extend after risk has disappeared. As predicted from the risk allocation hypothesis (Lima et Bednekoff, 1999), animals could display indirect responses such as to compensate for energy expenditure or lost foraging opportunities (hereafter called indirect responses; Bélanger et Bédard 1990; Riddington et al. 1996). This has often been suggested as an explanation to the high nocturnal activity level of

animals faced with intense diurnal human activities (Kaczensky et al., 2006; Podgórski et al., 2013). Direct behavioral responses to risk have however been studied mostly during daytime (e.g. flight distances in response to experimental disturbance stimuli, vigilance behavior), as it is more of a challenge to grasp animal nocturnal behavior. Therefore, the possibility of a night and day compensatory behavior has been rarely disclosed in empirical studies (Tolon et al., 2009). Owing to the recent advances in GPS technology and embarked bio-loggers, it now becomes possible to study both short-term and compensatory responses to different sources of disturbance in terms of behavior, movements and habitat use.

While protected areas are often created with conservation goals (protection of plants and wildlife), they also attract numerous recreational activities, with potential drawbacks in terms of conservation (Eagles et McCool, 2002), among which possible detrimental effects of disturbance on animal behavior (Stockwell et al., 1991; George et Crooks, 2006; Pelletier, 2006; Guillemain et al., 2007). However, when disturbance is high, and actual risk is low (e.g. with hikers, who have no direct effects on animals survival), habituation could dampen the intensity of the responses to disturbance. Unfortunately, we still know little on specific responses to recreational activities that could be observed in these areas. Indeed, few analyses compared responses from naive individuals in protected areas with behavioral changes in individuals facing regular and multiple disturbance stimuli in unprotected ones. Despite a renewed interest in the consequences of hunting and recreational activities for wildlife (Neumann et al., 2010; Grignolio et al., 2011; Thurfjell et al., 2013), the issues of responses during low-risk periods and context-dependent decisions made by animals, e.g. according to the level of exposure to human activities, in both protected and unprotected areas, still remain largely unexplored (Knight et Cole, 1995; Beale, 2007).

We evaluated here the relative effects of hunting and recreational activities on Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) focusing on 3 components of the possible response of individuals to risk and disturbance: (1) movement sinuosity (i.e. an index combining step length and turning angles), (2) habitat use, and (3) activity pattern. We obtained detailed data on location and activities year- and day-round owing to GPS collars with activity loggers, fitted on 66 individuals (18 males, 48 females). We relied on 4 marked contrasts to assess the relative responses of mouflon to hunting and touristic activities: (1) a protected versus 2 hunted areas, (2) 2 areas where touristic pressure was low (among which the protected area) versus one where it was high, (3) touristic versus hunting periods, (4) days with low and high disturbance (weekdays and weekends, respectively).

We expected direct responses to human disturbances in terms of use of safer areas (e.g. forests or steep slopes), reduced activity rates and/or increased movements (see Tab. 13 for details). The intensity of the direct responses should be lowest in the protected area year-round and outside the hunting season for hunting areas, and should be highest during the hunting period in such areas. We expected indirect responses in terms of an increase in foraging activities during nighttime compared to daytime following days with disturbances, especially hunting. By comparing weekends and Mondays across all modalities of our disturbance variables, our study design offers a unique opportunity to assess the context-dependent direct and indirect behavioral responses of mouflon to the effects of tourism and hunting.

TABLE 13 Predictions concerning the impact of tourism and hunting on 3 behavioral metrics of 66 GPS-collared Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. in 3 areas of the Caroux-Espinouse massif during 2003-2012 period.

0: Sunday=Monday; < 0: Sunday<Monday; > 0: Sunday>Monday. The acronyms of the 3 studied areas were derived from the combination of “t” = low tourism pressure, “T” = high tourism pressure, “h” = low hunting pressure, “H” = high hunting pressure (see Tab. 14A and Appendix 5 for details). Predictions supported by our results are in bold type.

		Tourism period		Hunting period	
		th + tH	TH	th	tH + TH
Movement	2 h	0	< 0	0	< 0
sinuosity	20 m	0 †	day: < 0 night: > 0	/	day: < 0 night: > 0*
Habitat use	Safe areas	0 †	day: > 0 night: < 0	/	day: > 0 night: < 0
	Foraging unsafe areas	0 †	day: < 0 night: > 0	/	day: < 0 night: > 0**
Activity		0	day: < 0 night: > 0	0	day: < 0 night: > 0

† = tH only; / = no data; * = females only; ** = males only.

Material and Methods

Study site and population

Data were collected in the Mediterranean mouflon population inhabiting the Caroux-Espinouse massif (southern France; 43°38'N, 2°58'E, 17 000 ha, 150-1 124 m a.s.l.) during 2003-2012 period (Fig. 36; see Garel et al. 2005a for more details on the population). The study site contrasts a central protected area (Wildlife Reserve and three adjacent hunting reserves) where hunting was forbidden and recreational activities restricted to hiking on few main trails (hereafter called “th”, with t = low tourism pressure and h = low hunting pressure), with surrounding unprotected areas with marked spatio-temporal variation in recreational activities (Martinetto et al., 1998) and high hunting pressure occurring during daytime from 1st of September to the end of February (2 being studied here: Brus = “tH” and Caroux = “TH”, with T = high tourism pressure and H = high hunting pressure; Fig. 36, Tab. 14A and 14B). Hunting was the main source of regulation for this population since large predators are absent (on average 393 ± 111 animals harvested per year). Driven hunt with hounds was the method used on Wednesdays, Saturdays, Sundays and public holidays (target species being mainly wild boar *Sus scrofa scrofa* but also mouflon and some roe deer *Capreolus capreolus*). Only mouflon were stalked on the other week days (maximum of 4 hunting guides each accompanying one or two hunters in the whole harvesting area). Small game hunt was assumed to be negligible. Recreational activities, generally consisting in hiking, mainly occurred during daylight from March-August period, but displayed contrasted spatio-temporal patterns (Maublanc et al., 1992; Martinetto et al., 1998). A previous study (Martinetto et al., 1998) has shown that the number of hikers groups during this period was largely higher in TH than in th and tH

areas, and higher on Sundays than on weekdays (for a summary and details on human activities in this three areas, see Tab. 14A and Appendix 5, respectively).

TABLE 14 (A) Description of human activities, (B) habitat characteristics, (C) number of GPS-collared individuals and (D) number of 48h periods analyzed in the three studied areas to investigate behavioral consequences of tourism and hunting in Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) from the Caroux-Espinouse massif (southern France) between 2003 and 2012.

The acronyms of the 3 studied areas were derived from the combination of “t” = low tourism pressure, “T” = high tourism pressure, “h” = low hunting pressure, “H” = high hunting pressure. Data on tourism pressure comes from Martinetto et al. (1998) with tH data as a reference for intensity (see also Appendix 5 for details). Proportions of each habitat type were computed within the 99% kernel range of the locations of all the individuals assigned to a specific site (areas given between brackets and represented on Fig. 36). TP = touristic period (March-August), HP = hunting period (September-February), M=Males, F=Females.

	th (1390 ha)		tH (617 ha)		TH (1448 ha)	
(A) Human activities						
Tourism (March-August)						
intensity	1.6		1		5.1	
Sunday versus weekday	×2.3		×1.8		×2.4	
Hunting (September-February)						
	No		Yes		Yes	
Sunday versus Monday			driven hunt with hounds versus stalking (both areas)			
(B) Habitat proportions (%)						
Forest	47.3		61.1		48.0	
Slope > 30°	23.7		37.2		32.8	
Moorland	21.6		8.9		20.9	
Slope < 10°	27.9		11.5		20.3	
(C) GPS-collared individuals						
	M	F	M	F	M	F
Recording procedure A (20 min)	0	1	6	11	4	16
Recording procedure B (2 h)	7	16	0	2	1	2
(D) 48h periods analyzed						
	M	F	M	F	M	F
	TP	HP	TP	HP	TP	HP
Movements characteristics 2 h	116	139	269	293	79	52
	137	115	75	49	160	110
20 min /	/	/	(18)	(12)	88	62
	148	120	71	45	162	105
Habitat use	/	/	/	/	87	61
	143	120	71	42	162	105
Activity pattern	136	151	229	239	66	47
	79	54	83	56	191	133

GPS locations and head motions sensors

We used data collected from 18 adult males and 48 adult females (≥ 3 years old) trapped during the springs of 2003-2012 and fitted with Lotek GPS collars 3300S (revision 2; Lotek Engineering Inc., Carp, Ontario, Canada). All the animals were treated according

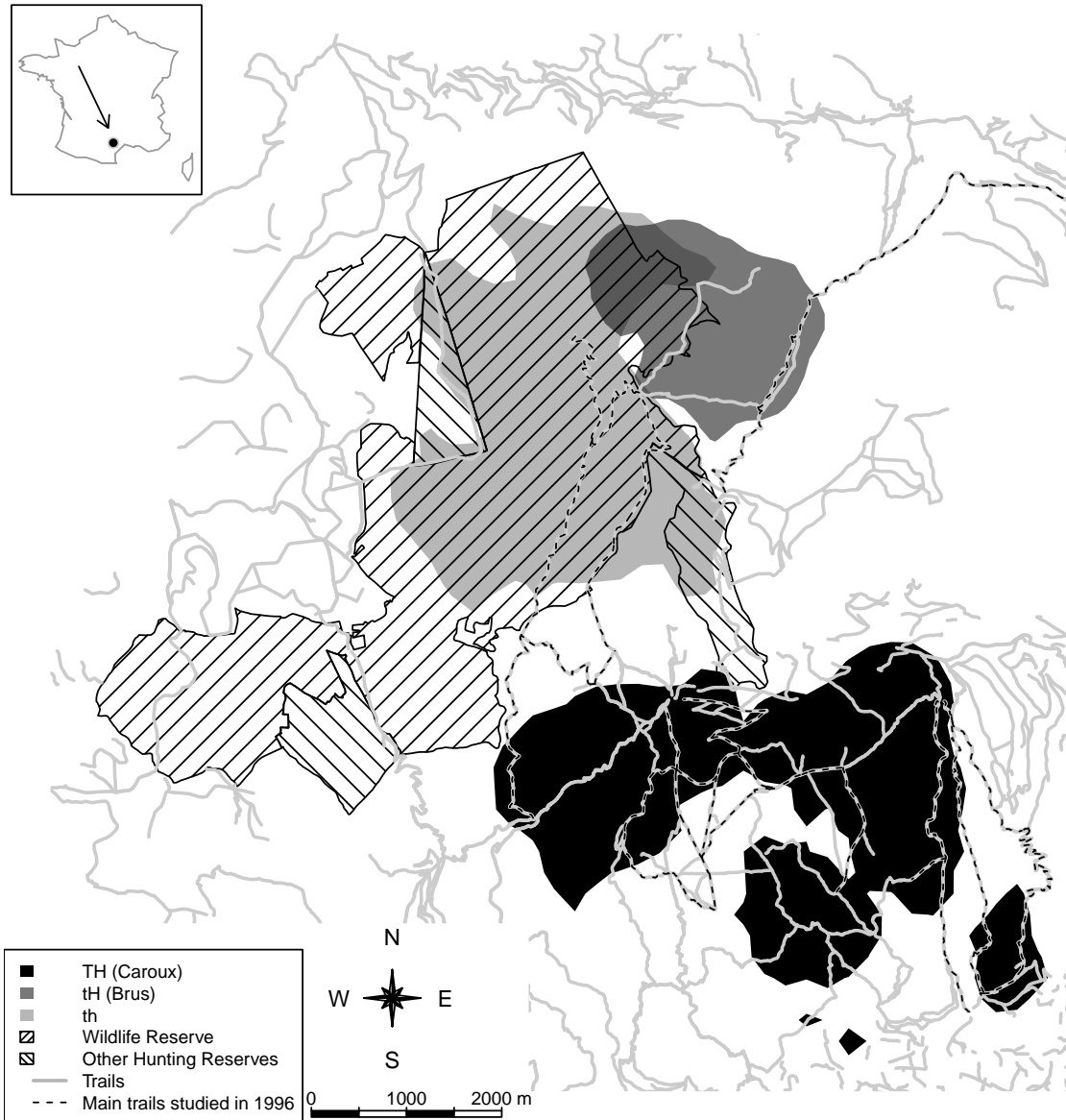


FIGURE 36 Areas occupied by the 66 GPS-collared mouflon (18 males, 48 females) studied between 2003 and 2012 in three areas of the Caroux-Espinouse massif ($n_{th} = 24$, $n_{tH} = 19$, $n_{TH} = 23$; for details, see Tab. 14).

The acronyms of the 3 studied areas were derived from the combination of “t” = low tourism pressure, “T” = high tourism pressure, “h” = low hunting pressure, “H” = high hunting pressure (see Tab. 14A and Appendix 5 for details; real names between brackets in the legend). Light gray lines represented trails where hiking was allowed. The shaded polygons represented the areas where hunting was forbidden (Wildlife Reserve + 3 other hunting reserves) and where the other human activities were restricted to hiking on identified trails (Wildlife Reserve only). The large overlap between the range used by mouflon from tH and th areas was mostly explained by the selection of a plateau included in the Wildlife Reserve providing favorable foraging conditions during touristic period by rams (56% of rams locations in the Wildlife Reserve during March-September period versus 11% for ewes, Marchand et al., unpublished data). During hunting period, the conditions regarding Wildlife Reserve protection largely differed between animals from tH and th areas (22% and 4% of rams’ and ewes’ locations inside the Wildlife Reserve versus 98% and 91%, respectively).

to the ethical conditions detailed in the specific accreditations delivered to the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage by the Préfecture de Paris (prefectorial decree n°2009-014) in agreement with the French environmental code (Art. R421-15 to 421-31 and R422-92 to 422-94-1). All efforts were particularly made to reduce animal's time handling and stress.

Each GPS-collared mouflon was assigned to one of the 3 studied areas (th, tH or TH; Fig. 36 and Tab. 14) according to knowledge on spatial structures in this population (Maublanc et al., 1994; Martins et al., 2002; Kings et Brooks, 2003; Garel et al., 2007).

GPS collars deployed from 2003 to 2009 recorded locations every 20 minutes during 48 h periods, from Sunday (or public holiday; hereafter called "Sunday", i.e. day with intense human activities during daylight in the corresponding areas) at 3h UTC to Tuesday (or public holiday + 2 days; hereafter called "Monday", i.e. day with low level of human activities) at 2 h 40 UTC; 144 locations per 48 h), one to four times per month during battery life (recording procedure A; Tab. 14). GPS collars deployed from 2010 to 2012 recorded locations alternating between even hours on one day and odd hours on the other day, every day during battery life (12 locations per day; recording procedure B; Tab. 14).

All GPS collars also included two perpendicular captive-ball tilt switches (X and Y motion sensors) continuously recording head motions for each 5 min period during battery life. The X motion sensor recorded side to side head motions while Y sensor recorded forward-backward motions and also computed the proportion of time the animal was head down (HD) for each 5 min period (for more details, see Bourgoïn et al. 2008).

Study design

In order to assess the potential disturbance (i.e. deviation in an animal's behavior from patterns occurring without human influences, Frid et Dill 2002), we computed the difference between behavioral responses computed on Sunday and on Monday for each 48 h period and for each mouflon (see metrics used to quantify behavioral responses in section *Behavioral metrics* below). When testing for day- and night-specific responses, we computed the difference between day with high and day with low level of human activities on one hand, and night following high and night following low level of human activities on the other hand. Each 48 h period was divided in the 4 corresponding periods according to civil twilight provided by the Institut de Mécanique Céleste et de calcul des Ephémérides (<http://www.imcce.fr>; for details, see Bourgoïn et al. 2011). By analyzing differences between consecutive days differing by their level of disturbance, rather than using raw values, we aimed at controlling for confounding effects that could influence the behavioral metrics studied (e.g. climatic seasonality, animal physiological state; Johnson et al. 2002; Bourgoïn et al. 2011; Basille et al. 2012).

Behavioral metrics

Movements sinuosity

We first analyzed disturbance-related differences in daily sinuosity SI, a metric relying on step length (e.g. Neumann et al. 2010; Thurfjell et al. 2013) and turning angle computed as $SI = 2[p \left(\frac{1-c^2-s^2}{(1-c)^2+s^2} \right) + b^2]^{-0.5}$, where p = mean daily step length, c = mean daily cosine of turning angles, s = mean daily sine of turning angles, b = daily coefficient

of variation of step length (Bovet et Benhamou, 1988; Benhamou, 2004). We calculated SI for the whole day (scale = 2 h, in the three areas) and by day and night (scale = 20 min; only in tH and TH areas). We selected trajectories beginning at 2 h UTC (days with even hours in procedure B) or 3 h UTC (procedure A and days with odd hours in procedure B) on Sundays (or public holiday) and ending at 22 h UTC (days with even hours in procedure B) or 23 h UTC (procedure A and days with odd hours in procedure B) on Mondays (or public holiday + 1) with intervals of 2 h. Hence, for each day in a specific 48 h period, 11 locations with 2 h intervals were theoretically obtained. Only 48h period for which the number of missing values (due to location failure) did not exceeded 2 for both days were analyzed (Tab. 14). Because only 1 GPS collar with recording procedure A was used in th, we restricted our analyses on tH and TH when investigating 20 min movements sinuosity, and likewise only analyzed 48 h periods with less than 15 missing locations (Tab. 14).

Habitat use

We restricted our analyses to tH and TH where recording procedure A provided enough sample sizes for habitat use analysis. The disturbance-related differences in the proportions of locations in safe areas, i.e. forests or slope $> 30^\circ$, and less safe and/or more favorable for foraging, i.e. slope $< 10^\circ$ and moorlands (see Garel et al. 2007 for a classification; Baudière 1970; Marchand et al., unpublished data) were computed for day and night periods. Vegetation characteristics were derived from the processing (K-means unsupervised classification) of a SPOT satellite image taken in July 2005 and field validation in a 25 m \times 25 m grid (Tronchot, 2008). Each pixel was characterized by the dominant habitat type. Slope classes were derived from a digital elevation model (source: BD ALTI $\text{\textcircled{R}}$ dataset of the Institut Géographique National).

Activity pattern

We applied a discriminant model based on calibration with direct observations of free-ranging mouflon to identify active and inactive 5 min bouts from values recorded by motion sensors (active = travelling, feeding, standing or other activities; inactive = lying, resting, sleeping or ruminating; for more details, see Bourgoin et al. 2008, 2011). We then computed the differences in proportions of time each individual was active per hour (pA), previously derived from 5 min activity data.

Statistical analyses

We used linear mixed effect models (LMMs; Pinheiro et Bates 2000) to assess responses in movement sinuosity and habitat use to human stimuli. Mouflon identity and 48 h period were used as grouping factors to account for repeated measures (several 48 h periods for each individual and several individuals for each 48 h period). Since tourism and hunting could induce site-specific patterns of disturbance, data from March-August (hereafter called “touristic period”) and September-February (hereafter called “hunting period”) were analyzed separately. We considered site as a three levels factor, contrasting all studied areas, or as a two levels factor combining site of similar level of human activities during a specific period (e.g. t versus T during touristic period; see Tables 14A and 15). We also included a sex effect, a day/night factor (only for scale = 20 min), as well as all interactions among factors.

General Additive Mixed Models (GAMMs) including the factors previously described (except day/night since analyses were conducted at a hourly scale) were used to test and represent daily variations in activity patterns between both days for each disturbance source according to sites and sexes. A cubic regression spline allowed models to account for cyclic variations at the daily scale. A linear relationship was indicated by an estimated degree of freedom (edf) of 1 whereas non-linear relationships corresponded to $\text{edf} > 1$ (Wood, 2006).

Model selection (LMMs and GAMMs) was performed using Akaike's Information Criterion with second order adjustment (AIC_c) to correct for small-sample bias (Burnham et Anderson, 2002). Models with $\Delta\text{AIC}_c < 2$ can be considered to be equally supported by the data and we chose to select as the best model the most parsimonious model (i.e. model with the lowest number of parameters). In addition, behavioral responses were considered as significant when the 95% confidence interval (95% CI) of the estimated value of its difference did not include 0. We performed all statistical analyses using R 2.15.1 (R Development Core Team, 2013) and `adehabitatMA`, `adehabitatLT`, `lme4` and `mgcv` libraries for maps and trajectories' characteristics computing, LMMs and GAMMs, respectively (Calenge, 2006; Wood, 2006; Bates et Maechler, 2011).

Results

The predictions supported by our analyses are summarized in Table 13.

Movement sinuosity

During the touristic period, the sinuosity of movements did not differ between disturbed and undisturbed days, whatever the temporal scale, sex and study area, despite the contrasted touristic pressure in the three areas (null models selected, Tab. 15 and 95% confidence intervals of models predictions including 0, Fig. 37). Nevertheless, there was a marginal trend for 20 min movements to be less sinuous on days with intense touristic pressure (Fig. 37B). By contrast, sinuosity differed according to human pressure during hunting period at both the 2 h and 20 min scales (Tab. 15 and Fig. 37). Whereas differences in 2 h movements sinuosity did not differ from 0 in th, less sinuous movements were found in both harvested areas during the disturbed day than during the undisturbed day (tH and TH; Tab. 15 and Fig. 37A). At a finer scale, in both hunted areas, movements sinuosity decreased during daytime for both sexes and were conversely more sinuous in females during nights following hunting (Tab. 15 and Fig 37B). It has to be noted that reported effects would represent in terms of step length only (a component of sinuosity index, see *Material and Methods*) an increase of 18.9% (95% CI: [5.5; 32.3], i.e. + 24.9 $\text{m}\cdot\text{2h}^{-1}$; 95% CI: [9.4; 40.5]) during disturbed day compared with undisturbed day.

TABLE 15 Model selection table investigating tourism and hunting disturbance on movements sinuosity (scales = 2 h and 20 min), habitat use and activity patterns of 66 GPS-collared Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) living in the Caroux-Espinouse massif (southern France), between 2003 and 2012.

The acronyms of the 3 studied areas were derived from the combination of “t” = low tourism pressure, “T” = high tourism pressure, “h” = low hunting pressure, “H” = high hunting pressure (see Tab. 14A and Appendix 5 for details). For each behavioral characteristic, differences between data recorded on Sundays and on Mondays were computed for each individual and each 48h period of monitoring. The models examined (linear mixed effect models for movements sinuosity and habitat use, generalized additive mixed models for activity patterns) either opposed disturbed areas from undisturbed ones (tourism = th-tH versus TH; hunting = th versus tH-TH) or all possible areas (sites = th versus tH versus TH; sites* = tH versus TH) and tested for variable responses between sexes and between periods of intense/low human activities (i.e. day/night, except for movement sinuosity at the 2 h scale), and all two- and three-way interactions. Coefficients from models in bold type are represented in Figures 37, 38, and 39. K=number of parameters; ΔAIC_c = difference in Akaike Information Criterion with second-order adjustment. Only null models and models with $\Delta AIC_c < 2$ were reported.

Behavioral characteristic		Disturbance source	Models	K	ΔAIC_c	AICc weight	
Sinuosity	scale = 2 h	Tourism	null	4		0.500	
			sex	5	1.40	0.248	
			tourism	5	1.79	0.204	
			Hunting	5		0.395	
			sites	6	1.81	0.160	
		null	4	2.22	0.130		
		scale = 20 min	Tourism	null	4		0.397
				sites*	5	1.77	0.163
				sex	5	1.87	0.156
				Hunting	sex + day/night + sex × day/night	9	
	sex + sites* + day/night + sex × day/night + sites* × day/night + sex × sites*			+ 13	0.02	0.178	
			sex + sites* + day/night + sex × day/night + sex × sites*	+ 11	0.08	0.172	
			sex + sites* + day/night + sex × day/night + sites* × day/night	+ 12	0.57	0.135	
			sex + day/night + sites* + sex × day/night	10	0.64	0.130	
			null	4	30.21	0.000	
	Habitat use		Forests	Tourism	null	4	
		sex			5	0.96	0.136
		sites*			5	1.55	0.101
		sites* + day/night + sites* × day/night			7	1.85	0.087
		day/night			5	1.96	0.082
Hunting		sites		5		0.205	
		null		4	0.39	0.169	
		sites* + day/night		6	1.23	0.111	
		day/night		5	1.61	0.091	
		sex + sites*		5	1.98	0.076	
slope > 30°		Tourism	null	4		0.267	
			sex	5	1.13	0.151	
			sites*	5	1.71	0.113	
			Hunting	sex + day/night + sex × day/night	7		0.128
			null	4	0.41	0.104	
			day/night	5	0.92	0.081	
			sex + day/night + sites* + sex × day/night + sex × sites*	+ 9	1.08	0.074	
			sex + sites* + sex × sites*	7	1.16	0.071	
			sex	5	1.41	0.063	
			sex + day/night + sites* + sex × day/night	8	1.46	0.061	
	sex + sites*	6	1.54	0.059			
	sex + sites* + day/night + sex × sites*	8	1.69	0.055			
	sites*	5	1.77	0.053			
	sex + day/night	6	1.98	0.047			
Moorlands	Tourism	null	4		0.292		
		sex	5	1.49	0.139		
		day/night	5	1.88	0.114		
		sites*	5	1.99	0.107		
	Hunting	sex + day/night + sex × day/night	7		0.357		
		sex + day/night + sites* + sex × day/night	8	1.58	0.162		

Tab. 15 (continued)

		null	4	6.15	0.017
Slope < 10°	Tourism	sites*	5		0.256
		sex + sites*	6	0.94	0.160
		null	4	2.36	0.08
	Hunting	sex + day/night + sex×day/night	7		0.294
		sex + day/night	6	1.35	0.150
sex + day/night + sites* + sex×day/night		8	1.90	0.114	
		null	4	7.56	0.007
Activity pattern	Tourism	sites	9		0.682
		tourism	8	1.54	0.315
		null	7	19.00	0.000
	Hunting	hunting	8		0.774
		null	7	2.71	0.199

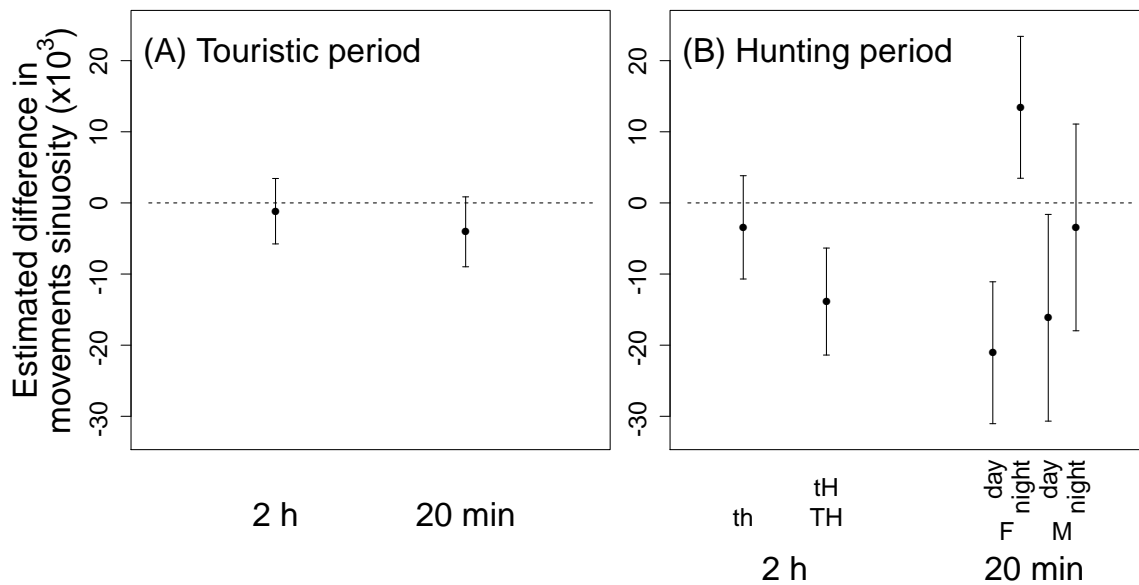


FIGURE 37 Tourism (A) and hunting (B) consequences on the daily sinuosity of movements of GPS-collared Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) in the Caroux-Espinouse massif (southern France) between 2003 and 2012.

These consequences were analyzed at two temporal scales (2 h and 20 min) in a protected reserve (th, where tourism pressure is low and restricted to main trails, and hunting is forbidden) and two surrounding unprotected areas (tH, where tourism pressure is low, and TH, where tourism pressure is high, both of them being harvested areas). Daily sinuosity was assessed using a sinuosity index SI (Bovet et Benhamou 1988; Benhamou 2004, see text for details). Coefficients and 95% confidence intervals (CI) are derived from the best linear mixed-effect models, including individuals and 48h periods as grouping factors to account for repeated measures. When null model was selected, we represented the 95% CI of the null model intercept (see Tab. 15 for details on model selection).

Habitat use

During touristic period, the use of safe (forests and slope > 30°), unsafe (slope < 10°) and/or favorable areas for foraging (moorlands) did not differ between Sundays

and Mondays (null models selected and 95% confidence intervals including 0 for each habitat variable; Tab. 15 and Fig. 38). This was also the case for use of safe habitats (forests and slope $> 30^\circ$) during hunting period in both hunted areas (Tab. 15 and Fig. 38). However, contrasted temporal patterns were observed between both sexes in their use of slope $< 10^\circ$ and moorlands during the same period with males increasing their use of these areas during nights following hunting (mean [95% CI]: +4.9% [2.1; 7.8] and +5.2% [1.9; 8.5], respectively; Tab. 15 and Fig. 38).

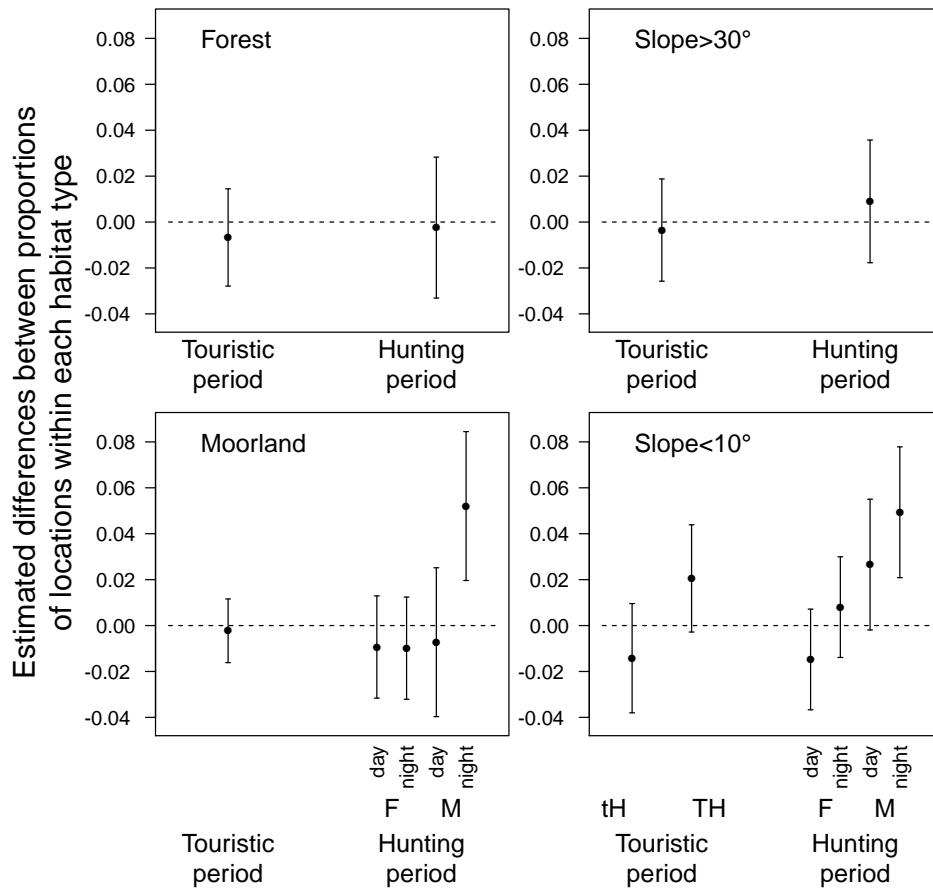


FIGURE 38 Tourism and hunting consequences on use of safe habitats (forests and slope $> 30^\circ$), unsafe habitats (slope $< 10^\circ$) and/or habitats providing the best foraging conditions (moorlands) by GPS-collared Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* \times *Ovis* sp.) in two unprotected areas (tH, where tourism pressure is low, and TH, where tourism pressure is high, both of them being harvested areas) of the Caroux-Espinouse massif (southern France).

Coefficients and 95% confidence intervals (CI) are derived from the best linear mixed-effect models, including individuals and 48h periods as grouping factors to account for repeated measures. When null model was selected, we represented the 95% CI of the null model intercept (see Tab. 15 for details on model selection).

Activity pattern

During touristic period, contrasted daily patterns of differences in hourly activity (pA) were found between animals facing high or low touristic pressure (Tab. 15). Whereas no significant response was revealed in th and tH areas (no 24 h variation in pA at the daily scale and 95% CI including 0, Fig. 39A), mouflon were generally less active during the day (08:45-17:30 UTC; on average [95% CI] -3.8% [-6.0; -1.7] ; maximum difference of -5.0% [-7.1; -2.9]) and more active during the night (21:00-01:00 UTC; on average +3.2% [1.1; 5.2]; maximum difference of +3.7% [1.8; 5.7]) on Sundays than on Mondays in TH area (Fig. 39A). During hunting period, changes in activity patterns between Sundays and Mondays were revealed in the three areas, with contrasted responses between individuals from the th and individuals from the hunted areas (tH and TH, Tab. 15 and Fig 39B). We observed a decrease in diurnal activity (09:00-20:00 UTC; -2.1% [-3.5; -0.8]; maximum difference of -2.6% [-4.1; -1.3]) in th during day period only, whereas a much marked decrease in activity rate was found in hunted areas (08:15-16:45 UTC; -3.9% [-6.0; -1.8]; maximum difference of -5.0% [-7.0; -3.0]) followed by a subsequent increase during the first half of the night (19:30-23:45 UTC; +3.1% [1.1; 5.1]; maximum difference of +3.8% [1.7; 5.9]).

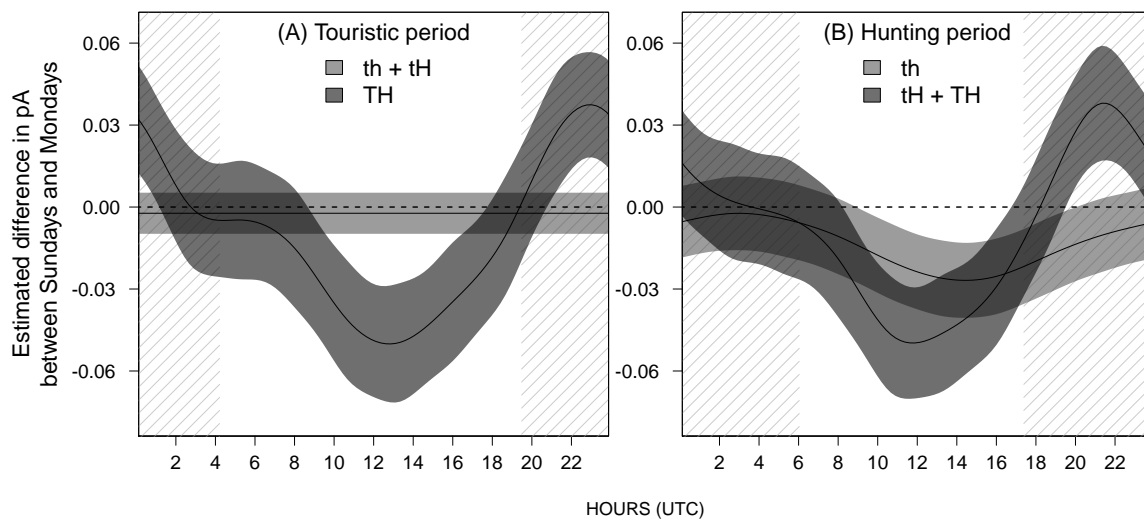


FIGURE 39 Daily patterns of differences in proportions of time active per hour (pA) in GPS-collared Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) living in a protected reserve (th, where tourism pressure is low and restricted to main trails, and hunting is forbidden) and two surrounding unprotected areas (tH, where tourism pressure is low, and TH, where tourism pressure is high, both of them being harvested areas) of the Caroux-Espinouse massif (southern France).

Solid lines and gray areas represent predicted differences in pA and 95% confidence intervals of the best GAMMs models, including individuals and 48h periods as grouping factors to account for repeated measures. Dashed lines indicated 0, i.e. no differences between Sundays and Mondays. Light gray shaded areas represent the nocturnal period between the mean morning and evening civil twilights (sun 6° below the horizon) of the 48h periods included in each analysis.

Discussion

Our analyses revealed hunting and tourism had different impact on space use, movement, and daily activity budget. Accordingly, whether we contrasted days or areas with low and high touristic pressure, the only response we found was a pronounced shift in the day/night allocation of activities in the most visited area following days with high touristic pressure. Mouflon that were less disturbed in the two other zones did not display any direct or delayed response to the presence of tourists, exemplifying the fine-scale behavioral response to this source of non-lethal disturbance. On the opposite, hunting was disruptive with both immediate responses in terms of movements, use of safe areas, and decreased daytime activities, and a delayed compensatory response in terms of increase activity level during nighttime. Most interestingly, even animals living in the wildlife reserve, where no hunting occurred, displayed a modified daily activity budget, though less pronounced than in the hunted populations. We further detected sex-differences in the response to hunting only.

As predicted from risk-disturbance hypothesis (Frid et Dill, 2002), both males and females from hunted areas shifted foraging activities from daytime (performed longer and straighter, i.e non-foraging movements, Van Moorter et al. 2010) to nocturnal hours (more sinuous movements and more active, increase use of the areas concentrating mouflon food by rams, Baudière 1970; Cransac et al. 1997b; Marchand et al. 2013) as a strategy to avoid intense and temporally predictable hunting activities. In this dimorphic/polygynous species, males and females exhibited widely divergent life-history tactics (i.e. sexual segregation) probably explaining sex-specific responses as a result of different levels of exposure related to habitat segregation (Cransac et Hewison 1997; Singh et al. 2010b; Marchand et al., unpublished data) or sex-biased hunting pressure. Indeed, males, on which stalking is focused, were also found to be more vigilant during hunting period (Benoist et al., unpublished data). The strategy of mouflon during hunting period, close to predictions from predation risk allocation hypothesis and optimization trade-offs in predator-prey relationships (Lima et Dill, 1990; Lima, 1998; Lima et Bednekoff, 1999; Ferrari et al., 2009) has already been documented in disturbed birds (Burger et Gochfeld, 1991; Bélanger et Bédard, 1995). It is often hypothesized as an explanation to shifts in the activity pattern of mammals coping with intense human activities (Kaczensky et al., 2006; Podgórski et al., 2013; Ohashi et al., 2013). However, such a large behavioral disruption raised questions on its energetic costs for mouflon. Indeed, it could take a heavy toll on this species generally described as crepuscular (Langbein et Scheibe, 2001; Bourgoin et al., 2011), in particular when carried out during the adverse season and the breeding period (Garel et al., 2011a). Compensatory mechanisms, that have sometimes been reported (e.g. shorter feeding time can be compensated by increasing instantaneous intake rate, Iason et al. 1999), often occur at the expense of other fitness-enhancing activities (e.g. vigilance; Beauchamp 2007) and disturbance often result in energetic costs (Gill et Sutherland, 2000; Williams et al., 2006; Naylor et al., 2009) and negative impacts on fitness (Phillips et Alldredge, 2000; French et al., 2011).

By contrast, the only response of animals living in the protected area to hunting occurred on activity rate and did not result in a nocturnal compensatory response, suggesting that costs of hunting disturbance for protected animals were more limited. This spill-over effect of hunting in the contiguous wildlife reserve may be explained by the

small size (1704 ha), the shape (a long but narrow area) and the configuration (mostly covering a unique valley) of this area. This result would underline the importance of geographical characteristics of protected areas that should be defined to meet the biological characteristics of the focal species (Diamond, 1975; Soulé et Simberloff, 1986).

The daily activity pattern of individuals living in the area with the most intense touristic pressure (TH = Caroux) was also modified during touristic period. However, tourists did not affect movements sinuosity and habitat use whereas hunters did, revealing a rare case of context-specific response in this group of Mediterranean mouflon facing both lethal and non-lethal anthropogenic disturbances. These results suggest that animals were able to detect cues allowing them to distinguish between hunters/hunting period and predation-free recreationists/touristic period, to correctly balance costs and benefits of human avoidance and choose an appropriate behavioral response (Ydenberg et Dill, 1986). Such abilities in cues detection were reported in other studies (for example dogs: MacArthur et al. 1982; Martinetto et Cugnasse 2001; on- or off-trail recreation: Miller et al. 2001) and are often proposed to explain contrasted responses of individuals facing with either numerous recreational activities (Naylor et al., 2009) or numerous hunting techniques (Grignolio et al., 2011; Thurfjell et al., 2013). On the other hand, the absence of undisturbed areas within the site where touristic pressure was the highest largely contrasted with the intense but localized disturbance stimuli imposed by driven hunt with hounds. Indeed, unlike hunters, hikers used an extensive network of trails (Fig. 36) resulting in a diffusive presence of numerous tourists groups for most of the day. Such contrasted conditions could also explain these divergent responses, given that decisions concerning avoidance of an habitat should depend on the existence and availability of undisturbed sites and on the quality of both disturbed and undisturbed areas (Ydenberg et Dill, 1986; Gill et al., 2001). Further research, based on a precise assessment of spatio-temporal distributions and intensity of human activities within each area during both periods (see e.g. Sunde et al. 2009), or on an experimental design, could help firmly conclude on this pattern. However, experimental disturbance allow studying direct responses only (Miller et al., 2001; Taylor et Knight, 2003; Lusseau et Bejder, 2007), while we showed here that the consequences of both human activities on animal behavior differed according to the three behavioral responses analyzed and were prolonged during low-risk periods. Accordingly, our study call for more studies taking advantage of indirect methods (GPS and activity loggers) in pseudo-experimental settings when manipulating drivers of disturbance is tricky (see e.g. Sunde et al. 2009; Tolon et al. 2009).

Management and Conservation Implications

We clearly showed that intense human activities were strong drivers of mouflon spatial and temporal behavior in this population. A critical challenge for managers and conservationists is now to identify strategies allowing coexistence between human activities, resource conservation and wildlife protection in a context of global changes (Post et Stenseth, 1999; Acevedo et al., 2011; Myrsterud et Sæther, 2011) and strong increase in outdoor activities (Flather et Cordell, 1995; Leung et Marion, 2000; Reynolds et Braithwaite, 2001). This is particularly true in Mediterranean mouflon, a paradoxical species in wildlife management and conservation biology (Garzón-Machado et al., 2012). Some native and feral populations are indeed concerned by conservation plans (Cassola, 1985; Shackleton

et IUCN/SSC Caprinae Specialist Group, 1997; Hadjisterkotis, 2001) whereas some introduced ones have allowed the development of thriving economical activities based on trophy hunting (Shackleton et IUCN/SSC Caprinae Specialist Group, 1997; Hofer, 2002) or have been a topic of growing concern owing to their impact on local biodiversity (Chapuis et al., 1994; Heroldova, 1994; Bertolino et al., 2009; Garzón-Machado et al., 2012). We disclosed here that a protected area (i.e. th) was an efficient tool to reduce human impacts (shaky concept) and should hence be promoted (Knight et Temple, 1995). Spatial restrictions on tourism allowed buffering animals from human activities during touristic period without totally banning it, an essential result for their acceptance and more generally to promote the role of such areas for people environmental awareness and education. By contrast, strong and consistent responses were revealed in the two harvested areas during hunting period, highlighting another side-effects of such activity in this population (Garel et al. 2007, Benoist et al., unpublished data). Management policies preventing animals from additional human costs during this period coinciding with adverse season and breeding period in this population should hence be promoted. For instance, stalking occurred during hunting period on Mondays in our area but was shown to involve less disturbance than driven hunt with hounds in our analyses. It should hence be favored, so that temporal restrictions on hunting during breeding periods (Apollonio et al., 2011). Increasing evidence of behavioral disruptions in harvested populations should particularly alert managers regarding recent findings on evolutionary consequences of hunting (Coltman et al. 2003 in bighorn sheep *Ovis canadensis*, Proaktor et al. 2007 in red deer *Cervus elaphus*, Gamelon et al. 2011 in wild boar *Sus scrofa scrofa*). In addition to morphology and life-history traits, they indeed suggest that hunting could also act as a driving force for behavior, by removing “bolder” individuals and sparing “shyer” ones, as recently found in elk *Cervus elaphus* (Ciuti et al., 2012a). Further exploring the importance of personality (Dingemanse et al., 2010; Michelena et al., 2010) in behavioral responses of animals to disturbance may help to better grasp the whole consequences of increasing human influence in natural areas.

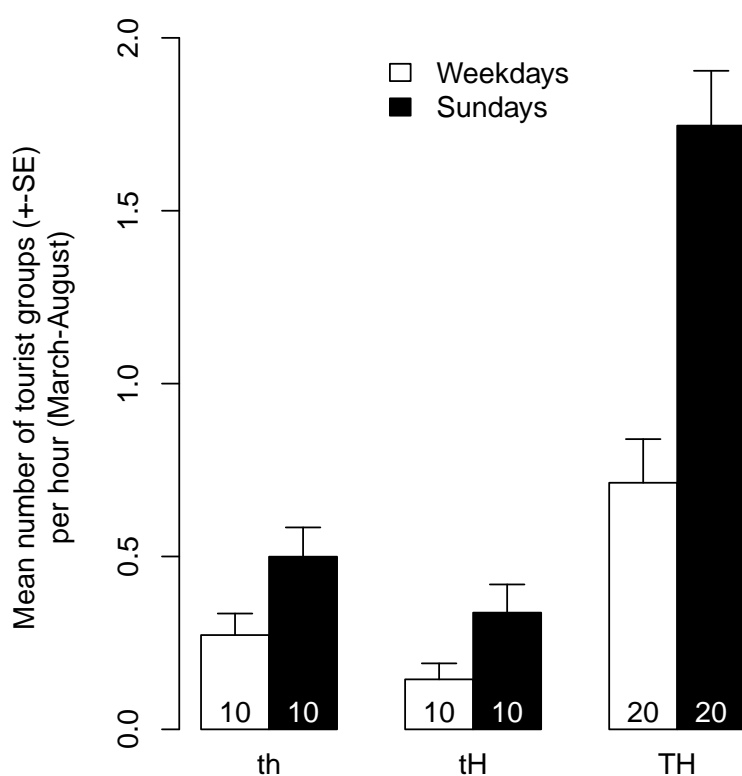
Acknowledgments

We warmly thank all the professionals from the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (SD 34, Eric Marty, Jeanne Duhayer and Christian Itty) and numerous trainees for their technical support for trapping, tagging and monitoring GPS-collared moufflons.

Appendix 5

From March to August 1996, tourism pressure in the Caroux-Espinouse massif (southern France) was assessed by counting the number of groups hiking on the main trails (see Fig. 36) in the three studied areas (th, tH and TH) on both Sundays and weekdays (see Martinetto et al. 1998 for details).

The acronyms of the 3 studied areas were derived from the combination of “t” = low tourism pressure, “T” = high tourism pressure, “h” = low hunting pressure, “H” = high hunting pressure (see Tab. 14A for details). The numbers of repetitions in each area are reported above x-axis. Although data were recorded in 1996, tourism pressure during our study period (2003-2012) was not expected to deviate from these trends regarding both differences between areas and differences between Sundays and weekdays.



Article 6 :

Les espèces écologiquement proches modifient-elles leurs activités journalières en situation de sympatrie ? Un test chez le chamois en présence du mouflon

Mouflons et chamois dans le massif des Bauges : présentation

Le massif des Bauges (45°40'N, 6°13'E) est un massif calcaire des Pré-Alpes françaises d'environ 91 000 ha, à cheval sur les départements de la Savoie (73) et de la Haute-Savoie, juché entre les agglomérations d'Annecy (Nord), de Chambéry/Aix-les-Bains (Sud-Ouest) et d'Albertville (Est). D'une altitude moyenne d'environ 1 000 m mais variant de 250 à 2 217 m (Arcalod), ce massif de moyenne montagne rassemble les étages collinéen, montagnard et subalpin. Le climat y est froid (moyenne annuelle : 7 °C ; janvier : -1,1 °C ; juillet : 17,2 °C) et humide (1370 mm par an en moyenne), la neige tombant d'octobre à mai et couvrant le sol pendant 4-5 mois, le gel sévissant en moyenne 148 jours par an (Boissier 2005 ; source : station Météo France de Lescheraines [590 m] – données 1964-1993).

Protégées au sein d'un Parc Naturel Régional depuis 1995, lui-même intégrant une Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage de près de 5200 ha créée en 1913, la flore (1 556 espèces recensées en 2004 ; Parc Naturel Régional du massif des Bauges 2004) et la faune y sont riches et abondantes, profitant d'une importante diversité de milieux naturels et semi-naturels. Parmi la grande faune de ce massif (5 espèces d'ongulés sauvages y cohabitent), le chamois est l'espèce emblématique, la plus abondante (> 1 200 individus dans la RNCFS, Loison et al. 2006) devant le mouflon (> 400 individus au milieu des années 2000, Jullien et al. 2009), issu de l'introduction de 16 individus en provenance de la Réserve Nationale de Chasse de Chambord en 1954-55 (Figure 9).

Au sein de la RNCFS, ces deux espèces font l'objet de suivis du même type que ceux réalisés dans le massif du Caroux-Espinouse (voir section 4.3, page 53). L'un des objectifs de ceux-ci est de comprendre les mécanismes qui régissent les interactions entre ces deux espèces. En effet, dès que la disparition de la neige rend les alpages accessibles aux mouflons, peu à l'aise dans cet élément contrairement aux chamois, elles cohabitent sur les mêmes espaces, qui ne représentent qu'1/6 de la surface totale de la RNCFS (Lopez, 2001).

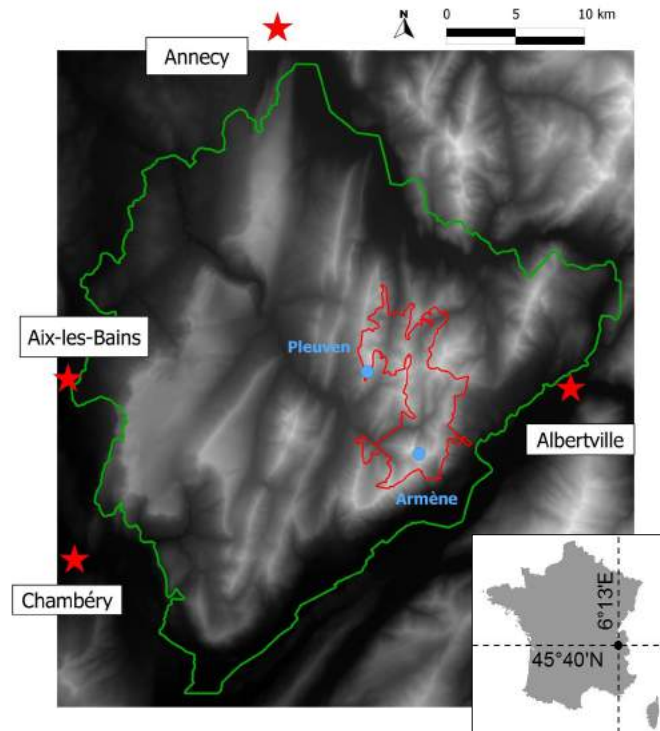


FIGURE 40 Représentation cartographique du massif des Bauges (Savoie–Haute-Savoie).

Les étoiles rouges représentent les principales agglomérations qui bordent le massif. Les lignes verte et rouge représentent respectivement le Parc Naturel Régional (environ 91000 ha) et la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (environ 5 200 ha). Les 2 points bleus représentent les localisations des 2 sous-noyaux de populations de chamois étudiés dans l'article 6 (voir Figure 41 pour plus de détails). La situation du massif en France est donnée en encart en bas en droite.

Les travaux réalisés jusqu'à présent n'ont pas mis en évidence de compétition pour les ressources entre les deux espèces. Malgré un chevauchement de niche écologique important (88%), mouflons et chamois ne recherchent pas exactement les mêmes communautés végétales au sein de ces espaces (Darmon et al., 2012). Les chamois préfèrent les pelouses à séslerie *Sesleria* sp. et à laîche sempervirente *Carex sempervirens*, tandis que les mouflons sélectionnent plutôt celles dominées par la laîche ferrugineuse *Carex ferruginea* et plus éloignées des chemins de randonnées. Aux densités actuelles, ceci semble suffire pour limiter la compétition entre ces deux espèces. Toutefois, nous avons vu précédemment (section 2.1.3.1, page 14) que la compétition peut aussi être le fait des simples interactions entre deux espèces (*i.e.* compétition par interférence). Or dans d'autres situations de sympatrie entre les 2 espèces, une compétition par interférence a été révélée (Chirichella et al., 2013), nous suggérant donc d'explorer les conséquences de cette sympatrie forcée sur d'autres dimensions de la niche écologique de ces espèces. Dans le travail présenté ci-après (Article 6), nous nous sommes donc appuyés sur les données de colliers GPS posés sur des individus de deux sous-noyaux de la population de chamois, l'un en sympatrie avec le mouflon (secteur de Pleuven), l'autre en allopatrie (secteur d'Armène), pour déterminer dans quelle mesure le chevauchement spatial entre les deux espèces influence le rythme d'activité journalier du chamois.

DARMON G, BOURGOIN G, **MARCHAND P**, GAREL M, DUBRAY D, JULLIEN J-M, LOISON A, Do ecologically close species shift their daily activities when in sympatry? A test on chamois in presence of mouflon. Note acceptée par la revue *Biological Journal of the Linnean Society*.

Abstract – Temporal partitioning of daily activities between species may promote coexistence within animal communities by reducing behavioural interference, particularly when species highly overlap in the use of space and resources. Such a strategy may be used by Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra rupicapra*) when in presence of mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.), an introduced highly gregarious species with a broader ecological niche, overlapping with that of chamois. Using simultaneous monitoring of 29 GPS-collared chamois and 12 mouflon, we assessed the temporal variation in activity patterns of chamois amongst two sub-populations : one without mouflon and one with mouflon, during January and August, the two most extreme periods of spatial overlap of mouflon with chamois distribution. Substantial differences in activity patterns between chamois and mouflon were observed (in average $13.8 \pm 10.5\%$ in January and $10.6 \pm 11.6\%$). More subtle differences appeared between both sub-populations of chamois and persisted regardless of the spatial overlap with mouflon ($3.2 \pm 1.8\%$ in January and $2.6 \pm 1.5\%$ in August), thus highlighting no behavioural interference from mouflon on chamois. Our findings suggest the temporal partitioning of daily activities between chamois and mouflon, although probably caused by species-specific adaptations to environmental conditions, may contribute to their coexistence.

Key-words – large herbivores, mountain, niche overlap, time partitioning, coexistence, interference competition, animal community.

Introduction

Understanding the mechanisms allowing coexistence between species constitutes a major challenge in community ecology, particularly when studying ecologically close species (i.e. species highly overlapping in space and resource use). In order to coexist, co-occurring species should indeed differ on at least one dimension of their ecological niche (sensu Hutchinson 1957) : space, habitat resources, and/or time (limiting similarity theory, MacArthur et Levins 1967). When ecologically close species highly overlap in space, they may interact directly (e.g. through aggressive behaviours or occupation of the patches; Case et Gilpin 1974; Kronfeld-Schor et Dayan 2003). Although less studied than exploitative competition, such behavioural interference could be an important structuring driver of animal communities (Case et Gilpin, 1974; Amarasekare, 2002).

Understanding how species adjust their behaviour to avoid interference in large herbivore communities has biological and management implications (Vázquez, 2002), especially due to an ongoing increase of interactions between native and non-native species with similar ecological requirements (e.g. Loison et al. 2003). In particular, it has been shown that larger and more gregarious species often lead smaller and less gregarious species to adjust their behaviour in order to avoid behavioural interference (Forsyth, 2000; Ferretti et al., 2011; Valeix et al., 2007), through spatial adjustment (Ferretti et al., 2011; Macandza et al., 2012) and use of suboptimal resources (Chirichella et al., 2013). Besides these segregations on the spatial and habitat dimensions of ecological niches, species may shift their daily activities to reduce behavioural interference (Kronfeld-Schor et Dayan, 2003). However, such a response through temporal segregation has so far been less investigated in large herbivores (but see Valeix et al. 2007).

We studied here the daily activity pattern of a native species, the Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) in presence of an introduced species, the mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.), a species of similar body size (range of 35-50 kg between females and males for both species; Catusse et al. 1996), in the northern French Alps. The previously observed high spatial and ecological overlap between chamois and mouflon (88% of similarity between the niches, Darmon et al. 2012) may favour the potential for competition between these two species. As chamois form smaller and spatially unstable groups compared to mouflon (Darmon et al., 2007, 2012) and are limited by resources in our population (density-dependence in juvenile body mass of chamois; Garel et al. 2011b), chamois may suffer from behavioural interference by mouflon, as suggested in the Italian Alps (Chirichella et al., 2013). We assessed if temporal partitioning may be an efficient strategy employed by chamois to avoid behavioural interference.

We expected a high temporal overlap in activity patterns between chamois and mouflon because of similar activity rhythms (Rüttimann et al., 2008; Bourgoïn et al., 2011) induced by similar energetic and ecological needs (H1; Hofmann 1989; Bertolino et al. 2009; Marchand et al. 2013). As a result to this temporal overlap, chamois living sympatrically with mouflon should shift their peak of activity towards periods when mouflon are inactive to reduce behavioural interference from mouflon (H2). Owing to the continuous recording of motion data from 41 GPS collars fitted on both chamois and mouflon, we compared daily activity patterns of chamois and mouflon, and then of two sub-populations of chamois, one living allopatrically and one living sympatrically with mouflon.

Material and Methods

Study sites

The study was conducted in the Bauges Game and Wildlife National Reserve (northern Alps, France, 45.65°N, 6.23°E, 5205 ha, 600 - 2217 m asl). While chamois are endemic to the study site, mouflon were introduced in the 1950's and are now the second most abundant ungulate species after chamois (Darmon et al., 2012). We considered two spatially close chamois sub-populations (ca. 9 km apart) experiencing similar environmental conditions (Duparc et al., 2012) : Armène, where chamois lived in allopatry (“allopatric site”), and Pleuven, where they lived in sympatry with mouflon (“sympatric site”). On average, 57 chamois/km², and 51 chamois and 23 mouflon/km² were respectively censused in Armène and Pleuven from June to October 2004 and 2005 (Darmon 2007 ; Figure 41). During our study period, from 2004 to 2009, chamois and mouflon had no natural predators and almost no interactions with other wild ungulates occupying lower elevation ranges (roe deer *Capreolus capreolus*, red deer *Cervus elaphus* and wild boar *Sus scrofa*). Domestic cows *Bos taurus* occupied high elevation pastures a hundred days in summer from 2003 in Armène and from 2007 in Pleuven, but being enclosed, direct contacts with chamois and mouflon were limited.

Activity data

We trapped 29 chamois (16 females in the sympatric site and 13 females in the allopatric site) and 12 mouflon (including 2 young males) during spring-summer 2004-2009 using falling nests baited with salt licks (Jullien, 2001). Animals were fitted with GPS collars Lotek 3300S (Engineering Inc., Canada), which recorded one location/day at 7 am (local time) for the collars deployed until 2007 and at least one location/20 minutes for 2 days of the week before 2007 and every day after 2007. Activity sensors on the collars recorded motion data (*i.e.* animals' head movements) every 5 minutes every day thanks to two perpendicular captive-ball tilt switches (mean recording time (\pm SD) : 403 \pm 141 days).

Statistical analyses

To predict the activity state (active *vs.* inactive) of mouflon, we applied the discriminant model developed by Bourgoïn et al. (2011) to motion data. The similar model for chamois, calibrated from visual observations of three free-ranging collared chamois (73 and 45 min periods of complete activity and inactivity, respectively ; see Bourgoïn et al. (2011) for further details), classified individuals as active or inactive with respectively 94.3% (95% confidence interval (CI) = 83.8-100.0) and 96.0% (CI = 88.0-100.0) success rate. We applied this model to predict each marked chamois' activity state.

To test the influence of mouflon on chamois activity pattern, we first selected the two most contrasted months during which direct interactions of chamois with mouflon were minimum and maximum (*i.e.* minimum and maximum overlap of mouflon on chamois distribution). Considering one location per day (all daily locations and a random daily location among the repeated daily recordings), we calculated the spatial overlap of mouflon on chamois distribution by measuring the proportion of chamois home ranges occupied by

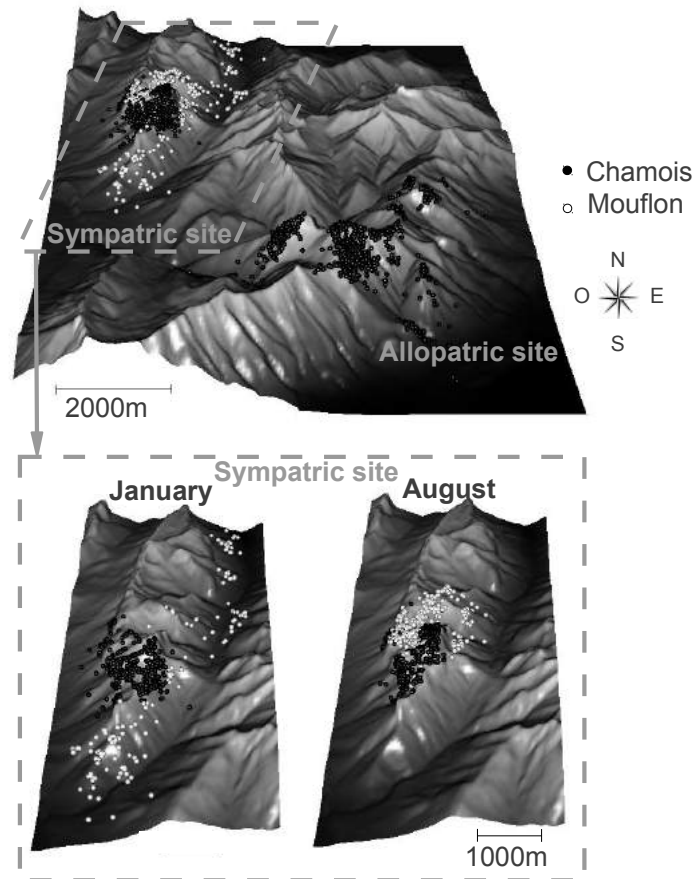


FIGURE 41 3D spatial distribution of all individuals (top left), and of chamois and mouflon in the sympatric site (shaded square) represented on the elevation map (range : 600-2217 m).

The spatial overlap of mouflon on chamois was minimal in January (6% of 319.1 ha [2090.7 ha occupied by both species]), and maximal in August (34% of 245.79 ha [492.67 ha occupied by both species]).

mouflon home ranges (95% kernels with ad hoc smoothing parameters). The two months for which the largest difference in spatial overlap was observed were January (lowest spatial overlap : 6% of the 319.1 ha used by chamois) and August (highest spatial overlap : 34% of 245.8 ha used by chamois). We then performed month-specific analyses using generalized additive mixed models (Pinheiro et Bates, 2000) with the mean proportion of time an individual was active per hour (pA) as the response variable, and animal identity and year as random effects. The baseline model (M0) included hour as a smoothed term with a cubic regression spline to ensure the estimations of pA at midnight were adjusted (*i.e.* head and tail of the curve) as the activity pattern is cyclic daily. To respectively address hypotheses H1 (similar activity patterns between the two species) and H2 (different activity patterns between chamois of the two sub-populations), we considered a model (M1) accounting for a “species” effect (two levels : chamois and mouflon) and a full model (M2) accounting for a “species-site” effect (three levels : mouflon, chamois in sympatry, chamois in allopatry) with specific smoothed terms for each level of the factors. We compared the three models using differences in Akaike information criterion corrected for small sample size (ΔAIC_c). We then computed the percentage of explained deviance by models M1 and M2 compared

to M0 (see Table 16). Finally, we computed the hourly differences in predicted pA between the chamois and mouflon (from model M1) and between the two chamois sub-populations (from model M2) for each month and compared these differences between months using Wilcoxon t-tests. Analyses were performed using R 2.14.1 (R Development Core Team, 2013) with the packages *adehabitat* (Calenge, 2006), *MASS* (Venables et Ripley, 2002) and *gamm4* (Wood, 2006).

Results

The hypothesis H1 was partially validated, because both species showed a bimodal activity pattern with peaks early in the morning and late in the evening but marked differences in activity patterns (*i.e.* level and time of activity) appeared between them (“species” effect) in both months (mean \pm standard deviation (SD) = $13.8 \pm 10.5\%$ (January); $10.6 \pm 11.6\%$ (August) with no significant difference between the two months, Wilcoxon t-test : p-value = 0.24; Figure 42; Table 16). Although models M2 outperformed models M1 both during the period of high and low spatial overlap, considering a distinction between the two sub-populations of chamois (within the “species-site” effect) had a much smaller influence on model fit than the “species” effect (Table 16). In contradiction to H2, the hourly differences in predicted pA between the two sub-populations of chamois were low whatever the spatial overlap with mouflon ($3.2 \pm 1.8\%$; $2.6 \pm 1.5\%$) and not significant between the two months (Wilcoxon t-test : p-value = 0.21), thus highlighting no shift in chamois activity pattern when overlap with mouflon increases in the sympatric site.

TABLE 16 Comparison of the models predicting individual mean proportion of hourly activity for each month : contribution of “species” effect (model M1) compared to the baseline model (M0, details in the text) and of “species-site” effect (model M2) compared to M1.

	contribution of “species” effect compared to baseline model		contribution of “species-site” effect compared to “species” effect	
	$\Delta AIC_{c_{M0-M1}}$	$\frac{\Delta \text{Deviance}_{M0-M1}}{\text{Deviance}_{M0}}$	$\Delta AIC_{c_{M1-M2}}$	$\frac{\Delta \text{Deviance}_{M1-M2}}{\text{Deviance}_{M1}}$
January (low spatial overlap)	11009	37.8%	197	0.7%
August (high spatial overlap)	4456	27.8%	203	1.3%

Discussion

Whereas both chamois and mouflon showed activity peaks early in the morning and late in the evening in both months, as typically observed in large herbivores (Cederlund, 1989), substantial differences in daily activity patterns appeared between these two species (Figure 42). As chamois are more sensitive to the availability of forage quality than mouflon (Hofmann, 1989; Bertolino et al., 2009), their higher activity level during day-

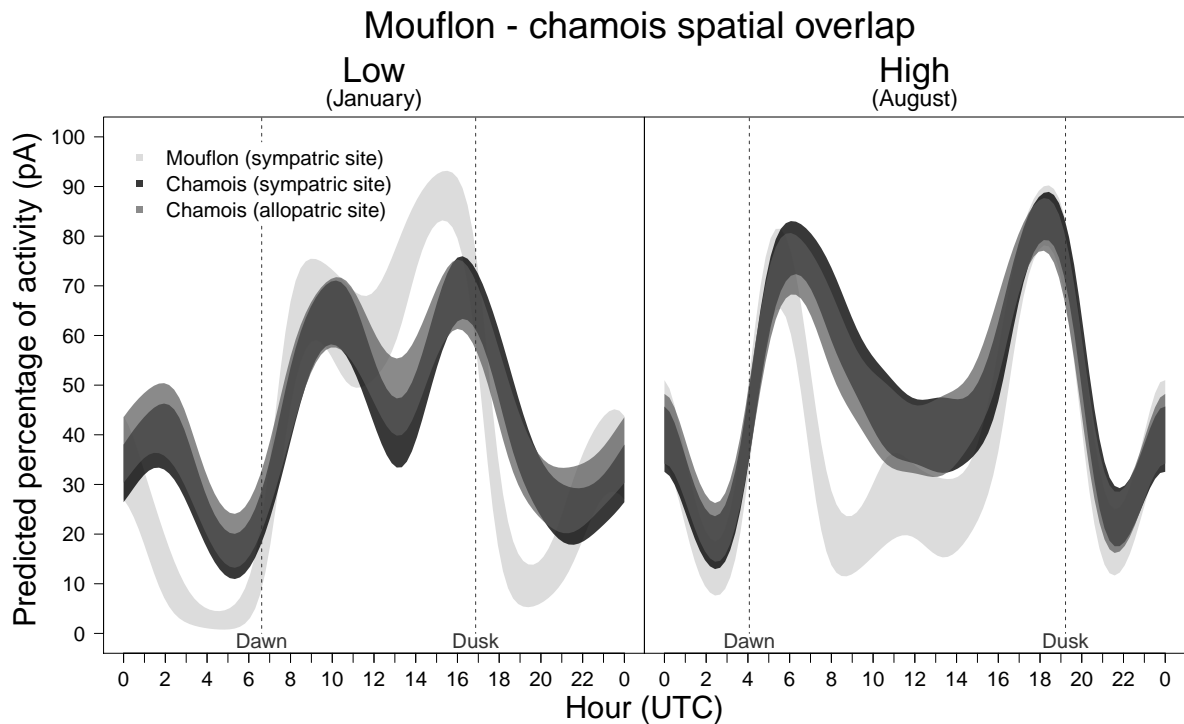


FIGURE 42 Daily activity patterns of chamois in allopatry, of chamois in sympatry with mouflon, and of mouflon, in January when the spatial overlap of mouflon on chamois was minimal (6% of 319.1 ha [5043 ha occupied by the two species]; left) and in August while it was maximal (34% of 245.8 ha [565 ha occupied by the two species]; right).

Thickness of curves correspond to predicted values \pm standard errors.

time in summer is likely to reflect movements required to select high quality patches. For mouflon, activity levels underline the species' higher sensitivity to extreme temperatures compared to chamois, since they decreased more during the thermally stressing hours (*i.e.* night in winter and day in summer; see Bourgoïn et al. 2011). The differences in activity patterns between chamois and mouflon suggest species-specific endogenous rhythms (foraging/ruminating, Hofmann 1989) or sensitivity to environmental constraints (*e.g.* thermoregulation, Bourgoïn et al. 2011).

Despite a large temporal overlap between chamois and mouflon activity patterns, almost no differences in activity patterns between chamois in the allopatric site and chamois in the sympatric site occurred and persisted whatever the spatial overlap between the two species : it therefore highlights no behavioural interference by mouflon in the sympatric site. In the Swiss Alps, Rüttimann et al. (2008) did not find any behavioural interference either between domestic sheep *Ovis aries* and chamois. These findings suggest a non-competitive coexistence between chamois and mouflon (Tokeshi, 1999), possibly because of high availability of resources for adult chamois while their spatial overlap was high. A shift in chamois activities in the presence of mouflon may not be necessarily involved, as different species-specific daily activity patterns seemingly participate in limiting behavioural interference. However, behavioural interference has repeatedly been suggested in large herbivores communities, often induced by non-native species on native

species (e.g. Chirichella et al. 2013). Susceptibility to behavioural interference may depend on various factors, such as sex (Hamr, 1988; Ferretti et al., 2011), body size (Valeix et al., 2007; Ferretti et al., 2011), gregariousness and density (Forsyth et Hickling, 1998; Ferretti et al., 2011), or external disturbances such as predators (Eriksen et al., 2011) or human activities (Hamr, 1988). In addition, interspecific spatial overlap on fundamental habitat resources, such as food patches, may lead to stronger potential for interference. Also, other mechanisms to avoid interference would lead species to locally adjust their spatial distribution (Ferretti et al., 2011; Macandza et al., 2012) or their selection of resources in presence of a direct competitor (Chirichella et al., 2013) rather than shift in their daily activities. Considering a global approach merging spatial, habitat resources, and temporal dimensions of ecological niches could deepen knowledge on the mechanisms of avoidance of behavioural interference between ecologically close species.

Acknowledgments

All the experiments were performed in compliance with current French laws on wildlife and animal welfare. We wish to thank O. Bantus, M. Henriques and W. Renaud (Lotek Wireless Inc.) for technical support and all the volunteers who participated in the captures. We are also grateful to C. Plasse, A. Darlington, JA. Allen, N. Owen-Smith, F. Ferretti, BP. Kutler and the two anonymous reviewers for their useful comments.

Partie VI

SYNTHÈSE GÉNÉRALE



CHAPITRE 5 :

Synthèse et Perspectives

Confrontés à un environnement hétérogène et dynamique, et eux-mêmes ayant des besoins et des contraintes multiples qui varient dans le temps, les animaux doivent adopter la stratégie qui leur semble la plus à même d'assurer la transmission de leurs caractères génétiques à un maximum de descendants. Parmi l'ensemble des décisions qui constituent cette stratégie, l'utilisation de l'espace et du temps sont deux comportements clés qu'ils peuvent moduler pour y parvenir. Tentant de percer une partie des secrets de l'écologie des grands herbivores terrestres, nous nous sommes concentrés ces deux aspects du comportement animal au cours de ce travail de thèse, avec pour modèle d'étude le mouflon méditerranéen. Dans ce chapitre, nous nous proposons de faire une synthèse des principaux résultats détaillés précédemment (Articles 1 à 6) et de les discuter à travers le croisement des informations apportées par chacun. Nous verrons ensuite quelles pourraient être les implications de ces résultats en termes de gestion de l'espèce et, plus généralement, des grands herbivores et de leurs habitats. Enfin, nous proposerons quelques pistes de recherche qui émanent de ce travail.

5.1 Synthèse et discussion des principaux résultats

5.1.1 Sélection des ressources alimentaires :

un paisseur éclectique ou la stratégie la moins pire ?

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés au choix des ressources alimentaires, et à ses variations au regard de la diversité des habitats dans lesquels l'espèce a été introduite (Article 1). Classé parmi les pisseurs aussi bien d'après la morphophysiologie de son appareil digestif (Hofmann, 1989; Kamler, 2001; Behrend et al., 2004; Clauss et al., 2009b) que du fait de la composition de son régime alimentaire (García-González et Cuartas, 1989; Faliu et al., 1990; Homolka, 1993; Cransac et al., 1997b), nous avons effectivement pu vérifier que les graminées constituent généralement la part la plus importante du régime alimentaire du mouflon lorsque celles-ci sont disponibles. Toutefois, notre revue a aussi mis en évidence dans la plupart des sites étudiés une consommation importante de dicotylédones, dont des arbustes et autres ligneux. C'est en particulier le cas en automne-hiver lorsque l'abondance et la qualité des ressources herbacées sont plus réduites (Langvatn et al., 1996). L'inadéquation apparente entre les régimes observés et les caractéristiques morphophysiologiques de l'espèce soulève donc de nombreuses interrogations sur l'écologie alimentaire des ruminants. En effet, cette propension des pisseurs à ingérer des dicotylédones en quantités importantes a été relevée à de multiples reprises (chez un autre ovin sauvage, le mouflon canadien *Ovis canadensis* [Todd 1972], mais aussi

chez le boeuf musqué *Ovibos moschatus*, le bison des bois *Bison bison athabascae*, le bison européen *Bison bonasus*, le buffle nain *Syncerus caffer nanus*, l'anoa de Malaisie *Bubalus depressicornis* [Clauss et al. 2010]), surtout lorsque les facteurs environnementaux les y contraignent (Van Wieren, 1996; Clauss et al., 2003, 2010). Les relations étroites établies dans la littérature entre contenus des végétaux, caractéristiques digestives des ruminants et composition de leur régime alimentaire (Hofmann, 1989; Van Soest, 1994) nécessitent donc d'être réévaluées (Gordon, 2003; Pérez-Barbería et al., 2004; Clauss et al., 2010; Codron et Clauss, 2010). L'étendue de cette flexibilité dans le régime alimentaire des paisseurs, leurs capacités à extraire de l'énergie de cette alimentation plus ligneuse et les conséquences de ces régimes « suboptimaux » dans les populations concernées sont en particulier des questions qui restent sans réponse.

Chez les ovins sauvages, la raréfaction des habitats riches en graminées au profit de la forêt a plusieurs fois été identifiée comme un paramètre clé dans le déclin de certaines populations ou de leur qualité phénotypique (Wakelyn, 1987; Garel et al., 2007). C'est ce que confirme à l'échelle individuelle notre analyse des variations spatiales de la masse corporelle des mâles prélevés à la chasse dans la population du massif du Caroux-Espinouse (Article 2). Nous y avons en effet révélé une influence négative de la diversité des expositions, positive de la proportion de milieux ouverts et négative de la pente moyenne dans les domaines vitaux simulés (Figure 26, page 99). Or ces 3 variables semblent être largement reliées à l'abondance, l'hétérogénéité et la qualité des ressources alimentaires (lien avec la structuration de la végétation sur le massif, voir section 4.1.3, page 48). En outre, l'analyse des variations annuelles de la sélection de l'habitat à deux échelles (Article 3) a mis en évidence une sélection accrue des habitats les plus riches en graminées par les deux sexes (sur les plateaux pour les mâles, dans les pentes pour les femelles) lorsque celles-ci sont abondantes et de qualité et les contraintes humaines limitées (mars-septembre; Figures 29 et 30, pages 118 et 119; Baudière 1970). De même, à l'échelle journalière et pendant la période estivale (Article 4), c'est sur ces mêmes types d'habitats que se concentrent les deux sexes pendant leurs périodes d'activité (crépuscules en règle générale, mais aussi la journée lorsque les conditions climatiques sont plus clémentes; Figure 35, page 138; Bourgoïn et al. 2011). Ce faisceau d'éléments tendrait donc à montrer que même s'il possède les capacités d'en inclure dans son régime alimentaire, l'ingestion d'herbacées dicotylédones ou d'éléments ligneux par le mouflon, tout au moins en quantités importantes, pourrait être interprétée comme la « moins pire » des stratégies d'acquisition de l'énergie dans un environnement où les ressources alimentaires les plus appropriées manquent. Malheureusement, l'amplitude d'une telle stratégie et l'existence d'un seuil au-delà duquel elle deviendrait néfaste, à travers des effets directs sur le processus de digestion (*e.g* Baker et Hobbs 1987; Boyd et al. 1996) et/ou indirects par la consommation de composés de défenses produits par les plantes et contre lesquels ils ne sont *a priori* pas équipés (mais voir Clauss et al. 2005), restent largement méconnues. C'est pourtant un élément clé pour mieux comprendre les dynamiques contrastées des populations de mouflons et l'influence parfois néfaste de ces dernières sur des habitats très divers au sein de l'aire de répartition de l'espèce.

5.1.2 Importance de l'échelle spatio-temporelle et de l'activité dans la compréhension de la sélection de l'habitat et des différences entre sexes

Dans un second temps, nous nous sommes concentrés sur le processus de sélection de l'habitat et ses variations à plusieurs échelles spatio-temporelles et pour les 2 sexes dans la population du massif du Caroux-Espinouse (Partie IV). Nous avons pour objectif de comprendre comment, à travers l'utilisation de l'espace et ses modulations dans le temps, chaque sexe fait face aux différentes contraintes auxquelles cette espèce dimorphique est soumise au cours de l'année (compromis nourriture/couverture; Article 3), et en particulier l'été, saison préalablement identifiée comme clé pour la population (Garel et al. 2004; Bourgoïn et al. 2011; Article 4). La mise en parallèle de ces deux travaux souligne l'importance de l'échelle spatio-temporelle dans la compréhension du processus de sélection de l'habitat (Johnson, 1980; Morris, 1987; Senft et al., 1987; Wiens, 1989b). Leur originalité repose sur la prise en compte du niveau d'activité des animaux dans l'analyse de ce processus à fine échelle (Article 3), ou tout du moins dans la distinction des principales périodes du patron bimodal d'activité décrit chez cette espèce (Article 4; Pipia 2008; Bourgoïn et al. 2011). Ceci s'est en effet avéré décisif pour la mise en évidence de la complémentarité des choix faits par les mouflons à ces différentes échelles spatio-temporelles, et notamment face à la contrainte physiologique que représente l'alternance de phases d'alimentation et de repos/rumination.

Les différences dans l'occupation de l'espace des 2 sexes se sont révélées particulièrement prégnantes de mars à septembre. Pendant le printemps, les mâles donnent clairement la priorité à large échelle (choix du domaine vital de 48h dans le paysage) aux ressources alimentaires abondantes et de qualité en sélectionnant les parcelles riches en graminées, plates et élevées du massif, *i.e.* des habitats qui devraient favoriser leur condition corporelle en vue du rut. Toutefois, ces choix sont largement contrebalancés à une échelle inférieure (mouvements effectués par rapport à un ensemble de mouvements potentiellement réalisables) par une sélection des zones refuges pendant les phases inactives. L'été, les contraintes thermiques du climat méditerranéen semblent également occuper un rôle important dans leur processus de décision. Ils sélectionnent en effet des domaines vitaux offrant des conditions plus favorables en termes de couverture thermique, qu'ils balancent à une échelle inférieure en fonction des conditions thermiques et de la période de la journée (Figures 34 et 35, pages 136 et 138). Se concentrer plus nettement sur les zones d'alimentation les plus favorables pendant leurs pics d'activité crépusculaires devrait leur permettre de minimiser le temps nécessaire à l'acquisition d'un minimum d'énergie requis et les activités d'alimentation thermogéniques associées (*time minimizers*, voir section 2.1.2, page 12; Schoener 1971; Hixon 1982; Bergman et al. 2001). Dans le même temps, les femelles (dont on peut raisonnablement penser que la plupart mettent bas puis sont accompagnées d'un agneau, Garel et al. 2005a) recherchent plutôt un compromis entre zones refuges et ressources alimentaires de la période de mise-bas jusqu'au sevrage (début juillet). Cette stratégie a été décrite chez d'autres femelles de grands herbivores (ovins : Festa-Bianchet 1998; Berger 1991; Rachlow et Bowyer 1998; Ciuti et al. 2009; autres ongulés de montagne : Grignolio et al. 2007; Hamel et Côté 2007; autres ongulés : Ciuti et al. 2006), et devrait leur permettre d'assurer la survie de leur progéniture tout en subvenant aux coûts importants associés à la lactation (Loudon, 1985; Oftedal,

1985). L'été, les femelles sélectionnent les zones offrant une bonne couverture thermique mais moins sûres seulement lorsque les températures les plus élevées de la journée les y contraignent et donc à une échelle fine. En revanche, la réduction de l'activité diurne au profit des heures plus clémentes de la nuit mise en évidence chez celles-ci par conditions chaudes et peu ventées (Bourgoin et al., 2011) ne s'accompagne pas de modulations de la sélection des différents habitats, suggérant des stratégies spécifiques à chaque sexe pour pallier à ces conditions estivales.

Les décisions qui sont prises par les moufflons à chacune des échelles spatio-temporelles analysées varient donc largement, s'opposent parfois, et permettent ainsi à chaque sexe de faire face aux multiples facteurs qui les affectent sur ce site. Ainsi, le compromis entre nourriture et couverture omniprésent chez les grands herbivores (Lima et Dill, 1990; Houston et al., 1993; Brown, 1999; Mysterud et Ostbye, 1999; Mabile et al., 2012) se traduit en une hiérarchie de décisions privilégiant chacune un ou plusieurs facteurs (Dussault et al., 2005; Hebblewhite et Merrill, 2009; Martin et al., 2010). Comme proposé par Senft et al. (1987) et développé/vérifié chez le caribou par Rettie et Messier (2000), il semble que l'ordre d'apparition de ces facteurs dans la hiérarchie de décisions des individus soit lié à leur importance pour leur valeur sélective (ressources alimentaires [printemps] et conditions thermiques [été] chez les mâles, compromis refuge/nourriture pour les femelles). L'évolution temporelle de ces critères de sélection spécifique à chaque sexe plaide en outre pour une explication multicausale de la ségrégation liée à l'habitat chez cette espèce, comme cela a par exemple pu être proposé chez d'autres ovins sauvages (argali *Ovis ammon hogsoni* : Singh et al. 2010a) et d'autres ongulés dimorphiques (cerf élaphe : Bonenfant et al. 2004; renne *Rangifer tarandus* : Loe et al. 2006). En effet, si les patrons observés sont conformes aux prédictions des hypothèses dites du « risque de prédation » ou de la « stratégie de reproduction » (Bowyer 1984; Main et al. 1996; Tableau 1, page 20), nos résultats montrent que les conditions thermiques estivales semblent également jouer un rôle important (Article 4). Une analyse détaillée du patron annuel de la ségrégation sexuelle considérant les différentes hypothèses proposées pour expliquer l'ensemble de ces composantes (*i.e.* liée à l'habitat et sociale; voir Ruckstuhl et Neuhaus 2006 pour une revue de ces hypothèses) pourrait permettre d'évaluer l'importance relative de ces différents déterminants au cours de l'année. Elle devrait enfin nous apporter des informations complémentaires concernant l'automne et l'hiver, période durant laquelle la ségrégation liée à l'habitat est apparue plus limitée (absence de ségrégation sexuelle? [mais voir Cransac et Hewison 1997], composante sociale plus importante? [Cransac et al. 1998]). Durant cette période, nous avons en effet montré que les deux sexes privilégient les zones refuges (rochers) et de couverture (forêts de feuillus) dans les pentes où ils effectuent l'ensemble de leurs activités, suggérant une contrainte forte imposée par la chasse en plus des conditions environnementales moins favorables (végétation sénescence, climat frais, humide et venteux; Figure 13, page 47). C'est aussi ce qui a motivé une étude plus approfondie de l'influence des activités humaines sur le comportement des individus au sein de cette population.

5.1.3 Des mouflons dérangés par les activités humaines (massif du Caroux-Espinouse) mais pas « dérangeants » pour les chamois (massif des Bauges)

Dans un troisième temps, nous avons en effet souhaité évaluer les conséquences comportementales des activités humaines auxquelles le mouflon est confronté sur le massif du Caroux-Espinouse (Article 5), mais aussi celles qui pourraient être observées chez le chamois en réponse à la présence du mouflon dans le massif des Bauges (Article 6). En regroupant ces deux travaux, nous souhaitions ainsi illustrer l'influence sur le comportement animal des interactions interspécifiques, au sein desquelles l'Homme occupe une place centrale.

Grâce à une programmation originale d'acquisition des données de colliers GPS opposant un jour d'intenses activités humaines (dimanche) et un jour de faibles activités (lundi) sur 3 secteurs du massif du Caroux-Espinouse présentant des niveaux d'activités humaines contrastés, nous avons pu montrer que la chasse et le tourisme (principalement la randonnée) sont toutes les 2 des activités qui affectent le comportement du mouflon quand elles ont lieu de façon intense. L'analyse simultanée de plusieurs variables comportementales (sinuosité des mouvements, utilisation des zones d'alimentation ou des refuges et patron journalier d'activité) montre toutefois des réponses différentes des mouflons face à leur principal « prédateur » en période de chasse, et face à un « prédateur sans prédation » pendant la saison touristique. En général moins diurnes le dimanche (*i.e.* le jour où ces activités sont les plus intenses) sur les sites dérangés quelle que soit l'activité humaine, les mouflons effectuent également des trajets moins sinueux en journée pendant la chasse (fuite?). Ils sont au contraire plus actifs et utilisent plus les zones d'alimentation la nuit consécutive à cette activité. Ces derniers résultats font donc apparaître des conséquences plus importantes de la chasse, faisant intervenir des réponses nocturnes visant probablement à compenser les coûts énergétiques engendrés par les modifications comportementales observées en journée. Dans la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS), les mesures confinant les randonneurs sur quelques chemins suffisent au niveau de fréquentation actuel pour prémunir les mouflons des effets potentiels de cette activité. En période de chasse (interdite dans la RNCFS), une légère diminution de l'activité diurne y est révélée mais sans autre réponse diurne sur les autres variables comportementales analysées, et surtout sans réponse compensatoire nocturne. Ce résultat devrait donc conforter les gestionnaires sur le rôle protecteur de cet espace tout en les incitant à rester vigilants quant à la question des dérangements (espace protégé de « petite » taille, long mais étroit et couvrant majoritairement une unique vallée ; Figure 12, page 46).

Dans le massif des Bauges, la comparaison des patrons d'activité journaliers de 2 sous-noyaux de populations de chamois, l'un présentant un fort chevauchement spatial avec le mouflon en été (site de Pleuven ; « sympatric site » sur la Figure 41, page 169), l'autre vivant en allopatrie (site d'Armène ; « allopatric site »), n'a pas révélé sur le comportement temporel du chamois une quelconque influence du niveau d'interaction entre ces 2 espèces aux mœurs proches (Figure 42, page 171). En effet, les subtiles différences observées dans les patrons des 2 sous-populations de chamois persistent en hiver malgré un chevauchement spatial faible entre les deux espèces. Ceci suggère que les différences de conditions environnementales locales (*e.g.* distribution des ressources, climat) plus que la

présence du mouflon en soient à l'origine. Malgré un chevauchement spatial fort pendant l'été, ces résultats montrent que la recherche de communautés végétales différentes (Darmon et al., 2012; Redjadj et al., 2013) et de conditions distinctes vis-à-vis des activités touristiques (distance aux sentiers de randonnée; Darmon et al. 2012) suffit pour le moment à limiter les interactions entre ces deux espèces, le chamois n'étant pas affecté par la présence du mouflon aux densités actuelles. Toutefois, la mise en évidence récente de phénomènes densité-dépendants dans cette population de chamois (Garel et al., 2011b), la dynamique actuelle de son habitat (fermeture des milieux), la démographie d'autres ongulés sauvages sur le massif (fort développement numérique et spatial de la population de cerfs élaphe; Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage et Observatoire Grande Faune et Habitats 2013), et les résultats obtenus dans d'autres populations vivant en sympatrie avec le mouflon (Pfeffer et Settimo, 1973; Gonzales, 1986; Bertolino et al., 2009; Chirichella et al., 2013), devraient inciter à continuer à s'intéresser de près à la question de la compétition au sein de cette guildes d'ongulés sauvages.

5.2 Implications pour la gestion

Un des objectifs de ce travail était de fournir aux gestionnaires, à travers l'exemple du mouflon, des éléments leur permettant de prendre les décisions adéquates face aux enjeux importants auxquels les populations d'ongulés sauvages et leurs habitats sont confrontés (*e.g.* réchauffement climatique, fermeture des milieux, développement des activités humaines dans les milieux naturels, compétition avec d'autres ongulés en pleine expansion). De part sa situation paradoxale en termes de gestion (quelquefois enjeu de programmes de conservation, mais souvent chassé et parfois même nuisible, voir sections 2.4, page 31 et 3.1, page 37), le mouflon est une espèce particulière puisque les mesures à prendre peuvent s'opposer en fonction de l'objectif de gestion. Dans la mesure du possible, notre propos sera donc élargi à l'ensemble de ces situations. Mais nous l'illustrerons le plus souvent avec l'exemple de la population du Caroux-Espinouse, où la gestion a pour objectif, comme dans de nombreuses populations d'ongulés sauvages exploitées, le maintien de l'équilibre agro-sylvo-cynégétique (voir section 1.5, page 8).

Après avoir montré leur importance dans le régime alimentaire de l'espèce, sur la qualité phénotypique des mâles et leur rôle majeur parmi les déterminants de la sélection de l'habitat des 2 sexes dans la population du massif du Caroux-Espinouse, nous ne pouvons que souligner l'importance du maintien d'espaces riches en graminées pour cette espèce. Ceci est valable quel que soit l'objectif de gestion puisque les problématiques liées aux impacts négatifs de cette espèce sur son habitat sont généralement liées à la faible disponibilité de ces ressources (Homolka, 1993; Chapuis et al., 1994; Garzón-Machado et al., 2012). En milieux méditerranéens et/ou de montagne, les effets combinés de la déprise agro-pastorale et des changements climatiques (*e.g.* progression des ligneux en altitude) posent de sérieuses menaces sur ces habitats ouverts et les espèces qu'ils abritent (Barbero et al., 1990; MacDonald et al., 2000; Acevedo et al., 2011; Dullinger et al., 2012; Gottfried et al., 2012). Des techniques telles que le brûlage dirigé ou le gyrobroyage, qui ont montré à de multiples reprises leur efficacité dans le maintien d'habitats favorables aux ovins sauvages (Riggs et Peek, 1980; Hobbs et Spowart, 1984; Seip et Bunnell, 1985; Wakelyn, 1987; Risenhoover et al., 1988; Smith et al., 1999; Loomis et al., 2002; Cazau

et al., 2011), pourraient donc bénéficier non seulement au mouflon mais aussi à l'ensemble des espèces inféodées à ces milieux (Moreira et Russo, 2007). Sur le massif du Caroux-Espinouse, ces espaces font d'ailleurs l'objet d'un programme de gestion conservatoire LIFE (Dusfourd, 2002).

Dans un contexte de gestion intégrée des populations de grands herbivores et de leurs habitats (schémas départementaux de gestion cynégétique, section 1.5, page 8), la prise en compte de la dimension spatiale a été encouragée avec la mise en place des unités de gestion cynégétique. Pourtant, les gestionnaires font face à la difficulté d'identifier les éléments qui structurent les populations et leurs dynamiques, et la définition de ces unités spatiales reste souvent déconnectée des échelles auxquelles les espèces interagissent avec leurs habitats. En utilisant des données déjà récoltées par les gestionnaires (*i.e.* le poids des individus prélevés et la localisation des tirs) ou disponible dans la littérature (*i.e.* la surface des domaines vitaux), nous avons pu proposer une approche simple permettant d'obtenir une mesure indirecte de la qualité des habitats pour le mouflon (Article 2). L'utilisation de cette méthode pourrait être élargie à d'autres espèces/populations pour identifier ces structures spatiales, et donc profiter à leur gestion.

La mise en évidence de l'importance des conditions estivales sur le comportement des grands herbivores aussi bien en milieux méditerranéens (Bowyer et Kie 2009; Bourgoïn et al. 2011; Article 4), que boréaux (Van Beest et al., 2012) ou de haute montagne (Aublet et al., 2009), devrait également attirer l'attention des gestionnaires dans un contexte de réchauffement global. En effet, les modèles climatiques prédisent que la fréquence et l'intensité des sécheresses estivales devraient s'accroître, en particulier en milieux méditerranéens (Giorgi et Lionello, 2008). Or en plus des probables coûts associés à cette thermorégulation comportementale, les ongulés sauvages font également face à des ressources alimentaires moindres et de moins bonne qualité sous ces conditions (Ciais et al., 2005; Morison et Morecroft, 2006). Ceci participe aux conséquences observées lors des épisodes les plus sévères. A titre d'exemples, les mouflons adultes prélevés dans le massif du Caroux-Espinouse pendant la saison de chasse consécutive à la canicule de 2003 pesaient en moyenne (\pm écart-type) 3.4 ± 0.8 kg de moins que ceux des 3 saisons précédentes, tandis que la survie juvénile était particulièrement faible cette année-là (74% contre plus de 90% habituellement [Cransac et al. 1997a; Garel et al. 2004]; voir Van Beest et Milner 2013 pour un autre exemple). A Chypre, des abreuvoirs sont même mis en place pour atténuer les effets des conditions estivales sur la population de mouflons et protéger les surfaces agricoles qu'ils utilisent alors fréquemment (Hadjisterkotis, 2001). Maintenir des parcelles offrant des ressources alimentaires de qualité à proximité des habitats constituant des refuges thermiques pourrait être une autre possibilité pour limiter les coûts d'acquisition de l'énergie et de la thermorégulation durant cette période. Enfin, pour les populations exploitées, les plans de chasse pourraient être modulés de façon à intégrer les effets à court terme (recrutement plus faible une année donnée) et les conséquences à plus long terme des conditions estivales subies pendant l'année de naissance sur les paramètres démographiques (effets « cohortes » : Lindström 1999; Gaillard et al. 2003b). Cette dernière recommandation est plus généralement valable pour l'ensemble des facteurs climatiques qui affectent les individus et la dynamique des populations de grands herbivores (voir Weladji et al. 2002 pour une revue), les conditions hivernales étant par exemple aussi déterminantes dans de nombreuses populations d'ongulés sauvages (*e.g.* Schmitz 1991; Loison et al. 1999b; Van Beest et Milner 2013).

La mise en place de suivis fins de l'influence des activités humaines récréatives sur le comportement animal a permis de révéler la diversité, la spécificité et le niveau de complexité des réponses de la faune. En effet, de nombreux comportements peuvent être affectés (Frid et Dill 2002; Tuomainen et Candolin 2011; Article 5), ces réponses étant propres à chaque espèce (Paudel et Kindlmann, 2011; Howe et al., 2013) et dépendantes de l'activité humaine lorsque des individus en subissent plusieurs (Grignolio et al. 2011; Thurfjell et al. 2013; Article 5]). Ces modifications du comportement peuvent être à court terme (*e.g.* Sunde et al. 2009) mais peuvent aussi engendrer des mécanismes compensatoires dès lors que la pression anthropique diminue (Article 5). Enfin, elles peuvent avoir des conséquences non négligeables au sein des populations subissant ces activités humaines (*e.g.* Muhly et al. 2011; Ciuti et al. 2012b). De façon prévisible, les activités cynégétiques ont été les premières à être pointées du doigt, leurs effets sur le comportement s'ajoutant à des conséquences majeures au sein des populations exploitées (Coltman et al., 2003; Festa-Bianchet, 2003; Milner et al., 2006; Proaktor et al., 2007; Allendorf et al., 2008; Gamelon et al., 2011) et n'étant pas limités aux espèces ciblées par la chasse (Grignolio et al., 2011). Chez les grands herbivores, les pratiques cynégétiques permettant un prélèvement efficace tout en réduisant ces dérangements et leur fréquence devraient être encouragées (*e.g.* battue silencieuse, non-restriction des tirs à une seule espèce d'ongulés alors que plusieurs sont chassées au cours de l'année sur un même site). Au contraire, les activités cynégétiques intervenant pendant les périodes clés pour les espèces (*e.g.* périodes d'accouplement; Apollonio et al. 2011) et/ou plus généralement lorsqu'une dépense énergétique supplémentaire pourrait leur être préjudiciable, devraient être proscrites. Aussi bien dans un contexte cynégétique qu'en biologie de la conservation, les espaces protégés sont souvent apparus comme une solution pour prémunir la faune des effets néfastes des activités humaines. Le développement accru des activités récréatives non consomptives au cours des dernières décennies (Flather et Cordell, 1995; Leung et Marion, 2000; Reynolds et Braithwaite, 2001) et en particulier dans ces espaces protégés « victimes de leur succès » (Eagles et McCool, 2002) doit de nouveau interpeller, la quiétude offerte par ces surfaces étant généralement la clé de leur succès. Le maintien de zones totalement protégées devrait être encouragé, en particulier celles qui permettent aux animaux de faire face aux principaux facteurs affectant leurs comportements spatiaux et temporels et leur valeur sélective, et ceci pendant les périodes concernées (*e.g.* sites fréquentés pendant la période d'élevage de la progéniture, zones de couverture thermique pendant les chaleurs estivales pour le mouflon).

Enfin, quel que soit son objectif, tout plan de gestion et/ou de conservation des espèces ségréguées sexuellement et de leurs habitats devrait intégrer l'étendue des différences entre sexes dans l'utilisation de l'espace et son évolution au cours de l'année (Bowyer, 2004; Rubin et Bleich, 2006). En créant des conditions dans l'espace ou dans le temps plus ou moins favorables en termes de ressources alimentaires (voir Bowyer et al. 2001b et Stewart et al. 2003 pour des mises en évidences expérimentales), d'exposition à la prédation, aux activités humaines ou aux maladies, toute intervention humaine sur le lieu de vie de ces espèces peut en effet favoriser/défavoriser un sexe par rapport à l'autre. Ceci peut engendrer des déséquilibres dans leurs traits d'histoires de vie, dans la structuration génétique et les flux au sein et entre les populations (voir Rubin et Bleich 2006 pour une revue des conséquences de la ségrégation sexuelle pour la gestion et la conservation, illustrée avec l'exemple du mouflon canadien). Dans le massif du Caroux-Espinouse,

l'utilisation du relief, spécifique à chaque sexe, devrait par exemple inciter à réfléchir aux conséquences de la restriction de l'exploitation forestière et de la plupart des mesures de gestion des habitats (*e.g.* pastoralisme bovin : Dusfourd 2002 ; gyrobroyage ; cultures à gibiers) aux seules zones de plateaux³⁴. Dans le cadre des captures et des suivis dont la population fait l'objet (« recaptures » visuelles, indices d'abondance), la prise en compte de ces différences dans la répartition des pièges ou des points et circuits d'observation pourrait permettre d'obtenir des résultats moins déséquilibrés entre les sexes sur certains secteurs et d'obtenir une image plus juste de la situation de la population. Dans ce contexte, les modifications de l'habitat prévues prochainement sur les secteurs où les suivis par colliers GPS ont lieu (brûlages dirigés, travaux importants d'exploitation sylvicole) pourraient être mis à profit pour tester expérimentalement leurs effets sur chaque sexe. Ils pourront plus généralement permettre de quantifier l'impact de ces modifications pour la population (*e.g.* conséquences de la création d'un réseau de parcelles ouvertes au sein d'un système forestier, ou d'une zone d'alimentation particulièrement favorable, sur l'utilisation de l'espace par les mouffons, la dynamique de la population et celle de la forêt).

5.3 Perspectives

La thèse est finalement un exercice frustrant... Au cours de l'évolution des différents projets autour desquels elle s'articule, à chaque lecture ou chaque sortie du nouveau numéro de vos revues scientifiques préférées, une multitude d'idées émergent et gonflent la liste des « à faire », « idées », « projets » et des *post-its* et fichiers informatiques correspondants... Pourtant, vos heures sont comptées et quand vient le moment de faire la synthèse de ces 3 années, le travail qu'il reste à accomplir est immense au sein de ces listes. Voici donc synthétisées ici quelques-unes de ces perspectives de recherche qui n'ont pas pu être abordées dans ce travail mais qui pourraient le compléter à travers d'autres projets de thèse, ou de post-docs...

5.3.1 Prise en compte de l'hétérogénéité inter-individuelle

Dans cette étude, les suivis individuels ont été mis à profit pour identifier les déterminants des comportements spatiaux et temporels des 2 sexes. L'hétérogénéité des décisions individuelles a généralement été prise en compte (modèles mixtes), sans pour autant en analyser les causes. Pourtant, de plus en plus de travaux soulignent son importance dans les décisions comportementales individuelles des animaux et dans la sélection de l'habitat en particulier. Cette variabilité des choix pourrait avoir des conséquences sur les individus eux-mêmes et les populations concernées (Gaillard et al., 2010), mais aussi sur les espèces avec lesquelles elles cohabitent, et leurs habitats (Réale et al., 2007; Wolf et Weissing, 2012). Deux des moteurs de cette hétérogénéité pourraient faire l'objet de projets futurs dans un contexte de sélection de l'habitat.

D'une part, de nombreux travaux font état de critères de sélection des habitats évoluant de façon non linéaire avec leur disponibilité, *i.e.* de réponses fonctionnelles dans la sélection de l'habitat, en particulier en réponse aux situations de compromis (Holling,

34. même si cela s'explique bien entendu par la nécessité de productivité et/ou à la mécanisation de ces activités.

1959; Mysterud et Ims, 1998; Mabilille et al., 2012). Le rôle prépondérant du compromis nourriture/couverture impose effectivement aux grands herbivores de moduler leur sélection de l'habitat en fonction de la disponibilité des ressources alimentaires et de couverture dans leur environnement (*e.g.* cerf élaphe : Godvik et al. 2009 ; chevreuil : Pellerin et al. 2010; Morellet et al. 2011 ; élan : Herfindal et al. 2009; Mabilille et al. 2012 ; renne : Hansen et al. 2009). Malheureusement, la programmation d'acquisition de données GPS utilisée jusqu'en 2009 dans la population du Caroux-Espinouse (localisations toutes les 20 min sur des périodes de 48h, Tableau 2) rendait difficile la définition du disponible pour chaque individu. L'obtention d'un échantillon conséquent d'individus suivis en continu au cours de l'année dans un futur proche (localisations toutes les 2h depuis 2010, Tableau 2) devrait permettre de tester l'existence de telles réponses chez le mouflon, en particulier pendant l'été où refuges, couverture thermique et nourriture sont en balance.

D'autre part, une littérature désormais importante montre des différences inter-individuelles omniprésentes (*i.e.* concernent de nombreux comportements) et durables (*i.e.* se manifestent dans de nombreux contextes) au sein des populations animales qui permettent d'attribuer des personnalités ou des tempéraments aux animaux (continuum « timides - téméraires » ; Wilson et al. 1994; Dingemanse et al. 2010), y compris au sein des populations d'ongulés sauvages (Réale et al., 2000; Ciuti et al., 2012a; Debeffe et al., 2013). Ces différences s'expriment dans les niveaux de sociabilité, d'agressivité, d'activité ou dans les réactions face à la nouveauté ou aux situations risquées, de même que dans la plasticité des réponses face à des conditions environnementales changeantes. Les données fournies par nos colliers GPS pourraient être utilisées pour tester l'existence de telles personnalités au sein de notre échantillon d'individus suivis. A titre d'exemples, le niveau d'activité général, le niveau d'activité diurne (*i.e.* période risquée), la fréquence des alternances « actif/inactif » durant les périodes d'activité et le pourcentage de temps passé « la tête en bas » (*i.e.* niveau de vigilance), les taux de déplacements, la fréquence et l'amplitude des mouvements exploratoires (*e.g.* Debeffe et al. 2013), l'utilisation de l'habitat en général (*e.g.* Wesley et al. 2012) et des habitats risqués en particulier (Ciuti et al., 2012a) pourraient être un ensemble de comportements mesurables à l'aide des colliers GPS permettant de caractériser le comportement de chaque individu sur ce continuum. L'influence de ces éventuelles personnalités sur les réponses aux dérangements humains (tourisme : Martin et Réale 2008 ; chasse : Ciuti et al. 2012a) ou aux conditions climatiques estivales (habitats offrant des conditions thermiques moins sécurisants car plats et éloignés des zones refuges) pourrait ensuite être évaluée³⁵.

5.3.2 Échelles ? Quelles échelles ?

Il est désormais communément admis que la sélection de l'habitat est un processus hiérarchique fait de décisions qui dépendent de l'échelle spatio-temporelle considérée (voir sections 2.1.5 et 2.2.2.1, pages 21–24 et Figure 5, page 24). Deux de ces échelles sont classiquement étudiées, probablement parce qu'elles sont celles qui font le moins intervenir la subjectivité du chercheur dans la définition de ce qui est utilisé ou disponible : le choix du domaine vital dans le paysage et la sélection des parcelles à l'intérieur de ce domaine vital (ordres 2 et 3 de Johnson 1980). Toutefois, déterminer avec plus de précision à quelle

35. A travers son ancêtre, ce serait une façon originale de tordre le coup au vieil adage « tous des moutons ». « *A mufra ùn porta tintenne.* – Le mouflon n'est pas un mouton. » Proverbe corse...

échelle les individus « répondent » effectivement à l'hétérogénéité de leur environnement pourrait permettre de définir objectivement ce qui est réellement disponible pour un individu. De plus, cette information est importante en termes de gestion et en biologie de la conservation. Identifier la surface de perception (*perceptual range*, Lima et Zollner 1996; Olden et al. 2004; Schaefer et Mayor 2007) sur laquelle les animaux construisent leurs décisions devrait en effet fournir des informations sur leurs capacités de réponses aux améliorations ou au contraire aux perturbations de leur habitat et, par conséquent, de mieux quantifier la portée de ces modifications. Dans cet objectif, de nombreuses méthodes permettant d'évaluer cette surface de perception ont émergé (voir Mayor et al. 2009 pour une revue). Elles ont notamment permis de révéler de très importantes variations entre espèces d'ongulés sauvages, ce rayon de perception variant de quelques centaines de mètres chez le bœuf musqué (200 m, Schaefer et Mayor 2007) ou le cerf élaphe (550-1 650 m, Frair et al. 2005 ; 830-1 511 m, Schaefer et al. 2008) à plusieurs kilomètres pour le caribou (13 km, Mayor et al. 2007). Évaluer cette échelle, qui plus est dans un contexte d'hétérogénéité inter-individuelle, pourrait s'avérer être un supplément intéressant chez cette espèce à forts enjeux de gestion/conservation.

A titre d'information, une évaluation de cette surface de perception a été effectuée pour les habitats et les périodes identifiés comme clés pour chaque sexe dans la cadre de l'article 3 (zones refuges pour les femelles durant le printemps, zones d'alimentation des mâles durant le printemps et l'été). Cette analyse préliminaire, réalisée à l'aide de la méthode décrite par Schaefer et al. (2008), a permis de révéler que les écarts moyens maximums d'autocorrélation entre les domaines vitaux de 48h et les surfaces occupées par chaque sous-population étaient atteints en moyenne aux alentours de 275-300 m pour les femelles durant la période mars-juin, contre environ 520 m chez les mâles pour la période mars-septembre, suggérant à nouveau de nettes différences entre sexes.

5.3.3 Des comportements dans l'espace et dans le temps à la dynamique des populations dans un environnement en plein changement

Malgré la mise en évidence ancienne des rythmes d'activité chez les animaux (Ashby, 1972) et chez les ruminants en particulier (Georgii, 1981; Hanley, 1982), peu de travaux ont jusqu'ici intégré ce facteur, probablement confrontés à la difficulté d'obtenir des observations rendant compte simultanément de l'activité d'individus identifiés et des habitats fréquentés sur l'ensemble de leur cycle circadien. Comme chez d'autres grands herbivores (cerf élaphe : Forester et al. 2007; Godvik et al. 2009 ; élan : Bjørneraas et al. 2011), mais aussi d'autres groupes taxonomiques évoluant dans des contextes très différents (tortues marines : Jonsen et al. 2006 ; carnivores : Wilson et al. 2012 ; oiseaux : Marzluff et al. 2001), la prise en compte des comportements dans l'analyse de la sélection de l'habitat a permis une compréhension plus fine de ce processus à fine échelle. La multiplication des méthodes permettant de déterminer le type et le niveau d'activité des animaux à partir de capteurs d'activité (Bourgoin et al., 2008; Löttker et al., 2009; Gottardi, 2011), des caractéristiques de leurs trajets (Johnson et al., 2002; Franke et al., 2004; Jonsen et al., 2005; Barraquand et Benhamou, 2008; Owen-Smith et al., 2012) ou en combinant ces deux types de données (Ungar et al., 2005; Van Moorter et al., 2009b), le développement exponentiel des travaux sur l'écologie des mouvements (Nathan et al., 2008; Schick et al., 2008; Beyer et al., 2010; Owen-Smith et al., 2010) et les progrès techniques considérables

dans l'acquisition de données comportementales encore plus précises et détaillées (Ropert-Coudert et Wilson, 2005; Rutz et Hays, 2009; Tomkiewicz et al., 2010) ouvrent la voie vers une compréhension plus fine du comportement spatial des animaux. Il ne s'agira bientôt plus de savoir où un animal a choisi de se rendre, quand ou combien de temps, mais aussi et surtout pourquoi. Cette étape devrait en effet permettre de faire le lien entre ces comportements et l'habitat dans lesquels ils ont lieu, les coûts/bénéfices en termes d'énergie, les conséquences pour la valeur sélective (Gaillard et al., 2010) et finalement la dynamique de la population (Morales et al., 2010). C'est aussi une information clé pour mieux quantifier les impacts réels des espèces sur leurs habitats.

5.3.4 Prise en compte de l'hétérogénéité des contextes : Et ailleurs ?

En s'appuyant majoritairement sur l'étude d'un unique couple population/habitat, nous avons essayé dans ce travail de profiter de cet avantage pour explorer de nombreux aspects de cette relation complexe. Toutefois, nous avons en permanence souligné la diversité des situations auxquelles cette espèce est confrontée (voir section 3.1, 37 et Article 1). Des travaux comparatifs devraient désormais confronter nos résultats à cette diversité des contextes.

Dans ce cadre, les suivis identiques par colliers GPS réalisés par l'ONCFS au sein de 3 populations françaises (*i.e.* massif du Cinto [Haute-Corse] depuis 2010, en plus des 2 populations étudiées ici) devraient permettre très prochainement d'évaluer l'importance relative des différents déterminants de la sélection de l'habitat dans des contextes contrastés sur de nombreux aspects : fort gradient de disponibilité des ressources alimentaires, rigueur des climats estivaux et hivernaux, opposition entre une population non chassée depuis environ 60 ans mais à proximité de l'un des sentiers de randonnée les plus fréquentés de France (*i.e.* le GR 20) *versus* 2 populations chassées, différences dans les niveaux de coexistence avec d'autres ongulés sauvages. A titre d'exemple, des analyses exploratoires de la surface du domaine vital annuel du mouflon au sein de ces 3 populations montrent des différences très importantes dans leurs surfaces, suggérant des fonctionnements dans l'espace très différents (Figure 43).

D'autre part, comparer les comportements spatiaux et temporels de cette espèce et de celles avec lesquelles elle coexiste au sein d'un même espace (*e.g.* massif des Bauges) pourrait permettre d'identifier les patrons communs et les différences entre ces espèces, de même que leur déterminisme (*e.g.* régime alimentaire, niveau de socialité, tolérance aux activités humaines). Ces informations sont nécessaires pour prédire les conséquences de cohabitations de plus en plus fréquentes entre ces espèces.

Enfin, un travail comparatif autour des différentes populations de mouflons, dans l'aire de répartition « originelle » de l'espèce (*Ovis gmelini* ou *orientalis*), sur les grandes îles méditerranéennes (*Ovis gmelini musimon* var. *corsicana*, *ophion* et *musimon*) et dans les différentes populations introduites au cours des 3 derniers siècles un peu partout dans le monde (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.), est également capital pour déterminer quelles sont les influences respectives des différentes pressions de sélection subies par l'espèce sur les patrons comportementaux et les dynamiques contrastées observés aujourd'hui. En effet, il est important de garder à l'esprit que ces résultats ont été obtenus sur une(des) population(s) introduite(s) depuis quelques décennies, dans des habitats très contrastés, et dont les quelques individus fondateurs sont eux-mêmes issus de populations ayant subies

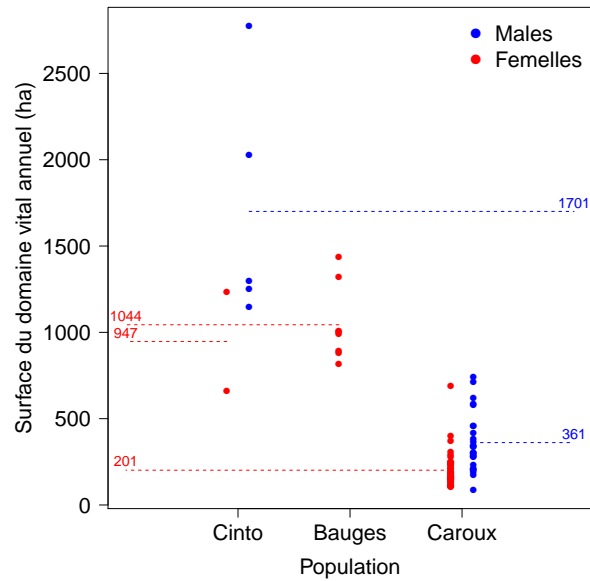


FIGURE 43 Variations de la surface du domaine vital annuel des mouflons (en hectares) entre les 3 populations françaises qui font l'objet de suivis par colliers GPS.

La surface du domaine vital individuel a été calculée par la méthode de kernel 95% (méthode *ad hoc* pour le paramètre de lissage; Worton 1989). Les programmations d'acquisition des données étant variables entre les populations, seuls les individus présentant au moins 100 localisations par saison ont été inclus (Cinto : 2 femelles et 5 mâles; Bauges : 8 femelles; Caroux : 47 femelles et 26 mâles). Même si les tailles d'échantillon sont faibles pour les populations du Cinto et des Bauges, les moyennes sont renseignées pour information.

de fortes pressions anthropiques (*e.g.* sélection liée à la domestication, croisements entre sous-espèces et espèces). On pourrait donc raisonnablement penser que la maladaptation, *i.e.* l'inadéquation des traits observables dans une population par rapport à son maintien sur le long terme dans un environnement donné, peut être élevée chez le mouflon méditerranéen (voir Ward-Fear et al. 2009 pour un exemple chez les amphibiens). En outre, de plus en plus de travaux théoriques et empiriques établissent un lien entre le niveau de flexibilité des comportements et les capacités des espèces introduites à se maintenir et se développer dans un environnement nouveau (Wright et al., 2010). Cette étape est donc cruciale pour mieux évaluer la place et les capacités réelles de cette espèce introduite et déterminer à quel point nos résultats peuvent être généralisables à d'autres populations de mouflons, et notamment aux sous-espèces ou populations concernées par de forts enjeux de gestion et de conservation.

Bibliographie

- AARTS G, MACKENZIE M, MCCONNELL B, FEDAK M, MATTHIOPOULOS J (2008), Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography*, 31 : 140–160.
- ABRAHAMS MV (1986), Patch choice under perceptual constraints : a cause for departures from an ideal free distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19 : 409–415.
- ACEVEDO P, FARFÁN M, MÁRQUEZ AL, DELIBES-MATEOS M, REAL R, VARGAS JM (2011), Past, present and future of wild ungulates in relation to changes in land use. *Landscape Ecology*, 26 : 19–31.
- AGER AA, JOHNSON BK, KERN JW, KIE JG (2003), Daily and seasonal movements and habitat use by female Rocky Mountain elk and mule deer. *Journal of Mammalogy*, 84 : 1076–1088.
- ALLEN V, BATELLO C, BERRETTA E, HODGSON J, KOTHMANN M, LI X, MCIVOR J, MILNE J, MORRIS C, PEETERS A, SANDERSON M, FORAGE T, COMMITTEE GT (2011), An international terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass and Forage Science*, 66 : 2–28.
- ALLENDORF FW, ENGLAND PR, LUIKART G, RITCHIE PA, RYMAN N (2008), Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 23 : 327–337.
- AMARASEKARE P (2002), Interference competition and species coexistence. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 269 : 2541–2550.
- AMO L, LÓPEZ P, MARTÍN J (2006), Nature-based tourism as a form of predation risk affects body condition and health state of *Podarcis muralis* lizards. *Biological Conservation*, 131 : 402–409.
- ANDERSSON MB (1994), *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- APOLLONIO M, PUTMAN R, GRIGNOLIO S, BARTOS L (2011), Hunting seasons in relation to biological breeding seasons and the implications for the control or regulation of ungulate populations. Dans : *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*, Cambridge University Press, New York, USA, 80–105.
- ARAÚJO MB, THUILLER W, PEARSON RG (2006), Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33 : 1712–1728.
- ARSENAULT R, OWEN-SMITH N (2002), Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages. *Oikos*, 97 : 313–318.

- ARTHUR SM, MANLY BFJ, McDONALD LL, GARNER GW (1996), Assessing habitat selection when availability changes. *Ecology*, 77 : 215–227.
- ASHBY K (1972), Patterns of daily activity in mammals. *Mammal Review* : 171–185.
- AUBLET JF, FESTA-BIANCHET M, BERGERO D, BASSANO B (2009), Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia*, 159 : 237–247.
- AUSTIN PJ, SUCHAR LA, ROBBINS CT, HAGERMAN AE (1989), Tannin-binding proteins in saliva of deer and their absence in saliva of sheep and cattle. *Journal of Chemical Ecology*, 15 : 1335–1347.
- AUSTRHEIM G, SOLBERG EJ, MYSTERUD A (2011), Spatio-temporal variation in large herbivore pressure in Norway during 1949-1999 : has decreased grazing by livestock been countered by increased browsing by cervids? *Wildlife Biology*, 17 : 286–298.
- AUVRAY F (1982), Le massif du Caroux-Espinouse. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 59 : 11–14.
- AUVRAY F (1983), *Recherche sur l'éco-éthologie du Mouflon (Ovis gmelini musimon S.) dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault) en vue de délimiter de nouveaux sites d'accueil*. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, France.
- BABAD G (1997), *Etude des relations entre un peuplement animal et la végétation : impacts du chamois, du chevreuil et du mouflon sur les peuplements forestiers dans la Réserve Nationale de Faune Sauvage et de Chasse des Bauges (Savoie)*. Thèse de doctorat, Université de Savoie, France.
- BAILEY DW, GROSS JE, LACA EA, RITTENHOUSE LR, COUGHENOUR MB, SWIFT DM, SIMS PL (1996), Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*, 49 : 386–400.
- BAKER DL, HOBBS NT (1987), Strategies of digestion : digestive efficiency and retention time of forage diets in montane ungulates. *Canadian Journal of Zoology*, 65 : 1978–1984.
- BARBERO M, BONIN G, LOISEL R, QUÉZEL P (1990), Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. *Plant Ecology*, 87 : 151–173.
- BARNOSKY AD, MATZKE N, TOMIYA S, WOGAN GOU, SWARTZ B, QUENTAL TB, MARSHALL C, MCGUIRE JL, LINDSEY EL, MAGUIRE KC, MERSEY B, FERRER EA (2011), Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471 : 51–57.
- BARRAQUAND F, BENHAMOU S (2008), Animal movements in heterogeneous landscapes : identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology*, 89 : 3336–3348.
- BARTOŃ K (2013), *MuMIn : Multi-model inference. R package version 1.9.0.* <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.

- BARTOŠ L (2009), Sika deer in continental Europe. Dans : DR McCullough, S Takatsuki, K Kaji (eds.), *Sika Deer : Biology, Conservation and Management of Native and Introduced Populations*, Springer, Tokio, Japan, 573–594.
- BASILLE M, FORTIN D, DUSSAULT C, OUELLET JP, COURTOIS R (2012), Ecologically based definition of seasons clarifies predator-prey interactions. *Ecography*, 36 : 220–229.
- BATES D, MAECHLER B M BOLKER (2011), *lme4 : Linear mixed-effects models using S4 classes*. R package version 0.999375-42.
- BATTIN J (2004), When Good Animals Love Bad Habitats : Ecological Traps and the Conservation of Animal Populations. *Conservation Biology*, 18 : 1482–1491.
- 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)*. Thèse de doctorat, Université de Montpellier, France.
- BEALE CM (2007), The behavioral ecology of disturbance responses. *International Journal of Comparative Psychology*, 20 : 111–120.
- BEALE CM, MONAGHAN P (2004), Human disturbance : people as predation-free predators? *Journal of Applied Ecology*, 41 : 335–343.
- BEAUCHAMP G (2007), Exploring the role of vision in social foraging : What happens to group size, vigilance, spacing, aggression and habitat use in birds and mammals that forage at night? *Biological Reviews*, 82 : 511–525.
- BEGON M, TOWNSEND CR, HARPER JL (2006), *Ecology : from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford, U.K.
- BEHREND A, LECHNER-DOLL M, STREICH WJ, CLAUSS M (2004), Seasonal faecal excretion, gut fill, liquid and particle marker retention in mouflon *Ovis ammon musimon*, and a comparison with roe deer *Capreolus capreolus*. *Acta Theriologica*, 49 : 503–515.
- BEIER P (1987), Sex differences in quality of white-tailed deer diets. *Journal of Mammalogy*, 68 : 323–329.
- BÉLANGER L, BÉDARD J (1990), Energetic cost of man-induced disturbance to staging snow geese. *The Journal of Wildlife Management*, 54 : 36–41.
- BÉLANGER L, BÉDARD J (1995), Hunting and Waterfowl. Dans : *Wildlife And Recreationists - Coexistence Through Management And Research*, Island Press, Washington D.C., U.S.A., 243–256.
- BELL RHV (1971), A grazing ecosystem in the Serengeti. *Scientific American*, 225 : 86–93.
- BELOVSKY GE (1981), Optimal activity times and habitat choice of moose. *Oecologia*, 48 : 22–30.

- BELOVSKY GE, SLADE JB (1986), Time budgets of grassland herbivores : body size similarities. *Oecologia*, 70 : 53–62.
- BENHAIEM S, DELON M, LOURTET B, CARGNELUTTI B, AULAGNIER S, HEWISON AJM, MORELLET N, VERHEYDEN H (2008), Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour*, 76 : 611–618.
- BENHAMOU S (2004), How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path : straightness, sinuosity, or fractal dimension ? *Journal of Theoretical Biology*, 229 : 209–220.
- BERGER J (1991), Pregnancy incentives, predation constraints and habitat shifts : experimental and field evidence for wild bighorn sheep. *Animal Behaviour*, 41 : 61–77.
- BERGER J, SWENSON JE, PERSSON IL (2001), Recolonizing carnivores and naive prey : conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science*, 291 : 1036–1039.
- BERGMAN CM, FRYXELL JM, GATES CC, FORTIN D (2001), Ungulate foraging strategies : energy maximizing or time minimizing ? *Journal of Animal Ecology*, 70 : 289–300.
- BERTOLINO S, DI MONTEZEMOLO N, BASSANO B (2009), Food-niche relationships within a guild of alpine ungulates including an introduced species. *Journal of Zoology*, 277 : 63–69.
- BEYER AL, HAYDON DT, MORALES JM, FRAIR JL, HEBBLEWHITE M, MITCHELL M, MATTHIOPOULOS J (2010), The interpretation of habitat preference metrics under use-availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365 : 2245–2254.
- BJØRNERAAS K, VAN MOORTER B, ROLANDSEN CM, HERFINDAL I (2010), Screening global positioning system location data for errors using animal movement characteristics. *The Journal of Wildlife Management*, 74 : 1361–1366.
- BJØRNERAAS K, SOLBERG EJ, HERFINDAL I, MOORTER BV, ROLANDSEN CM, TREMBLAY JP, SKARPE C, SÆTHER BE, ERIKSEN R, ASTRUP R (2011), Moose Alces alces habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology*, 17 : 44–54.
- BJØRNERAAS K, HERFINDAL I, SOLBERG E, SÆTHER B, VAN MOORTER B, ROLANDSEN CM (2012), Habitat quality influences population distribution, individual space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore. *Oecologia*, 168 : 231–243.
- BLOCK WM, BRENNAN LA (1993), The habitat concept in ornithology. Dans : DM Power (ed.), *Current Ornithology*, volume 11, Plenum Press, New York, USA, 35–91.
- BOCK CE, JONES ZF (2004), Avian habitat evaluation : should counting birds count ? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2 : 403–410.
- BOISSIER (2005), Guide d'interprétation des habitats naturels du massif des Bauges. Rapport technique, Conservatoire Botanique National Alpin.

- BON R (1987), Variations saisonnières des structures sociales chez le mouflon dans le massif du Caroux-Espinouse. Dans : R Campan, F Spitz (eds.), *Organisation sociale chez les vertébrés*, Institut National de la Recherche Appliquée, 39–51.
- BON R, GONZALEZ G, IM S, BADIA J (1990), Seasonal grouping in female moufflons in relation to food availability. *Ethology*, 86 : 224–236.
- BON R, GONZALES G, BOSCH M, CUGNASSE JM (1992), Ram rut-involvement in a hunted population of moufflons. *Acta Theriologica*, 37 : 63–71.
- 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 ML (1993b), Does age influence between-rams companionship in mouflon (*Ovis gmelini*)? *Revue d'Écologie*, 48 : 57–64.
- BON R, JOACHIM J, MAUBLANC M (1995a), Do lambs affect feeding habitat use by lactating female moufflons in spring in areas free of predators? *Journal of Zoology*, 235 : 43–51.
- BON R, RECARTE JM, GONZALES G, CUGNASSE JM (1995b), Courtship and behavioral maturation of male moufflons. *Acta Theriologica*, 40 : 283–294.
- BONENFANT C, LOE LE, MYSTERUD A, LANGVATN R, STENSETH NC, GAILLARD JM, KLEIN F (2004), Multiple causes of sexual segregation in European red deer : enlightenments from varying breeding phenology at high and low latitude. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 271 : 883–892.
- BONENFANT C, GAILLARD JM, COULSON T, FESTA-BIANCHET M, LOISON A, GAREL M, LOE LE, BLANCHARD P, PETTORELLI N, OWEN-SMITH N, ET AL. (2009), Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research*, 41 : 313–357.
- BONNOT N, MORELLET N, VERHEYDEN H, CARGNELUTTI B, LOURTET B, KLEIN F, HEWISON AJM (2012), Habitat use under predation risk : hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*, 59 : 185–193.
- BOONSTRA R, HIK D, SINGLETON GR, TINNIKOV A (1998), The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecological Monographs*, 68 : 371–394.
- BÖRGER L, FRANCONI N, FERRETTI F, MESCHI F, DE MICHELE G, GANTZ A, COULSON T (2006), An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level determinants of animal home range size. *The American Naturalist*, 168 : 471–485.
- BOURGOIN G, GAREL M, VAN MOORTER B, DUBRAY D, MAILLARD D, MARTY E, GAILLARD JM (2008), Determinants of seasonal variation in activity patterns of mouflon. *Canadian Journal of Zoology*, 86 : 1410–1418.

- BOURGOIN G, GAREL M, DUBRAY D, MAILLARD D, GAILLARD JM (2009), What determines global positioning system fix success when monitoring free-ranging mouflon? *European Journal of Wildlife Research*, 55 : 603–613.
- BOURGOIN G, GAREL M, BLANCHARD P, DUBRAY D, MAILLARD D, GAILLARD JM (2011), Daily responses of mouflon activity to summer climatic conditions. *Canadian Journal of Zoology*, 89 : 765–773.
- BOUSQUEL S (1999), Analyse historique de l'évolution de la végétation sur le Massif du Caroux-Espinouse. Rapport d'étude LIFE. Rapport technique, CEE, Montpellier.
- 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.
- BOVET P, BENHAMOU S (1988), Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model. *Journal of Theoretical Biology*, 131 : 419–433.
- BOWLER DE, BENTON TG (2005), Causes and consequences of animal dispersal strategies : relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, 80 : 205–225.
- BOWYER R, KIE JG (2009), Thermal landscapes and resource selection by black-tailed deer : implications for large herbivores. *California Fish and Game*, 95 : 128–139.
- BOWYER RT (1984), Sexual segregation in southern mule deer. *Journal of Mammalogy* : 410–417.
- BOWYER RT (2004), Sexual segregation in ruminants : definitions, hypotheses, and implications for conservation and management. *Journal of Mammalogy*, 85 : 1039–1052.
- BOWYER RT, LESLIE DM (1992), *Ovis dalli*. *Mammal Species*, 393 : 1–7.
- BOWYER RT, MCCULLOUGH DR, BELOVSKY GE (2001a), Causes and consequences of sociality in mule deer. *Alces*, 37 : 371–402.
- BOWYER RT, PIERCE BM, DUFFY LK, HAGGSTROM DA (2001b), Sexual segregation in moose : effects of habitat manipulation. *Alces*, 37 : 109–122.
- BOYCE MS (2006), Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions*, 12 : 269–276.
- BOYCE MS, McDONALD LL (1999), Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology & Evolution*, 14 : 268–272.
- BOYD CS, COLLINS WB, URNESS PJ (1996), Relationship of dietary browse to intake in captive muskoxen. *Journal of Range Management*, 49 : 2–7.
- BREITENMOSER U (1998), Large predators in the Alps : the fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation*, 83 : 279–289.
- BRIEDERMANN L (1986), Untersuchungen zur Nahrungswahl bei Muffelwild im ersten Lebensjahr. *Beiträge zur Jagd-und Wildforschung*, 14 : 155–162.

- BROOKS TM, MITTERMEIER RA, MITTERMEIER CG, DA FONSECA GAB, RYLANDS AB, KONSTANT WR, FLICK P, PILGRIM J, OLDFIELD S, MAGIN G, HILTON-TAYLOR C (2002), Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16 : 909–923.
- BROTONS L, THUILLER W, ARAÚJO MB, HIRZEL AH (2004), Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, 27 : 437–448.
- BROWN JS (1992), Patch use under predation risk : I. Models and predictions. *Annales Zoologici Fennici*, 29 : 301–309.
- BROWN JS (1999), Vigilance, patch use and habitat selection : foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research*, 1 : 49–71.
- BROWN JS, LAUNDRÉ JW, GURUNG M (1999), The ecology of fear : optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, 80 : 385–399.
- BURGER J, GOCHFELD M (1991), Human activity influence and diurnal and nocturnal foraging of sanderlings (*Calidris alba*). *Condor* : 259–265.
- BURNHAM KP, ANDERSON DR (2002), *Model selection and multimodel inference - A practical information-theoretic approach - Second edition*. Springer Verlag, New York, USA.
- BURT WH (1943), Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24 : 346–352.
- BUSKIRK SW, MILLSAUGH JJ (2003), Defining availability and selecting currencies of use : key steps in modeling resource selection. Dans : *Proceedings of the First International Conference on Resource Selection, Laramie, Wyoming, USA*, online.
- BYERS JA (1997), *American pronghorn : social adaptations and the ghosts of predators past*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- CAGNACCI F, BOITANI L, POWELL R, BOYCE M (2010a), Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry : a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365 : 2157–2162.
- CAGNACCI F, BOITANI L, POWELL RA, BOYCE MS (2010b), Preface. Dans : *Challenges and opportunities of using GPS-based location data in animal ecology*, volume 365, Philosophical Transactions of the Royal Society B, 2155.
- CAIN J, KRAUSMAN PR, ROSENSTOCK SS, TURNER JC (2006), Mechanisms of thermoregulation and water balance in desert ungulates. *Wildlife Society Bulletin*, 34 : 570–581.
- CALENGE C (2006), The package “adehabitat” for the R software : A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197 : 516–519.

- CALENGE C, BASILLE M (2008), A general framework for the statistical exploration of the ecological niche. *Journal of Theoretical Biology*, 252 : 674–685.
- CALENGE C, DUBOUR AB, CHESSEL D (2005), K-select analysis : a new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecological Modelling*, 186 : 143–153.
- CALENGE C, DARMON G, BASILLE M, LOISON A, JULLIEN JM (2008), The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies. *Ecology*, 89 : 555–566.
- CARGNELUTTI B, COULON AEL, HEWISON A, GOULARD M, ANGIBAULT J, MORELLET N (2007), Testing Global Positioning System performance for wildlife monitoring using mobile collars and known reference points. *The Journal of Wildlife Management*, 71 : 1380–1387.
- CARO T (2005), *Antipredator defenses in birds and mammals*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- CASE TJ, GILPIN ME (1974), Interference competition and niche theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71 : 3073–3077.
- CASSOLA F (1985), Management and conservation of the Sardinian moufflon (*Ovis musimon* Schreber) : an outline. Dans : S Lovari (ed.), *The Biology and Management of Mountain Ungulates*, Croom Helm, London, UK, 197–203.
- CATUSSE M, CORTI R, CUGNASSE JM, DUBRAY D, GIBERT P, MICHALLET J (1996), *La grande faune de montagne*. Hatier Littérature générale.
- CAUGHLEY G (1977), *Analysis of Vertebrate populations*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- CAZAU M, GAREL M, MAILLARD D (2011), Responses of heather moorland and Mediterranean moufflon foraging to prescribed-burning and cutting. *The Journal of Wildlife Management*, 75 : 967–972.
- CEDERLUND G (1989), Activity patterns in moose and roe deer in a north boreal forest. *Ecography*, 12 : 39–45.
- CHAPUIS JL, BOUSSÈS P, BARNAUD G (1994), Alien mammals, impact and management in the French subantarctic islands. *Biological Conservation*, 67 : 97–104.
- CHAPUIS JL, BOUSSÈS P, PISANU B, RÉALE D (2001), Comparative rumen and fecal diet microhistological determinations of European moufflon. *Journal of Range Management*, 54 : 239–242.
- CHARNOV EL (1976), Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9 : 129–136.
- CHAUVIÈRE M (1978), Le moufflon de Corse (*Ovis ammon musimon*) - Etude de la population implantée dans le massif de Chaudun (Hautes-Alpes). Rapport technique, Ecole nationale des ingénieurs des travaux des eaux et forêts, Nogent-sur-Vernisson.

- CHESSON J (1978), Measuring preference in selective predation. *Ecology*, 59 : 211–215.
- CHIRICHELLA R, CIUTI S, APOLLONIO M (2013), Effects of livestock and non-native mouflon on use of high-elevation pastures by Alpine chamois. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 78 : 344–350.
- CHRISTIANSON D, CREEL S (2007), A review of environmental factors affecting elk winter diets. *The Journal of Wildlife Management*, 71 : 164–176.
- CIAIS P, REICHSTEIN M, VIOVY N, GRANIER A, OGÉE J, ALLARD V, AUBINET M, BUCHMANN N, BERNHOFER C, CARRARA A, CHEVALLIER F, DE NOBLET N, FRIEND AD, FRIEDLINGSTEIN P, GRÜN WALD T, HEINESCH B, KERONEN P, KNOHL A, KRINNER G, LOUSTAU D, MANCA G, MATTEUCCI G, MIGLIETTA F, OURCIVAL JM, PAPALE K D, PILEGAARD, RAMBAL S, SEUFERT G, SOUSSANA JF, SANZ MJ, SCHULZE ED, VESALA T, VALENTINI R (2005), Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437 : 529–533.
- CIUTI S, BONGI P, VASSALE S, APOLLONIO M (2006), Influence of fawning on the spatial behaviour and habitat selection of female fallow deer (*Dama dama*) during late pregnancy and early lactation. *Journal of Zoology*, 268 : 97–107.
- CIUTI S, PIPIA A, GRIGNOLIO S, GHIANDAI F, APOLLONIO M (2009), Space use, habitat selection and activity patterns of female Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*) during the lambing season. *European Journal of Wildlife Research*, 55 : 589–595.
- CIUTI S, MUHLY TB, PATON DG, McDEVITT AD, MUSIANI M, BOYCE MS (2012a), Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 279 : 4407–4416.
- CIUTI S, NORTHRUP JM, MUHLY TB, SIMI S, MUSIANI M, PITT JA, BOYCE MS (2012b), Effects of Humans on Behaviour of Wildlife Exceed Those of Natural Predators in a Landscape of Fear. *PloS One*, 7 : e50611.
- CLAUSS M, LECHNER-DOLL M (2001), Differences in selective reticulo-ruminal particle retention as a key factor in ruminant diversification. *Oecologia*, 129 : 321–327.
- CLAUSS M, LECHNER-DOLL M, STREICH W (2003), Ruminant diversification as an adaptation to the physicommechanical characteristics of forage. A reevaluation of an old debate and a new hypothesis. *Oikos*, 102 : 253–262.
- CLAUSS M, GEHRKE J, HATT JM, DIERENFELD ES, FLACH EJ, HERMES R, CASTELL J, STREICH J W, JAND FICKEL (2005), Tannin-binding salivary proteins in three captive rhinoceros species. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A : Molecular & Integrative Physiology*, 140 : 67–72.
- CLAUSS M, FRITZ J, BAYER D, HUMMEL J, STREICH W, SÜDEKUM K, HATT J (2009a), Physical characteristics of rumen contents in two small ruminants of different feeding type, the mouflon (*Ovis ammon musimon*) and the roe deer (*Capreolus capreolus*). *Zoology*, 112 : 195–205.

- CLAUSS M, HOFMANN R, FICKEL J, STREICH W, HUMMEL J (2009b), The intraruminal papillation gradient in wild ruminants of different feeding types : implications for rumen physiology. *Journal of Morphology*, 270 : 929–942.
- CLAUSS M, HUME I, HUMMEL J (2010), Evolutionary adaptations of ruminants and their potential relevance for modern production systems. *Animal*, 4 : 979–992.
- CLUTTON-BROCK TH (1988), *Reproductive success : studies of individual variation in contrasting breeding systems*. University of Chicago Press, USA.
- CLUTTON-BROCK TH, COULSON T (2002), Comparative ungulate dynamics : the devil is in the detail. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 357 : 1285–1298.
- CLUTTON-BROCK TH, GUINNESS FE, ALBON SD (1982a), *Red deer : behavior and ecology of two sexes*. University of Chicago Press.
- CLUTTON-BROCK TH, IASON GR, ALBON SD, GUINNESS FE (1982b), Effects of lactation on feeding behaviour and habitat use in wild red deer hinds. *Journal of Zoology*, 198 : 227–236.
- CODRON D, CLAUSS M (2010), Rumen physiology constrains diet niche : linking digestive physiology and food selection across wild ruminant species. *Canadian Journal of Zoology*, 88 : 1129–1138.
- CODRON D, CODRON J, LEE-THORP J, SPONHEIMER M, DE RUITER D, SEALY J, GRANT R, FOURIE N (2007), Diets of savanna ungulates from stable carbon isotope composition of faeces. *Journal of Zoology*, 273 : 21–29.
- CODY ML (1966), A general theory of clutch size. *Evolution*, 20 : 174–184.
- COLTMAN DW, O'DONOGHUE P, JORGENSON JT, HOGG JT, STROBECK C, FESTA-BIANCHET M (2003), Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*, 426 : 655–658.
- CONOVER DO, MUNCH SB (2002), Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. *Science*, 297 : 94–96.
- CONOVER MR (1997), Monetary and intangible valuation of deer in the United States. *Wildlife Society Bulletin*, 25 : 298–305.
- CONRADT L (1998a), Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 265 : 1359–1368.
- CONRADT L (1998b), Measuring the degree of sexual segregation in group-living animals. *Journal of Animal Ecology*, 67 : 217–226.
- CONRADT L (1999), Social segregation is not a consequence of habitat segregation in red deer and feral soay sheep. *Animal Behaviour*, 57 : 1151–1157.

- CONRADT L, ROPER TJ (2000), Activity synchrony and social cohesion : a fission-fusion model. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 267 : 2213–2218.
- CONRADT L, ROPER TJ (2003), Group decision-making in animals. *Nature*, 421 : 155–158.
- CONRADT L, CLUTTON-BROCK T, GUINNESS FE (2000), Sex differences in weather sensitivity can cause habitat segregation : red deer as an example. *Animal Behaviour*, 59 : 1049–1060.
- CORNELIS J, CASÆR J, HERMY M (1999), Impact of season, habitat and research techniques on diet composition of roe deer (*Capreolus capreolus*) : a review. *Journal of Zoology*, 248 : 195–207.
- CORTI P, SHACKLETON DM (2002), Relationship between predation-risk factors and sexual segregation in Dall's sheep (*Ovis dalli dalli*). *Canadian Journal of Zoology*, 80 : 2108–2117.
- CORTI R, CUGNASSE JM, DUBRAY D (1994), Le Mouflon méditerranéen (populations continentales) (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.). Rapport technique, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.
- CORTI R, RÉSEAU ONGULÉS SAUVAGES – ONCFS, FÉDÉRATION NATIONALE DES CHASSEURS (2011), *Inventaire des populations françaises d'ongulés de montagne – Mise à jour 2011*. ONCFS.
- CÔTÉ SD, FESTA-BIANCHET M (2001), Birthdate, mass and survival in mountain goat kids : effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia*, 127 : 230–238.
- CÔTÉ SD, ROONEY TP, TREMBLAY JP, DUSSAULT C, WALLER DM (2004), Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* : 113–147.
- COULSON T, ALBON S, GUINNESS F, PEMBERTON J, CLUTTON-BROCK T (1997), Population substructure, local density, and calf winter survival in red deer (*Cervus elaphus*). *Ecology*, 78 : 852–863.
- COZZI G, BROEKHUIS F, MCNUTT JW, TURNBULL LA, MACDONALD DW, SCHMID B (2012), Fear of the dark or dinner by moonlight? Reduced temporal partitioning among Africa's large carnivores. *Ecology*, 93 : 2590–2599.
- CRANSAC N, HEWISON AJM (1997), Seasonal use and selection of habitat by mouflon (*Ovis gmelini*) : comparison of the sexes. *Behavioural Processes*, 41 : 57–67.
- CRANSAC N, HEWISON AJM, GAILLARD JM, CUGNASSE JM, MAUBLANC ML (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 JM, RECH J (1997b), Seasonal diet of mouflon (*Ovis gmelini*) : comparison of population sub-units and sex-age classes. *Revue d'Écologie*, 52 : 21–36.
- CRANSAC N, GERARD JF, MAUBLANC ML, 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*, 244 : 371–378.
- CREEL S, CHRISTIANSON D (2008), Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 23 : 194–201.
- CREEL S, WINNIE JR J, MAXWELL B, HAMLIN K, CREEL M (2005), Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology*, 86 : 3387–3397.
- CUARTAS P, GARCIA-GONZALEZ R (1996), Review of available techniques for determining the diet of large herbivores from their faeces. *Oecologia Montana*, 5 : 47–50.
- CUGNASSE JM (1982), La capture 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 : 21–23.
- CUGNASSE JM (1994), Révision taxinomique des mouflons des îles méditerranéennes. *Mammalia*, 58 : 507–512.
- CUGNASSE JM (1997a), Le mouflon en France—Résultats de l'enquête patrimoniale nationale. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 218 : 36–41.
- CUGNASSE JM (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 JM, GAREL M (2006), Capture de jeunes ongulés à l'aide d'un rapace : un test de faisabilité chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.). *Mammalia*, 70 : 313–314.
- CUGNASSE JM, 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 JM, DESCAVES B, GILBERT Y, LEMMET S, MARTINETTO K (1997), Chercheurs de champignons et déplacement des mouflons dans le massif de l'Espinouse (Hérault). *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 224 : 10–23.
- CUTHILL IC, HOUSTON AI (1997), Managing Time and Energy. Dans : *Behavioural Ecology – An evolutionary approach*, Blackwell Publishing, Oxford, UK, 97–120.
- DANCHIN E, GIRALDEAU LA, CÉZILLY F (2005), *Ecologie comportementale – Cours et questions de réflexion*. Dunod, Paris, France.
- DARMON G (2007), *Influence des interactions interspécifiques sur l'utilisation de l'habitat par les ongulés sauvages. Cas du chamois et du mouflon dans le massif des Bauges, France*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard Lyon 1, France.

- DARMON G, CALENGE C, LOISON A, MAILLARD D, JULLIEN JM (2007), Social and spatial patterns determine the population structure and colonization processes in mouflon. *Canadian Journal of Zoology*, 85 : 634–643.
- DARMON G, CALENGE C, LOISON A, JULLIEN JM, MAILLARD D, LOPEZ JF (2012), Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*, 35 : 44–53.
- DAUBENMIRE R (1976), The use of vegetation in assessing the productivity of forest lands. *The Botanical Review*, 42 : 115–143.
- DE BEAUFORT F (1970), Les mouflons des Bauges – Etude de la population. *Bulletin spécial du Conseil Supérieur de la Chasse*, 14 : 37–59.
- DEBEFFE L, MORELLET N, CARGNELUTTI B, LOURTET B, COULON A, GAILLARD JM, BON R, HEWISON AJM (2013), Exploration as a key component of natal dispersal : dispersers explore more than philopatric individuals in roe deer. *Animal Behaviour*, 86 : 143–151.
- DEMÉAUTIS G (1981), Rapport d'étude sur le mouflon de Corse. Rapport technique, Parc Naturel Régional de Corse.
- DEMÉAUTIS G (1985), Eco-épidémiologie parasitaire - Eléments d'enquête autour d'un ongulé sauvage corse, le mouflon (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782). *Bulletin d'Information sur les Pathologies des Animaux Sauvages*, 3 : 65–82.
- DEMÉAUTIS G (1991), *Le régime alimentaire du mouflon de Corse : bases bibliographiques générales et méthodologiques vétérinaires et éco-éthologiques de son étude*. Thèse de doctorat, Ecole Nationale Vétérinaire, Toulouse, France.
- DEMMENT MW, VAN SOEST PJ (1985), A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *The American Naturalist*, 125 : 641–672.
- DÉRIOZ P, GRILLO X (2006), The 50th anniversary of the introduction of the mouflon to the Caroux (Hérault) massif : from naturalistic experiment to land management and the development of a resource. *Revue de Géographie Alpine*, 94 : 36–45.
- DEROCHER AE, LUNN NJ, STIRLING I (2004), Polar bears in a warming climate. *Integrative and Comparative Biology*, 44 : 163–176.
- DIAMOND JM (1975), The island dilemma : lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 7 : 129–146.
- DINGEMANSE NJ, KAZEM AJN, RÉALE D, WRIGHT J (2010), Behavioural reaction norms : animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 25 : 81–89.
- DODÉLEC S, CHESSEL D (1994), Co-inertia analysis : an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology*, 31 : 277–294.

- DONOVAN TM, LAMBERSON RH, KIMBER A, THOMPSON FR, FAABORG J (1995), Modeling the effects of habitat fragmentation on source and sink demography of Neotropical migrant birds. *Conservation Biology*, 9 : 1396–1407.
- DRAY S, DUFOUR AB (2007), The ade4 package : implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22 : 1–20.
- DRAY S, CHESSEL D, THIOULOUSE J (2003), Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, 84 : 3078–3089.
- DRESCHNER-KADEN U (1976), Untersuchungen am Verdauungstrakt von Reh, Damhirsch und Mufflon Mitteilung 1 : Gewichtserhebungen und Kapazitätsmessungen am Verdauungstrakt, insbesondere am Pansen-Haubenraum von Reh, Damhirsch und Mufflon. *Zeitschrift für Jagdwissenschaften*, 22 : 184–190.
- DUBOIS M, GERARD J, MAUBLANC M (1992), Seasonal movements of female Corsican mouflon (*Ovis ammon*) in a Mediterranean mountain range, southern France. *Behavioural processes*, 26 : 155–165.
- DUBOIS M, QUENETTE PY, BIDEAU E, MAGNAC MP (1993), Seasonal range use by European mouflon rams in medium altitude mountains. *Acta Theriologica*, 38 : 185–198.
- DUBOIS M, BON R, CRANSAC N, MAUBLANC ML (1994), Dispersal patterns of Corsican mouflon ewes : importance of age and proximate influences. *Applied Animal Behaviour Science*, 42 : 29–40.
- DUBOIS M, KHAZRAIE K, GUILHEM C, MAUBLANC ML, LE PENDU Y (1996), Philopatry in mouflon rams during the rutting season : Psycho-ethological determinism and functional consequences. *Behavioural Processes*, 35 : 93–100.
- 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'Écologie*, 19 : 439–450.
- DUBRAY D (ed.) (1993), *Techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages : Actes du symposium : Mèze (Hérault) 20, 21 et 22 mars 1990*. ONCFS - Ministère de l'Environnement.
- DUGGER KM, WAGNER F, G AR, OLSON GS (2005), The relationships between habitat characteristics and demographic performance of northern spotted owls in southern Oregon. *The Condor*, 107 : 863–878.
- DULLINGER S, GATTRINGER A, THUILLER W, MOSER D, ZIMMERMANN NE, GUIGAN A, WILLNER W, PLUTZAR C, LEITNER M, MANG T, MANG T, CACCIANIGA M, DIRNBÖCK T, ERTL S, FISCHER A, LENOIR J, SVENNING JC, PSOMAS A, SCHMATZ DR, SILC U, VITTOZ P, HÜLBER K (2012), Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature Climate Change*.
- DUNBAR RIM, KORSTJENS AH, LEHMANN J (2009), Time as an ecological constraint. *Biological Reviews*, 84 : 413–429.

- DUNCAN A, POPPI D (2008), Nutritional ecology of grazing and browsing ruminants. Dans : IJ Gordon, HHT Prins (eds.), *The Ecology of Browsing and Grazing*, Springer Verlag, Berlin Heidelberg, Germany, 89–116.
- DUNN P, SMYTH G (2005), Series evaluation of Tweedie exponential dispersion model densities. *Statistics and Computing*, 15 : 267–280.
- DUPARC A, REDJADJ C, VIARD-CRÉTAT F, LAVOREL S, AUSTRHEIM G, LOISON A (2012), Co-variation between plant above-ground biomass and phenology in sub-alpine grasslands. *Applied Vegetation Science*, 16 : 305–316.
- DUSFOURD ML (2002), Landes et pelouses en région méditerranéenne – Pour une gestion par le pastoralisme–Guide pratique. Rapport technique, Agence Méditerranéenne de l'Environnement.
- DUSSAULT C, OUELLET J (2004), Behavioural responses of moose to thermal conditions in the boreal forest. *Ecoscience*, 11 : 321–328.
- DUSSAULT C, OUELLET JP, COURTOIS R, HUOT J, BRETON L, JOLICOEUR H (2005), Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*, 28 : 619–628.
- DUSSAULT C, PINARD V, OUELLET JP, COURTOIS R, FORTIN D (2012), Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou : fitness-rewarding or maladaptive behaviour? *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 279 : 4481–4488.
- DWERNYCHUK LW, BOAG DA (1972), Ducks nesting in association with gulls – an ecological trap? *Canadian Journal of Zoology*, 50 : 559–563.
- EAGLES PFJ, MCCOOL SF (2002), Park Tourism in the World. Dans : *Tourism in National Parks and Protected Areas - Planning and Management*, CABI Publishing, New York, U.S.A., 27–50.
- EDGINGTON ES, ONGHENA P (2007), *Randomization tests*. Statistics : a series of textbooks & monographs, Chapman & Hall / CRC, London, UK.
- ELDEGARD K, LYNQVED JT, HJELJORD O (2012), Coping in a human-dominated landscape : trade-off between foraging and keeping away from roads by moose (*Alces alces*). *European Journal of Wildlife Research*, 58 : 969–979.
- EMLÉN JM (1966), The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*, 100 : 611–617.
- ERICKSON WP, McDONALD TL, GEROW KG, HOWLIN S, KERN JW (2001), Statistical issues in resource selection studies with radio-marked animals. Dans : *Radio tracking and animal populations*, Academic Press, San Diego, USA, 209–242.
- ERIKSEN A, WABAKKEN P, ZIMMERMANN B, ANDREASSEN HP, ARNEMO JM, GUNDERSEN H, LIBERG O, LINNELL J, MILNER JM, PEDERSEN HC, SAND H, SOLBERG EJ, STORAAS T (2011), Activity patterns of predator and prey : a simultaneous study of GPS-collared wolves and moose. *Animal Behaviour*, 81 : 423–431.

- FAHRIG L (2003), Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34 : 487–515.
- FALIU L, CUGNASSE J, 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 panses. *Revue de Médecine Vétérinaire*, 141 : 545–556.
- FARGIONE J, HILL J, TILMAN D, POLASKY S, HAWTHORNE P (2008), Land clearing and the biofuel carbon debt. *Science*, 319 : 1235–1238.
- FERRARI MCO, SIH A, CHIVERS DP (2009), The paradox of risk allocation : a review and prospectus. *Animal Behaviour*, 78 : 579–585.
- FERRETTI F, SFORZI A, LOVARI S (2011), Behavioural interference between ungulate species : roe are not on velvet with fallow deer. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65 : 875–887.
- FERROGLIO E, GORTÁZAR C, VICENTE J (2011), Wild ungulate diseases and the risk for livestock and public health. Dans : *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*, chapitre Impacts of wild ungulates on vegetation : costs and benefits, Cambridge University Press, New York, USA, 192–214.
- FESTA-BIANCHET M (1988), Seasonal range selection in bighorn sheep : conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia*, 75 : 580–586.
- FESTA-BIANCHET M (2003), Exploitative wildlife management as a selective pressure for life-history evolution of large mammals. Dans : M Festa-Bianchet, M Appolinio (eds.), *Animal behavior and wildlife conservation*, Island Press, Washington, DC, USA, 191–207.
- FESTA-BIANCHET MA (1998), Condition-dependent reproductive success in bighorn ewes. *Ecology letters*, 1 : 91–94.
- FICHANT R (1975), Introduction d'une espèce allochtone, le mouflon (*Ovis musimon* Pallas) dans la forêt de la Basse-Semois et détermination de son alimentation en période automnale. *Royal Saint-Hubert Club de Belgique*, 4 : 135–138.
- FIEBERG J, MATTHIOPOULOS J, HEBBLEWHITE M, BOYCE MS, FRAIR JL (2010), Correlation and studies of habitat selection : problem, red herring or opportunity? *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365 : 2233–2244.
- FITZHERBERT EB, STRUEBIG MJ, MOREL A, DANIELSEN F, BRÜHL CA, DONALD PF, PHALAN B (2008), How will oil palm expansion affect biodiversity? *Trends in Ecology & Evolution*, 23 : 538–545.
- FLATHER CH, CORDELL HK (1995), Outdoor Recreation : Historical and Anticipated Trends. Dans : RL Knight, KJ Gutzwiller (eds.), *Wildlife And Recreationists - Co-existence Through Management And Research*, Island Press, Washington D.C., U.S.A., 3–16.

- FOCARDI S, GAILLARD JM, RONCHI F, ROSSI S (2008), Survival of wild boars in a variable environment : unexpected life-history variation in an unusual ungulate. *Journal of Mammalogy*, 89 : 1113–1123.
- FOLEY JA, DEFRIES R, ASNER GP, BARFORD C, BONAN G, CARPENTER SR, CHAPIN FS, COE MT, DAILY GC, GIBBS HK, HELKOWSKI JH, HOLLOWAY T, HOWARD EA, KUCHARIK CJ, MONFREDA C, PATZ JA, PRENTICE IC, RAMANKUTTY N, SNYDER PK (2005), Global consequences of land use. *Science*, 309 : 570–574.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION – FISHERIES AND AQUACULTURE DEPARTMENT (2012a), The state of world fisheries and aquaculture : 2012. Rapport technique, Food and Agriculture Organization.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION – FISHERIES AND AQUACULTURE DEPARTMENT (2012b), The state of world forests : 2012. Rapport technique, Food and Agriculture Organization.
- FORESTER JD, IVES AR, TURNER MG, ANDERSON DP, FORTIN D, BEYER HL, SMITH DW, BOYCE MS (2007), State-space models link elk movement patterns to landscape characteristics in Yellowstone National Park. *Ecological Monographs*, 77 : 285–299.
- FORESTER JD, IM HK, RATHOUZ PJ (2009), Accounting for animal movement in estimation of resource selection functions : sampling and data analysis. *Ecology*, 90 : 3554–3565.
- FORSYTH DM (2000), Habitat selection and coexistence of the Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) and Himalayan tahr (*Hemitragus jemlahicus*) in the eastern Southern Alps, New Zealand. *Journal of Zoology*, 252 : 215–225.
- FORSYTH DM, HICKLING GJ (1998), Increasing Himalayan tahr and decreasing chamois densities in the eastern Southern Alps, New Zealand : evidence for interspecific competition. *Oecologia*, 113 : 377–382.
- FORTIN D, BEYER HL, BOYCE MS, SMITH DW, DUCHESNE T, MAO JS (2005), Wolves influence elk movements : behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, 86 : 1320–1330.
- FOSTER WA, TREHERNE JE (1981), Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature*, 293 : 466–467.
- FOX AD, MADSEN J (1997), Behavioural and distributional effects of hunting disturbance on waterbirds in Europe : implications for refuge design. *Journal of Applied Ecology*, 34 : 1–13.
- FRAIR JL, MERRILL EH, VISSCHER DR, FORTIN D, BEYER HL, MORALES JM (2005), Scales of movement by elk (*Cervus elaphus*) in response to heterogeneity in forage resources and predation risk. *Landscape Ecology*, 20 : 273–287.

- FRAIR JL, FIEBERG J, HEBBLEWHITE M, CAGNACCI F, DECESARE NJ, PEDROTTI L (2010), Resolving issues of imprecise and habitat-biased locations in ecological analyses using GPS telemetry data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365 : 2187–2200.
- FRANK KT, PETRIE B, CHOI JS, LEGGETT WC (2005), Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science*, 308 : 1621–1623.
- FRANKE A, CAELLI T, HUDSON RJ (2004), Analysis of movements and behavior of caribou (*Rangifer tarandus*) using hidden Markov models. *Ecological Modelling*, 173 : 259–270.
- FRENCH SS, DENARDO DF, GREIVES TJ, STRAND CR, DEMAS GE (2010), Human disturbance alters endocrine and immune responses in the Galapagos marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Hormones and Behavior*, 58 : 792–799.
- FRENCH SS, GONZÁLEZ-SUÁREZ M, YOUNG JK, DURHAM S, GERBER LR (2011), Human disturbance influences reproductive success and growth rate in California sea lions (*Zalophus californianus*). *PloS One*, 6 : e17686.
- FRETWELL SD, LUCAS HL (1969), On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, 19 : 16–36.
- FRID A, DILL L (2002), Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6 : art. 11 (online).
- FRISINA MR, FRISINA RM (1997), Fall diet of red and fallow deer, black buck, and mouflon sheep on Argentina's Patagonian steppe. *Rangelands*, 19 : 26–28.
- FRITZ H, LOISON A (2006), Large Herbivores across biomes. Dans : K Darnell, O Duncan, R Bergström, R Pastor (eds.), *Large herbivores ecology, ecosystem dynamics and conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, UK., 19–49.
- FRYXELL J, SINCLAIR A (1988), Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends in Ecology & Evolution*, 3 : 237–241.
- FULLER RJ, GREGORY RD, GIBBONS DW, MARCHANT JH, WILSON JD, BAILLIE SR, CARTER N (1995), Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation Biology*, 9 : 1425–1441.
- GAGNON M, CHEW AE (2000), Dietary preferences in extant African Bovidae. *Journal of Mammalogy*, 81 : 490–511.
- GAILLARD JM, FESTA-BIANCHET M, YOCCOZ NG (1998), Population dynamics of large herbivores : variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution*, 13 : 58–63.
- GAILLARD JM, FESTA-BIANCHET M, YOCCOZ NG, LOISON A, TOÏGO C (2000), Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 31 : 367–373.

- GAILLARD JM, LOISON A, FESTA-BIANCHET M, YOCOZ NG, SOLBERG E (2003a), Ecological correlates of life span in populations of large herbivorous mammals. *Population and Development Review*, 29 : 39–56.
- GAILLARD JM, LOISON A, TOÏGO C, DELORME D, VAN LÈRE G (2003b), Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience*, 10 : 312–320.
- GAILLARD JM, HEBBLEWHITE M, LOISON A, FULLER M, POWELL R, BASILLE M, VAN MOORTER B (2010), Habitat-performance relationships : finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365 : 2255–2265.
- GAMELON M, BESNARD A, GAILLARD JM, SERVANTY S, BAUBET E, BRANDT S, GIMENEZ O (2011), High hunting pressure selects for earlier birth date : wild boar as a case study. *Evolution*, 65 : 3100–3112.
- GARCÍA-GONZÁLEZ R, CUARTAS P (1989), A comparison of the diets of the wild goat (*Capra pyrenaica*), domestic goat (*Capra hircus*), moufflon (*Ovis musimon*), and domestic sheep (*Ovis aries*) in the Cazorla mountain range. *Acta Biologica Montana*, 9 : 123–132.
- GAREL M (2006), *Conséquences de la chasse et des contraintes environnementales sur la démographie des populations d'ongulés. L'exemple du moufflon méditerranéen (Ovis gmelini musimon × Ovis sp.) en France et de l'élan (Alces alces) en Norvège*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard Lyon 1, France.
- GAREL M, LOISON A, GAILLARD JM, CUGNASSE JM, MAILLARD D (2004), The effects of a severe drought on moufflon lamb survival. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271 : 471–473.
- GAREL M, CUGNASSE JM, GAILLARD JM, LOISON A, GIBERT P, DOUVRE P, DUBRAY D (2005a), Reproductive output of female moufflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) : a comparative analysis. *Journal of Zoology*, 266 : 65–71.
- GAREL M, CUGNASSE JM, GAILLARD JM, LOISON A, SANTOSA Y, MAUBLANC ML (2005b), Effect of observer experience on the monitoring of a moufflon population. *Acta Theriologica*, 50 : 109–114.
- GAREL M, CUGNASSE JM, LOISON A, GAILLARD JM, VUITON C, MAILLARD D (2005c), Monitoring the abundance of moufflon in South France. *European Journal of Wildlife Research*, 51 : 69–76.
- GAREL M, CUGNASSE JM, MAILLARD D (2005d), Reliability of moufflon aging using morphological characteristics from observations in the field. *Wildlife Biology*, 11 : 229–235.
- GAREL M, CUGNASSE JM, HEWISON AJM, MAILLARD D (2006), Errors in Age Determination of Moufflon in the Field. *Wildlife Society Bulletin*, 34 : 300–306.

- GAREL M, CUGNASSE JM, MAILLARD D, GAILLARD JM, HEWISON AJM, DUBRAY D (2007), Selective harvesting and habitat loss produce long-term life history changes in a mouflon population. *Ecological Applications*, 17 : 1607–1618.
- GAREL M, LOISON A, JULLIEN JM, DUBRAY D, MAILLARD D, GAILLARD JM (2009a), Sex-specific growth in alpine chamois. *Journal of Mammalogy*, 90 : 954–960.
- GAREL M, SOLBERG EJ, SÆTHER BE, GRØTAN V, TUFTO J, HEIM M (2009b), Age, size, and spatiotemporal variation in ovulation patterns of a seasonal breeder, the Norwegian moose (*Alces alces*). *The American Naturalist*, 173 : 89–104.
- GAREL M, FORSYTH DM, LOISON A, DUBRAY D, JULLIEN JM, TUSTIN KG, MAILLARD D, GAILLARD JM (2011a), Age-related male reproductive effort in two mountain ungulates of contrasting sexual size dimorphism. *Canadian Journal of Zoology*, 89 : 929–937.
- GAREL M, GAILLARD JM, JULLIEN JM, DUBRAY D, MAILLARD D, LOISON A (2011b), Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. *Journal of Mammalogy*, 92 : 1112–1117.
- GARSHELIS DL (2000), Delusions in Habitat Evaluation : Measuring Use, Selection, and Importance. Dans : *Research techniques in animal ecology : controversies and consequences*, Columbia University Press, 111–164.
- GARZÓN-MACHADO V, GONZÁLEZ-MANCEBO J, PALOMARES-MARTÍNEZ A, ACEVEDO-RODRÍGUEZ A, FERNÁNDEZ-PALACIOS J, DEL-ARCO-AGUILAR M, PÉREZ-DE PAZ P (2010), Strong negative effect of alien herbivores on endemic legumes of the Canary pine forest. *Biological Conservation*, 143 : 2685–2694.
- GARZÓN-MACHADO V, DEL ARCO-AGUILAR MJ, PÉREZ-DE PAZ P (2012), Threat or threatened species? A paradox in conservation biology. *Journal for Nature Conservation*, 20 : 228–230.
- GAUSE GF (1934), *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore, USA.
- GEBERT C, VERHEYDEN-TIXIER H (2001), Variations of diet composition of red deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mammal Review*, 31 : 189–201.
- GEIGER G, HOFMANN R, KÖNIG R (1977), Vergleichend-anatomische Untersuchungen an den Vormägen von Damwild (*Cervus dama*) und Muffelwild (*Ovis ammon musimon*). *Säugetierkundliche Mitteilungen*, 25 : 7–21.
- GEIST V (1966), Validity of horn segment counts in aging bighorn sheep. *The Journal of Wildlife Management*, 30 : 634–635.
- GEIST V (1971), *Mountain sheep : a study in behavior and evolution*. The University of Chicago Press, Chicago, U.S.A.
- GEIST V (1974), On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *American Zoologist*, 14 : 205–220.

- GENTRY A, CLUTTON-BROCK J, GROVES CP (1996), Proposed conservation of usage of 15 mammal specific names based on wild species which are antedated by or contemporary with those based on domestic animals. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 53 : 28–37.
- GENTRY A, CLUTTON-BROCK J, GROVES CP (2004), The naming of wild animal species and their domestic derivatives. *Journal of Archaeological Science*, 31 : 645–651.
- GEORGE SL, CROOKS KR (2006), Recreation and large mammal activity in an urban nature reserve. *Biological Conservation*, 133 : 107–117.
- GEORGII B (1981), Activity patterns of female red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. *Oecologia*, 49 : 127–136.
- GIFFIN JG (1979), Ecology of the Mouflon Sheep on Mauna Kea. Pittman-Robertson project No. W-17-R, Study no. R-III 1975-1979. Rapport technique, State of Hawaii - Department of land and natural resources - Division of forestry and wildlife, USA.
- GILL JA, SUTHERLAND WL (2000), Predicting the consequences of human disturbance from behavioural decisions. Dans : LM Gosling, WJ Sutherland (eds.), *Behaviour and Conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 51–64.
- GILL JA, NORRIS K, SUTHERLAND WJ (2001), Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological Conservation*, 97 : 265–268.
- GILL R (1990), *Monitoring the status of European and North American cervids*. GEMS information series, UNEP.
- GILL R (2006), The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. Dans : K Dannell, O Duncan, R Bergström, R Pastor (eds.), *Large herbivores ecology, ecosystem dynamics and conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, UK., 19–49.
- GILL RMA (1992), A review of damage by mammals in north temperate forests : 1. Deer. *Forestry*, 65 : 145–169.
- GILLINGHAM MP, PARKER KL, HANLEY TA (1997), Forage intake by black-tailed deer in a natural environment : bout dynamics. *Canadian Journal of Zoology*, 75 : 1118–1128.
- GIORGI F, LIONELLO P (2008), Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change*, 63 : 90–104.
- GODIN JGJ, KEENLEYSIDE MHA (1984), Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (*Teleostei, Cichlidae*) : a test of the ideal free distribution theory. *Animal Behaviour*, 32 : 120–131.
- GODVIK LRM, LOE LE, VIK JO, VEIBERG V, LANGVATN R, A M (2009), Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*, 90 : 699–710.

- GONZALES G (1986), Compétition interspécifique chez les ongulés sauvages : l'isard et le mouflon dans le massif du Carlit (Pyrénées-Orientales). *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, 100 : 35–39.
- GORDON I (1995), Animal-based techniques for grazing ecology research. *Small Ruminant Research*, 16 : 203–214.
- GORDON I, HESTER A, FESTA-BIANCHET M (2004), The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *Journal of Applied Ecology*, 41 : 1021–1031.
- GORDON IJ (2003), Browsing and grazing ruminants : are they different beasts? *Forest Ecology and Management*, 181 : 13–21.
- GORDON IJ, ILLIUS AW (1988), Incisor arcade structure and diet selection in ruminants. *Functional Ecology*, 2 : 15–22.
- GOTTARDI E (2011), *Landscape openness effect on roe deer, Capreolus capreolus, behavior - Analysis on activity level, movement rate and circadian rhythm across a landscape gradient*. Thèse de doctorat, University of Parma, Italy - University Paul Sabatier, SEVAB, Toulouse, France.
- GOTTFRIED M, PAULI H, FUTSCHIK A, AKHALKATSI M, BARANCOK P, BENITO ALONSO JL, COLDEA G, DICK J, ERSCHBAMER B, FERNANDEZ CALZADO MR, KAZAKIS G, KRAJCI J, LARSSON P, MALLAUN M, MICHELSEN O, MOISEEV D, MOISEEV P, MOLAU U, MERZOUKI A, NAGY L, NAKHUTSRISHVILI G, PEDERSEN B, PELINO G, PUSCAS M, ROSSI G, STANISCI A A, THEURILLAT JP, TOMASELLI M, VILLAR L, VITTOZ P, VOGIATZAKIS I, GRABHERR G (2012), Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change*, 2 : 111–115.
- GRIGNOLIO S, ROSSI I, BERTOLOTTI E, BASSANO B, APOLLONIO M (2007), Influence of the kid on space use and habitat selection of female Alpine ibex. *The Journal of Wildlife Management*, 71 : 713–719.
- GRIGNOLIO S, MERLI E, BONGI P, CIUTI S, APOLLONIO M (2011), Effects of hunting with hounds on a non-target species living on the edge of a protected area. *Biological Conservation*, 144 : 641–649.
- GROOT BRUINDERINK GWTA, HAZEBROEK E (1996), Ungulate traffic collisions in Europe. *Conservation Biology*, 10 : 1059–1067.
- GUERRINI M, PANAYIDES P, FORCINA G, GAREL M, LORENZINI R, ANAYIOTOS P, HADJIGEROU P, BARBANERA F (2013), Genetic structure, phylogenetic relationships and forensic DNA of the Cypriot mouflon (*Ovis orientalis ophion*). Dans : *Proceedings of the 31st IUGB congress, Brussels, Belgium*, 231.
- GUIBERT B (2007), Bilan national de l'indemnisation des dégâts agricoles de sangliers. Dans : *Actes du colloque sur les modalités de gestion du sanglier*, 73–78.

- GUILLEMAIN M, BLANC R, LUCAS C, LEPLEY M (2007), Ecotourism disturbance to wildfowl in protected areas : historical, empirical and experimental approaches in the Camargue, Southern France. *Biodiversity and Conservation*, 16 : 3633–3651.
- GUNNARSSON TG, GILL JA, NEWTON J, POTTS PM, SUTHERLAND WJ (2005), Seasonal matching of habitat quality and fitness in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 272 : 2319–2323.
- HADJISTERKOTIS E (1996a), Ernährungsgewohnheiten des Zyprischen Mufflons *Ovis gmelini ophion*. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 42 : 256–263.
- HADJISTERKOTIS E (1996b), Herkunft, Taxonomie und neuere Entwicklung des Zypri-schen Mufflons (*Ovis gmelini ophion*). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 42 : 104–110.
- HADJISTERKOTIS E (2001), The Cyprus mouflon, a threatened species in a biodiversity "hotspot" area. Dans : A Nahlik, W Uloth (eds.), *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon*, Institute of Wildlife Management, Sopron, Hungary, 71–81.
- HAIRSTON NG, SMITH FE, SLOBODKIN LB (1960), Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist* : 421–425.
- HALL LS, KRAUSMAN PR, MORRISON ML (1997), The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25 : 173–182.
- HAMEL S, CÔTÉ SD (2007), Habitat use patterns in relation to escape terrain : are alpine ungulate females trading off better foraging sites for safety? *Canadian Journal of Zoology*, 85 : 933–943.
- HAMMITT WE, COLE DN (1998), *Wildland recreation : ecology and management*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- HAMR J (1988), Disturbance behaviour of chamois in an alpine tourist area of Austria. *Mountain Research and Development* : 65–73.
- HANLEY TA (1982), Cervid activity patterns in relation to foraging constraints : western Washington. *Northwest Science*, 56 : 208–217.
- HANSEN BB, HERFINDAL I, AANES R, SÆTHER BE, HENRIKSEN S (2009), Functional response in habitat selection and the tradeoffs between foraging niche components in a large herbivore. *Oikos*, 118 : 859–872.
- HANSKI I (1978), Some comments on the measurement of niche metrics. *Ecology*, 59 : 168–174.
- HARDIN G (1960), The competitive exclusion principle. *Science*, 131 : 1292–1297.
- HARS J, BOSCHIROLI ML, DUVAUCHELLE A, GARIN-BASTUJI B (2006), La tuberculose à *mycobacterium bovis* chez le cerf et le sanglier en France – Émergence et risque pour l'élevage bovin. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France*, 159 : 393–401.
- HAYES CL, KRAUSMAN PR, WALLACE MC (1994), Habitat, visibility, heart rate, and vigilance of bighorn sheep. *Desert Bighorn Council 1994 Transactions*, 38 : 6–11.

- HEBBLEWHITE M, MERRILL EH (2009), Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology*, 90 : 3445–3454.
- HECK C (2013), La réintroduction du bouquetin encore repoussée dans le Parc des Bauges. *Le Dauphiné Libéré*, 25/03/2013 : disponible en ligne.
- HEDRICK AV, TÉMELES EJ (1989), The evolution of sexual dimorphism in animals : hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, 4 : 136–138.
- HEMMING JE (1969), Cemental deposition, tooth succession, and horn development as criteria of age in Dall sheep. *The Journal of Wildlife Management*, 33 : 552–558.
- HERFINDAL I, TREMBLAY JP, HANSEN BB, SOLBERG EJ, HEIM M, SÆTHER BE (2009), Scale dependency and functional response in moose habitat selection. *Ecography*, 32 : 849–859.
- HEROLDOVA M (1988a), The diet of mouflon (*Ovis musimon*) outside the growing period 1983–1984. *Folia Zoologica*, 37 : 309–318.
- HEROLDOVA M (1988b), Method of mouflon (*Ovis musimon*) diet research. *Folia Zoologica*, 37 : 113–120.
- HEROLDOVA M (1994), The impact of feeding behaviour of big herbivores on forest stands. *Folia Venatoria*, 24.
- 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, KAMLER J, KOUBEK P, FOREJTEK P (2007), Foraging strategy of mouflon during the hunting season as related to food supply. *Acta Veterinaria Brno*, 76 : 195–202.
- HESTER AJ, BERGMAN M, IASON GR, MOEN J (2006), Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. Dans : K Dannell, O Duncan, R Bergström, R Pastor (eds.), *Large herbivores ecology, ecosystem dynamics and conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, UK., 19–49.
- HEWISON AJM, GAILLARD JM (2001), Phenotypic quality and senescence affect different components of reproductive output in roe deer. *Journal of Animal Ecology*, 70 : 600–608.
- HEWISON AJM, MORELLET N, VERHEYDEN H, DAUFRESNE T, ANGIBAULT JM, CARGNELUTTI B, MERLET J, PICOT D, RAMES JL, JOACHIM J, LOURTET B, SERRANO E, BIDEAU E, CEBE N (2009), Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*, 32 : 1062–1070.
- HICKLING R, ROY DB, HILL JK, FOX R, THOMAS CD (2006), The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, 12 : 450–455.

- HIENDLEDER S, MAINZ K, PLANTE Y, LEWALSKI H (1998), Analysis of mitochondrial DNA indicates that domestic sheep are derived from two different ancestral maternal sources : no evidence for contributions from urial and argali sheep. *Journal of Heredity*, 89 : 113–120.
- HIENDLEDER S, KAUPE B, WASSMUTH R, JANKE A (2002), Molecular analysis of wild and domestic sheep questions current nomenclature and provides evidence for domestication from two different subspecies. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 269 : 893–904.
- HIGGINBOTTOM K (2000), Relationships between food quality and reproductive success in female red-necked wallabies *Macropus rufogriseus banksianus*. *Wildlife Biology*, 6 : 129–139.
- HIRZEL AH, LE LAY G (2008), Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45 : 1372–1381.
- HIRZEL AH, HELFER V, METRAL F (2001), Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling*, 145 : 111–121.
- HIRZEL AH, HAUSER J, CHESSEL D, PERRIN N (2002), Ecological-Niche Factor Analysis : how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83 : 2017–2036.
- HIXON MA (1982), Energy maximizers and time minimizers : theory and reality. *The American Naturalist*, 119 : 596–599.
- HOBBS NT (2006), Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. Dans : K Dannell, O Duncan, R Bergström, R Pastor (eds.), *Large herbivores ecology, ecosystem dynamics and conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, UK., 19–49.
- HOBBS NT, SPOWART RA (1984), Effects of prescribed fire on nutrition of mountain sheep and mule deer during winter and spring. *The Journal of Wildlife Management* : 551–560.
- HOFER D (2002), The Lion's Share of the Hunt : Trophy Hunting and Conservation : a Review of the Legal Eurasian Tourist Hunting Market and Trophy Trade Under CITES. Rapport technique, TRAFFIC Europe, Brussels, Belgium.
- HOFMANN RR (1989), Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants : a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78 : 443–457.
- HOLECHEK J, VAVRA M, PIEPER R (1982), Botanical composition determination of range herbivore diets : a review. *Journal of Range Management*, 3 : 309–315.
- HOLLING CS (1959), Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91 : 385–398.

- HOLT RD (1985), Population dynamics in two-patch environments : some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theoretical Population Biology*, 28 : 181–208.
- HOMOLKA M (1991), The diet of moufflon (*Ovis musimon*) in the mixed forest habitat of the Dražanská vrchovina Highland. *Folia Zoologica*, 40 : 193–201.
- HOMOLKA M (1993), The food niches of three ungulate species in a woodland complex. *Folia Zoologica*, 42 : 193–203.
- HOMOLKA M, HEROLDOVA M (1992), Similarity of the results of stomach and faecal contents analyses in studies of the ungulate diet. *Folia Zoologica*, 41 : 193–208.
- HOPCRAFT JGC, H O, SINCLAIR ARE (2010), Herbivores, resources and risks : alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology & Evolution*, 25 : 119–128.
- HORNE JS, GARTON EO, KRONE M, LEWIS J (2007), Analyzing animal movements using brownian bridges. *Ecology*, 88 : 2354–2363.
- HOSMER DW, LEMESHOW S (2000), *Applied Logistic Regression*. Wiley-Interscience, John Wiley & Sons, Inc., New York, U.S.A.
- HOUSTON AI, MCNAMARA JM, HUTCHINSON JMC (1993), General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 341 : 375–397.
- HOWE M, OKELLO MM, DAVIS JM (2013), Interspecific Variation in the Distribution of Ungulates Relative to Human Infrastructure Surrounding Amboseli National Park. *African Zoology*, 48 : 159–166.
- HULME PE (2009), Trade, transport and trouble : managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46 : 10–18.
- HUT RA, KRONFELD-SCHOR N, VAN DER VINNE V, DE LA IGLESIA H (2012), In search of a temporal niche : Environmental factors. Dans : A Kalsbeek, M Merrow, T Roenneberg, RG Foster (eds.), *The neurobiology of circadian timing*, Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, 281–304.
- HUTCHINSON GE (1957), Concluding remarks. Dans : *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, volume 22, 415–427.
- HUTTO RL (1985), Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. Dans : ML Cody (ed.), *Habitat selection in birds*, Academic Press San Diego, California, USA, 455–476.
- IASON GR, MANTECON AR, SIM DA, GONZALEZ J, FOREMAN E, BERMUDEZ FF, ELSTON DA (1999), Can grazing sheep compensate for a daily foraging time constraint? *Journal of Animal Ecology*, 68 : 87–93.

- ILLIUS A, O'CONNOR T (2000), Resource heterogeneity and ungulate population dynamics. *Oikos*, 89 : 283–294.
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (2013), *Climate Change 2013 - The Physical Science Basis - Working Group I Contribution to the IPCC Fifth Assessment Report*. Intergovernmental Panel on Climate Change.
- IUPS THERMAL COMMISSION (2001), Glossary of terms for thermal physiology. *The Japanese Journal of Physiology*, 51 : 2001.
- JACKES AD (1973), *The use of wintering grounds by red deer in Ross-shire, Scotland*. Master's thesis, University of Edinburgh, Scotland.
- JANIS C (1990), Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals : a comparison of macropodoids and ungulates. *Memoirs of the Queensland Museum*, 28 : 349–366.
- JARMAN PJ (1974), The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48 : 215–267.
- JAYAKODY S, SIBBALD AM, GORDON IJ, LAMBIN X (2008), Red deer *Cervus elephus* vigilance behaviour differs with habitat and type of human disturbance. *Wildlife Biology*, 14 : 81–91.
- JAYAKODY S, SIBBALD AM, MAYES RW, HOOPER RJ, GORDON IJ, LAMBIN X (2011), Effects of human disturbance on the diet composition of wild red deer (*Cervus elaphus*). *European Journal of Wildlife Research*, 57 : 939–948.
- JĘDRZEJEWSKI W, SPAEDTKE H, KAMLER JF, JĘDRZEJEWSKA B, STENKEWITZ U (2006), Group size dynamics of Red Deer in Białowieża Primeval Forest, Poland. *The Journal of Wildlife Management*, 70 : 1054–1059.
- JĘDRZEJEWSKI W, APOLLONIO M, JĘDRZEJEWSKA B, KOJOLA I (2011), Ungulate-large carnivore relationships in Europe. Dans : *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*, 80–105.
- JIGUET F, JULLIARD R, THOMAS CD, DEHORTER O, NEWSON SE, COUVET D (2006), Thermal range predicts bird population resilience to extreme high temperatures. *Ecology Letters*, 9 : 1321–1330.
- JOHNSON CJ, PARKER KL, HEARD DC, GILLINGHAM MP (2002), Movement parameters of ungulates and scale-specific responses to the environment. *Journal of Animal Ecology*, 71 : 225–235.
- JOHNSON DH (1980), The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61 : 65–71.
- JOHNSON MD (2007), Measuring habitat quality : a review. *The Condor*, 109 : 489–504.
- JONES CG, LAWTON JH, SHACHAK M (1994), Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* : 373–386.

- JONES OR, PILKINGTON JG, CRAWLEY MJ (2006), Distribution of a naturally fluctuating ungulate population among heterogeneous plant communities : ideal and free? *Journal of Animal Ecology*, 75 : 1387–1392.
- JONSEN ID, FLEMMING JM, MYERS RA (2005), Robust state-space modeling of animal movement data. *Ecology*, 86 : 2874–2880.
- JONSEN ID, MYERS RA, JAMES MC (2006), Robust hierarchical state–space models reveal diel variation in travel rates of migrating leatherback turtles. *Journal of Animal Ecology*, 75 : 1046–1057.
- JULLIEN JM (2001), La cham'arche un filet pour la capture des ongulés de montagne. *Faune Sauvage*, 254 : 16–21.
- JULLIEN JM, MAILLARD D, DARMON G, CALENGE C, LOISON A (2009), Le mouflon dans les Bauges : cinquante ans d'histoire. *Faune Sauvage*, 285 : 4–9.
- KACZENSKY P, HUBER D, KNAUER F, ROTH H, WAGNER A, KUSAK J (2006), Activity patterns of brown bears (*Ursus arctos*) in Slovenia and Croatia. *Journal of Zoology*, 269 : 474–485.
- KAMLER J (2001), Morphological variability of forestomach mucosal membrane in red deer, fallow deer, roe deer and mouflon. *Small Ruminant Research*, 41 : 101–107.
- KEARNEY M (2006), Habitat, environment and niche : what are we modelling? *Oikos*, 115 : 186–191.
- KEATING KA, CHERRY S (2009), Modeling utilization distributions in space and time. *Ecology*, 90 : 1971–1980.
- KENNEDY M, GRAY RD (1993), Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments on the ideal free distribution. *Oikos* : 158–166.
- KENWARD R (2001), *A manual for wildlife radio tagging*. Academic Press, London, UK.
- KENWARD RE (1978), Hawks and doves : factors affecting success and selection in goshawk attacks on woodpigeons. *The Journal of Animal Ecology*, 47 : 449–460.
- KILGO JC, LABISKY RF, FRITZEN DE (1998), Influences of hunting on the behavior of white-tailed deer : implications for conservation of the Florida Panther. *Conservation Biology*, 12 : 1359–1364.
- KINAHAN AA, PIMM SL, VAN AARDE RJ (2007), Ambient temperature as a determinant of landscape use in the savanna elephant, *Loxodonta africana*. *Journal of Thermal Biology*, 32 : 47–58.
- KINGS R, BROOKS SP (2003), Survival and spatial fidelity of mouflons : the effect of location, age, and sex. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 8 : 486–513.

- KNEIB T, KNAUER F, KÜCHENHOFF H (2011), A general approach to the analysis of habitat selection. *Environmental and Ecological Statistics*, 18 : 1–25.
- KNIGHT RL, COLE DN (1995), Wildlife Responses to Recreationists. Dans : *Wildlife And Recreationists - Coexistence Through Management And Research*, Island Press, Washington D.C., U.S.A., 51–69.
- KNIGHT RL, TEMPLE SA (1995), Wildlife and Recreationists : Coexistence through Management. Dans : *Wildlife and Recreationists : Coexistence through Management and Research*, Island Press, Washington D.C., U.S.A., 327–333.
- KRANSTAUBER B, KAYS R, LAPOINT SD, WIKELSKI M, SAFI K (2012), A dynamic Brownian bridge movement model to estimate utilization distributions for heterogeneous animal movement. *Journal of Animal Ecology*, 81 : 738–746.
- KRAUSE J, RUXTON GD (2002), *Living in groups*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford, UK.
- KREBS JR, DAVIES NB (eds.) (1997), *Behavioural Ecology – An evolutionary approach*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- KRISTAN WB III (2003), The role of habitat selection behavior in population dynamics : source-sink systems and ecological traps. *Oikos*, 103 : 457–468.
- KRONFELD-SCHOR N, DAYAN T (2003), Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34 : 153–181.
- KUFELD R (1973), Foods eaten by the Rocky Mountain elk. *Journal of Range Management*, 26 : 106–113.
- KUFELD R, WALLMO O, FEDDEMA C (1973), Foods of the Rocky Mountain Mule Deer. Rapport technique USDA Forest Service Research Paper RM-111, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado.
- LACHICA M, PRIETO C, AGUILERA J (1997), The energy costs of walking on the level and on negative and positive slopes in the Granadina goat (*Capra hircus*). *British Journal of Nutrition*, 77 : 73–82.
- LANG P (2004), Rapport de Monsieur Pierre Lang, député de la Moselle – Les Réserves de Chasse. Rapport technique, République Française, Assemblée Nationale, Paris, France.
- LANGBEIN J, SCHEIBE KM (2001), Investigation on the stability of behavioural biorhythms of mouflon sheep (*Ovis gmelini musimon*). Dans : A Nahlik, W Uloth (eds.), *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon, Sopron, Hungary*, 8–16.
- LANGBEIN J, SCHEIBE KM, EICHHORN K (1997), Seasonal changes in the circadian behaviour patterns in European mouflons (*Ovis ammon musimon* Pallas, 1811). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 62 : 117–123.

- LANGBEIN J, PUTMAN R, POKORNY B (2011), Traffic collisions involving deer and other ungulates in Europe and available measures for mitigation. Dans : *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*, Cambridge University Press, New York, USA, 215–259.
- LANGVATN R, ALBON S, BURKEY T, CLUTTON-BROCK T (1996), Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 65 : 653–670.
- LARUE JP (2004), Evolution tectonique et morphodynamique de la bordure sud du Massif central, entre la Cesse et l'Hérault (France). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 175 : 547–560.
- LAUNDRÉ JW, HERNANDEZ L, ALTENDORF KB (2001), Wolves, elk, and bison : reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*, 79 : 1401–1409.
- LE PENDU Y, BRIEDERMANN L, GEPARD JF, MAUBLANC ML (1995), Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behavioural Processes*, 34 : 67–80.
- LE PENDU Y, MAUBLANC ML, BRIEDERMANN L, DUBOIS M (1996), Spatial structure and activity in groups of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini*) : a comparative study. *Applied Animal Behaviour Science*, 46 : 201–216.
- LE PENDU Y, GUILHEM C, BRIEDERMANN L, MAUBLANC ML, GERARD JF (2000), Interactions and associations between age and sex classes in mouflon sheep (*Ovis gmelini*) during winter. *Behavioural Processes*, 52 : 97–107.
- LEBLANC M, FESTA-BIANCHET M, JORGENSEN JT (2001), Sexual size dimorphism in bighorn sheep (*Ovis canadensis*) : effects of population density. *Canadian Journal of Zoology*, 79 : 1661–1670.
- LECOCQ Y, MEINE K (1998), Hunter demography in Europe : an analysis. *Gibier Faune Sauvage - Game and Wildlife Biology*, 15 : 1049–1061.
- LENOIR J, GÉGOUT JC, MARQUET PA, DE RUFFRAY P, BRISSE H (2008), A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320 : 1768–1771.
- LEUNG YF, MARION JL (2000), Recreation impacts and management in wilderness : A state-of-knowledge review. Dans : *USDA Forest Service – Rocky Mountain Research Station Proceedings – P-15*, volume 5, 23–48.
- LEUSCHNER C (1996), Timberline and alpine vegetation on the tropical and warm-temperate oceanic islands of the world : elevation, structure and floristics. *Plant Ecology*, 123 : 193–206.
- LEVINSKY I, SKOV F, SVENNING JC, RAHBK C (2007), Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals. *Biodiversity and Conservation*, 16 : 3803–3816.

- LIDDLE MJ (1997), *Recreation Ecology : The ecological impact of outdoor recreation and ecotourism*. Chapman and Hall, London, U.K.
- LIMA SL (1998), Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience*, 48 : 25–34.
- LIMA SL, BEDNEKOFF PA (1999), Temporal variation in danger drives antipredator behavior : the predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist*, 153 : 649–659.
- LIMA SL, DILL LM (1990), Behavioral decisions made under the risk of predation : a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68 : 619–640.
- LIMA SL, ZOLLNER PA (1996), Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11 : 131–135.
- LIND J, CRESSWELL W (2005), Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology*, 16 : 945–956.
- LINDSTRÖM J (1999), Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, 14 : 343–348.
- LINNELL JD, ZACHOS FE (2011), Status and distribution patterns of European ungulates : genetics, population history and conservation. Dans : *Ungulate management in Europe – Problems and Practices*, 12–53.
- LOE LE, IRVINE RJ, BONENFANT C, STIEN A, LANGVATN R, ALBON SD, MYSTERUD A, STENSETH NC (2006), Testing five hypotheses of sexual segregation in an arctic ungulate. *Journal of Animal Ecology*, 75 : 485–496.
- LOE LE, BONENFANT C, MYSTERUD A, SEVERINSEN T, ØRITSLAND NA, LANGVATN R, STIEN A, IRVINE RJ, STENSETH NC (2007), Activity pattern of arctic reindeer in a predator-free environment : no need to keep a daily rhythm. *Oecologia*, 152 : 617–624.
- LOISON A, FESTA-BIANCHET M, GAILLARD JM, JØRGENSEN JT, JULLIEN JM (1999a), Age-specific survival in five populations of ungulates : evidence of senescence. *Ecology*, 80 : 2539–2554.
- LOISON A, LANGVATN R, SOLBERG EJ (1999b), Body mass and winter mortality in red deer calves : disentangling sex and climate effects. *Ecography*, 22 : 20–30.
- LOISON A, TOÏGO C, GAILLARD JM (2003), Large herbivore biodiversity in European mountain ecosystems : current status and challenges for the future. Dans : L Nagy (ed.), *Alpine Biodiversity - Pattern, Process and Change in Europe*, Springer Verlag, Berlin, Germany, 351–366.
- LOISON A, SOLBERG EJ, YOCCOZ NG, LANGVATN R (2004), Sex differences in the interplay of cohort and mother quality on body mass of red deer calves. *Ecology*, 85 : 1992–2002.

- LOISON A, APPOLINAIRE J, JULLIEN JM, 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.
- ŁOMNICKI A (1988), *Population ecology of individuals*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- LOOMIS J, GRIFFIN D, WU E, GONZÁLEZ-CABÁN 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.
- LOPEZ JF (2001), Inventaire systématique de la flore et de la végétation du Massif des Bauges. Rapport technique, Parc Naturel Régional du Massif des Bauges.
- LOTEK WIRELESS – FISH AND WILDLIFE MONITORING (2005), *Small and Midsized Animals - GPS Location System - User's Manual - GPS 3300*.
- LÖTTKER P, RUMMEL A, TRAUBE M, STACHE A, ŠUSTR J P AND MÜLLER, HEURICH M (2009), New possibilities of observing animal behaviour from a distance using activity sensors in GPS-collars : an attempt to calibrate remotely collected activity data with direct behavioural observations in red deer *Cervus elaphus*. *Wildlife Biology*, 15 : 425–434.
- LOUDON ASI (1985), Lactation and neonatal survival of animals. *Symposium of Zoology Society of London*, 54 : 183–207.
- LUSSEAU D, BEJDER L (2007), The long-term consequences of short-term responses to disturbance experiences from whalewatching impact assessment. *International Journal of Comparative Psychology*, 20 : 228–236.
- MABILLE G, DUSSAULT C, OUELLET J, LAURIAN C (2012), Linking trade-offs in habitat selection with the occurrence of functional responses for moose living in two nearby study areas. *Oecologia*, 170 : 965–977.
- MACANDZA VA, OWEN-SMITH N, CAIN III JW (2012), Dynamic spatial partitioning and coexistence among tall grass grazers in an African savanna. *Oikos*, 121 : 891–898.
- MACARTHUR R, LEVINS R (1967), The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101 : 377–385.
- MACARTHUR R, GEIST V, JOHNSTON R (1982), Cardiac and behavioral responses of mountain sheep to human disturbance. *The Journal of Wildlife Management*, 46 : 351–358.
- MACARTHUR RH, PIANKA ER (1966), On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100 : 603–609.
- MACDONALD D, CRABTREE J, WIESINGER G, DAX T, STAMOU N, FLEURY P, GUTIERREZ LAZPITA J, GIBON A (2000), Agricultural abandonment in mountain areas of Europe : environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management*, 59 : 47–69.

- MAILLARD D, BASTIANELLI D, TRONCHOT M, BONNAL L, CUGNASSE JM, MARTY E, GAREL M (2005), Evaluation de l'utilisation de la spectroscopie dans le proche infrarouge (SPIR) pour l'estimation de l'évolution de la qualité du régime alimentaire du mouflon. Dans : *Rapport Scientifique de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage*, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, 49–52.
- MAILLARD D, GAILLARD JM, HEWISON AJM, P B, DUNCAN P, LOISON A, TOÏGO C, BAUBET E, BONENFANT C, GAREL M, SAINT-ANDRIEU C (2010), European ungulates and their management in the 21st century : Ungulates and their management in France. Dans : M Apollonio, R Andersen, R Putman (eds.), *European ungulates and their management in the 21st century*, Cambridge University press, Cambridge, UK, 441–474.
- MAIN MB, WECKERLY FW, BLEICH VC (1996), Sexual segregation in ungulates : new directions for research. *Journal of Mammalogy*, 77 : 449–461.
- MAISSELS FG (1988), *The Feeding Ecology of the Cyprus Mouflon Ovis orientalis Gmelin 1774, in the Paphos Forest, Cyprus*. Thèse de doctorat, University of Edinburgh, Scotland, UK.
- MALONEY SK, MOSS G, CARTMELL T, MITCHELL D (2005), Alteration in diel activity patterns as a thermoregulatory strategy in black wildebeest (*Connochaetes gnou*). *Journal of Comparative Physiology A*, 191 : 1055–1064.
- MANLY BFJ, MILLER P, COOK LM (1972), Analysis of a selective predation experiment. *The American Naturalist*, 106 : 719–736.
- MANLY BFJ, McDONALD LL, THOMAS DL, McDONALD TL, ERICKSON WP (2002), *Resource selection by animals : statistical design and analysis for field studies*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, The Netherlands.
- MARCHAND P, REDJADJ C, GAREL M, CUGNASSE JM, MAILLARD D, LOISON A (2013), Are mouflon (*Ovis gmelini musimon*) really grazers? A review of variation in the composition of their diet. *Mammal Review*, 43 : 275–291.
- MARTIN J, BASILLE M, VAN MOORTER B, KINDBERG J, ALLAINÉ D, SWENSON JE (2010), Coping with human disturbance : spatial and temporal tactics of the brown bear (*Ursus arctos*). *Canadian Journal of Zoology*, 88 : 875–883.
- MARTIN JGA, RÉALE D (2008), Animal temperament and human disturbance : implications for the response of wildlife to tourism. *Behavioural Processes*, 77 : 66–72.
- MARTINETTO K, CUGNASSE JM (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'Écologie*, 56 : 231–242.
- MARTINETTO K, CUGNASSE JM, 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.

- MARTÍNEZ M, RODRÍGUEZ-VIGAL C, JONES OR, COULSON T, SAN MIGUEL A (2005), Different hunting strategies select for different weights in red deer. *Biology Letters*, 1 : 353–356.
- MARTÍNEZ T, FANDOS P (1989), Solapamiento entre la dieta de la cabra montés (*Capra pyrenaica*) y la del muflón (*Ovis musimon*). *Acta Vertebrata*, 16 : 315–318.
- MARTÍNEZ MARTÍNEZ T (2002), Comparison and overlap of sympatric wild ungulate diet in Cazorla, Segura and Las Villas Natural Park. *Pirineos*, 157 : 103–116.
- MARTINS AG, NETTO NT, AULAGNIER S, BORGES A, DUBOIS M, VICENTE L, GERARD JF, MAUBLANC ML (2002), Population subdivision among mouflon sheep (*Ovis gmelini*) ewes and ranging behaviour of rams during the rut. *Journal of Zoology*, 258 : 27–37.
- MARZLUFF JM, KNICK ST, MILLSPAUGH JJ (2001), High-tech behavioral ecology : modeling the distribution of animal activities to better understand wildlife space use and resource selection. Dans : J Millspaugh, JM Marzluff (eds.), *Radio Tracking and Animal Populations*, Academic Press, San Diego, U.S.A., 309–326.
- MASSOL G (1991), *Le Mouflon – Quel avenir pour les grands mammifères sauvages de montagne face à des activités humaines croissantes ?* Imprimerie Maraval, Saint-Pons-de-Thommières, France.
- MATSON PA, PARTON WJ, POWER A, SWIFT M (1997), Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science*, 277 : 504–509.
- MAUBLANC ML, DUBOIS M, TEILLAUD P, CUGNASSE JM (1992), Effects of recreational and hunting activities on the mouflon (*Ovis ammon musimon*) population of Caroux-Espinouse. Dans : F Spitz, G Janeau, G Gonzalez, S Aulagnier (eds.), *Ongulés/Ungulates 91 - Human impact on ungulates*, S.F.E.P.M.-I.R.G.M., Paris-Toulouse, France, 2–6.
- MAUBLANC ML, DUBOIS M, BON R, LE PENDU Y (1994), Spatial organization of a corsican mouflon population *Ovis ammon musimon* determined by individual space use. Dans : *Proceedings of the XXI Congress of the International Union of Game Biologists*, Canadian Forest Service, 343–347.
- MAYOR SJ, SCHAEFER JA, SCHNEIDER DC, MAHONEY SP (2007), Spectrum of selection : new approaches to detecting the scale-dependent response to habitat. *Ecology*, 88 : 1634–1640.
- MAYOR SJ, SCHNEIDER DC, SCHAEFER JA, MAHONEY SP (2009), Habitat selection at multiple scales. *Ecoscience*, 16 : 238–247.
- MAYR E (1961), Cause and effect in biology. *Science*, 134 : 1501–1506.
- MCARTHUR C, SANSON GD, BEAL AM (1995), Salivary proline-rich proteins in mammals : roles in oral homeostasis and counteracting dietary tannin. *Journal of Chemical Ecology*, 21 : 663–691.

- McELLIOTT AG, GAMMELL MP, HARTY HC, PAINI DR, MURPHY DT, WALSH JT, HAYDEN TJ (2001), Sexual size dimorphism in fallow deer (*Dama dama*) : do larger, heavier males gain greater mating success? *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 49 : 266–272.
- McINNIS M, VAVRA M, KRUEGER W (1983), A comparison of four methods used to determine the diets of large herbivores. *Journal of Range Management*, 36 : 302–306.
- McLOUGHLIN PD, FERGUSON SH (2000), A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. *Ecoscience*, 7 : 123–130.
- McLOUGHLIN PD, CASE RL, GAU RJ, CLUFF DH, MULDER R, MESSIER F (2002), Hierarchical habitat selection by barren-ground grizzly bears in the central Canadian Arctic. *Oecologia*, 132 : 102–108.
- McLOUGHLIN PD, BOYCE MS, COULSON T, CLUTTON-BROCK T (2006), Lifetime reproductive success and density-dependent, multi-variable resource selection. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 273 : 1449–1454.
- McLOUGHLIN PD, GAILLARD JM, BOYCE MS, BONENFANT C, MESSIER F, DUNCAN P, DELORME D, VAN MOORTER B, SAÏD S, KLEIN F (2007), Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology*, 88 : 3192–3201.
- McLOUGHLIN PD, WAL EV, LOWE SJ, PATTERSON BR, MURRAY DL (2011), Seasonal shifts in habitat selection of a large herbivore and the influence of human activity. *Basic and Applied Ecology*.
- McMAHON TE, MATTER WJ (2006), Linking habitat selection, emigration and population dynamics of freshwater fishes : a synthesis of ideas and approaches. *Ecology of Freshwater Fish*, 15 : 200–210.
- McSHEA WJ, UNDERWOOD HB, RAPPOLE J (eds.) (1997), *The science of overabundance – Deer ecology and population management*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.
- MEEHL GA, TEBALDI C (2004), More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, 305 : 994–997.
- MENDOZA M, JANIS C, PALMQVIST P (2002), Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates : a multivariate approach. *Journal of Zoology*, 258 : 223–246.
- MICHELENA P, JEANSON R, DENEUBOURG JL, SIBBALD AM (2010), Personality and collective decision-making in foraging herbivores. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 277 : 1093–1099.
- MILLER SG, KNIGHT RL, MILLER CK (2001), Wildlife responses to pedestrians and dogs. *Wildlife Society Bulletin*, 29 : 124–132.

- MILLSPAUGH JJ, NIELSON RM, McDONALD L, MARZLUFF JM, GITZEN RA, RITTENHOUSE CD, HUBBARD MW, SHERRIFF SL (2006), Analysis of Resource Selection Using Utilization Distributions. *The Journal of Wildlife Management*, 70 : 384–395.
- MILNER JM, NILSEN EB, ANDREASSEN HP (2006), Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores. *Conservation Biology*, 21 : 36–47.
- MILNER-GULLAND EJ, BENNETT EL (2003), Wild meat : the bigger picture. *Trends in Ecology & Evolution*, 18 : 351–357.
- MIQUELLE DG, PEEK JM, VAN BALLEMBERGHE V (1992), Sexual segregation in Alaskan moose. *Wildlife Monographs*, 122 : 3–57.
- MIRANDA M, SICILIA M, BARTOLOMÉ J, MOLINA-ALCAIDE E, GÁLVEZ-BRAVO L, CASSINELLO J (2012), Contrasting feeding patterns of native red deer and two exotic ungulates in a Mediterranean ecosystem. *Wildlife Research*, 39 : 171–182.
- MITCHELL SC (2005), How useful is the concept of habitat?—A critique. *Oikos*, 110 : 634–638.
- MONCORPS S, BOUSSES P, REALE D, CHAPUIS JL (1997), Diurnal time budget of the mouflon (*Ovis musimon*) on the Kerguelen archipelago : influence of food resources, age, and sex. *Canadian Journal of Zoology*, 75 : 1828–1834.
- MORALES JM, HAYDON DT, FRAIR J, HOLSINGER KE, FRYXELL JM (2004), Extracting more out of relocation data : building movement models as mixtures of random walks. *Ecology*, 85 : 2436–2445.
- MORALES JM, MOORCROFT PR, MATTHIOPOULOS J, FRAIR JL, KIE JG, POWELL RA, MERRILL EH, HAYDON DT (2010), Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365 : 2289–2301.
- MOREIRA F, RUSSO D (2007), Modelling the impact of agricultural abandonment and wildfires on vertebrate diversity in Mediterranean Europe. *Landscape Ecology*, 22 : 1461–1476.
- MORELLET N, GAILLARD JM, HEWISON AJM, BALLON P, BOSCARDIN Y, DUNCAN P, KLEIN F, MAILLARD D (2007), Indicators of ecological change : new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 44 : 634–643.
- MORELLET N, VAN MOORTER B, CARGNELUTTI B, ANGIBAULT JM, LOURTET B, MERLET J, LADET S, HEWISON AJM (2011), Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales. *Landscape Ecology*, 26 : 999–1010.
- MORISON JIL, MORECROFT MD (eds.) (2006), *Plant Growth and Climate Change*. Blackwell Publishing, Oxford, U.K.
- MORRIS DW (1987), Ecological scale and habitat use. *Ecology*, 68 : 362–369.

- MORRIS DW (2003), Toward an ecological synthesis : a case for habitat selection. *Oecologia*, 136 : 1–13.
- MORRISON ML (2001), A proposed research emphasis to overcome the limits of wildlife-habitat relationship studies. *The Journal of Wildlife Management*, 65 : 613–623.
- MOSSER A, FRYXELL JM, EBERLY L, PACKER C (2009), Serengeti real estate : density vs. fitness-based indicators of lion habitat quality. *Ecology Letters*, 12 : 1050–1060.
- MOTTL S (1960), *Mufloní zvěř*, *Biologie a chov*. Statni Zemědělské Nakladatelství, Prague, The Czech Republic.
- MUHLY T, SEMENIUK C, MASSOLO A, HICKMAN L, MUSIANI M (2011), Human activity helps prey win the predator-prey space race. *PloS One*, 6 : e17050.
- MYERS RA, WORM B (2003), Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, 423 : 280–283.
- MYSTERUD A (1998), The relative roles of body size and feeding type on activity time of temperate ruminants. *Oecologia*, 113 : 442–446.
- MYSTERUD A, IMS RA (1998), Functional responses in habitat use : availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology*, 79 : 1435–1441.
- MYSTERUD A, OSTBYE E (1999), Cover as a habitat element for temperate ungulates. *Wildlife Society Bulletin*, 272 : 385–394.
- MYSTERUD A, SÆTHER BE (2011), Climate change and implications for the future distribution and management of ungulates in Europe. Dans : R Putman, M Apollonio, R Andersen (eds.), *Ungulate management in Europe : problems and practices*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 349–375.
- MYSTERUD A, LARSEN PK, IMS RA, OSTBYE E (1999), Habitat selection by roe deer and sheep : does habitat ranking reflect resource availability? *Canadian Journal of Zoology*, 77 : 776–783.
- MYSTERUD A, LANGVATN R, YOCCOZ NG (2001), 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, LANGVATN R, YOCCOZ NG, STENSETH NC (2002), Large-scale habitat variability, delayed density effects and red deer populations in Norway. *Journal of Animal Ecology*, 71 : 569–580.
- MYSTERUD A, LANGVATN R, STENSETH NC (2004), Patterns of reproductive effort in male ungulates. *Journal of Zoology*, 264 : 209–215.
- NATHAN R, GETZ WM, REVILLA E, HOLYOAK M, KADMON R, SALTZ D, SMOUSE PE (2008), A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 : 19052–19059.

- NAYLOR LM, WISDOM MJ, ANTHONY RG (2009), Behavioral responses of North American elk to recreational activity. *The Journal of Wildlife Management*, 73 : 328–338.
- NEGRO M (2011), Réintroduction du cerf : le projet divise le département. *Le Progrès*, 31/08/2011 : disponible en ligne.
- NEUMANN W, ERICSSON G, DETTKI H (2010), Does off-trail backcountry skiing disturb moose? *European Journal of Wildlife Research*, 56 : 513–518.
- NILSEN EB, LINNELL JDC, ANDERSEN R (2004), Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Animal Ecology*, 73 : 44–50.
- NYGRÉN KFA, LECHNER-DOLL M, HOFMANN RR (2001), Influence of papillae on post-ruminal regulation of ingesta passage in moose (*Alces alces* L.). *Journal of Zoology*, 254 : 375–380.
- ODUM EP, BARRETT GW (1971), *Fundamentals of ecology*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, USA.
- OFFICE NATIONAL DE LA CHASSE ET DE LA FAUNE SAUVAGE, OBSERVATOIRE GRANDE FAUNE ET HABITATS (2013), Tableau de bord « Ongulés-Environnement » - Hautes-Bauges 2003-2011. Rapport technique, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage and Observatoire Grande Faune et Habitats.
- OFTEDAL O (1985), Pregnancy and lactation. Dans : *Bioenergetics of wild herbivores*, CRD Press, Florida, USA., 215–238.
- O’GARA B (1994), Report to trustees of the Damon estate concerning mouflon on the Kahuku ranch. Rapport technique, Manuscript at the Kenneth Ross Toole Archives, Mansfield Library, University of Montana, Missoula, Montana, USA.
- OHASHI H, SAITO M, HORIE R, TSUNODA H, NOBA H, ISHII H, KUWABARA T, HIROSHIGE Y, KOIKE S, HOSHINO Y, HIROTO T, KAJI K (2013), Differences in the activity pattern of the wild boar *Sus scrofa* related to human disturbance. *European Journal of Wildlife Research*, 59 : 167–177.
- OLDEN JD, SCHOOLEY RL, MONROE JB, POFF NL (2004), Context-dependent perceptual ranges and their relevance to animal movements in landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 73 : 1190–1194.
- ONDERSCHEKA K, JORDAN H (1974), Einfluss der Jahreszeit, des Biotops und der Äsungskonkurrenz auf die botanische Zusammensetzung des Panseninhaltes beim Gams-, Reh-, Muffel- und Rotwild. *Die Bodenkultur*, 27 : 202–217.
- ORIANI GH, WITTENBERGER JF (1991), Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist*, 137 (supplement) : S29–S49.
- OWEN-SMITH N (1998), How high ambient temperature affects the daily activity and foraging time of a subtropical ungulate, the greater kudu (*Tragelaphus strepsiceros*). *Journal of Zoology*, 246 : 183–192.

- OWEN-SMITH N, FRYXELL JM, MERRILL EH (2010), Foraging theory upscaled : the behavioural ecology of herbivore movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365 : 2267–2278.
- OWEN-SMITH N, GOODALL V, FATTI P (2012), Applying mixture models to derive activity states of large herbivores from movement rates obtained using GPS telemetry. *Wildlife Research*, 39 : 452–462.
- ÖZÜT D (2009), *Évaluation du processus d'adaptation d'une population ré-introduite de mouflon (Ovis gmelinii anatolica) par l'étude de sa démographie et de son écologie spatiale*. Thèse de doctorat, Université Toulouse 3 - Paul Sabatier, France.
- PAGON N, GRIGNOLIO S, PIPIA A, BONGI P, BERTOLUCCI C, APOLLONIO M (2013), Seasonal variation of activity patterns in roe deer in a temperate forested area. *Chronobiology International*, 30 : 772–785.
- PAINE RT (1980), Food webs : linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49 : 667–685.
- PALUMBI SR (2001), Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science*, 293 : 1786–1790.
- PARC NATUREL RÉGIONAL DU MASSIF DES BAUGES (2004), Atlas diagnostic réalisé dans le cadre de la révision de la charte. Rapport technique, Parc Naturel Régional du massif des Bauges.
- PARKER GA, MAYNARD SMITH J (1990), Optimality theory in evolutionary biology. *Nature*, 348 : 27–33.
- PARKER GA, SUTHERLAND WJ (1986), Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability : phenotype-limited ideal free models. *Animal Behaviour*, 34 : 1222–1242.
- PARKER GA, BAKER R, SMITH V (1972), The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology*, 36 : 529–553.
- PARMESAN C (2006), Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37 : 637–669.
- PAUDEL PK, KINDLMANN P (2011), Human disturbance is a major determinant of wildlife distribution in Himalayan midhill landscapes of Nepal. *Animal Conservation*, 15 : 283–293.
- PAUTHENET Y (1988), *Approche de la Stratégie Alimentaire des Ongulés en estive (Vercors) - Apports de la Méthode d'Analyse Micrographique des Fécès*. Thèse de doctorat, Université Joseph Fourier Grenoble 1, France.
- PEDROSA S, UZUN M, ARRANZ JJ, GUTIÉRREZ-GIL B, SAN PRIMITIVO F, BAYÓN Y (2005), Evidence of three maternal lineages in near eastern sheep supporting multiple domestication events. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 272 : 2211–2217.

- PEEK J (1974), A review of moose food habits studies in North America. *Le Naturaliste Canadien*, 101 : 195–215.
- PELLERIN M, CALENGE C, SAÏD S, GAILLARD JM, FRITZ H, DUNCAN P, VAN LAERE G (2010), Habitat use by female western roe deer (*Capreolus capreolus*) : influence of resource availability on habitat selection in two contrasting years. *Canadian Journal of Zoology*, 88 : 1052–1062.
- PELLETIER F (2006), Effects of tourist activities on ungulate behaviour in a mountain protected area. *Journal of Mountain Ecology*, 8 : 15–19.
- PÉREZ-BARBERÌA F, GORDON I (1999), The relative roles of phylogeny, body size and feeding style on the activity time of temperate ruminants : a reanalysis. *Oecologia*, 120 : 193–197.
- PÉREZ-BARBERÌA FJ, GORDON IJ (1999), Body size dimorphism and sexual segregation in polygynous ungulates : an experimental test with Soay sheep. *Oecologia*, 120 : 258–267.
- PÉREZ-BARBERÌA FJ, GORDON IJ, ILLIUS AW (2001a), Phylogenetic analysis of stomach adaptation in digestive strategies in African ruminants. *Oecologia*, 129 : 498–508.
- PÉREZ-BARBERÌA FJ, GORDON IJ, NORES C (2001b), Evolutionary transitions among feeding styles and habitats in ungulates. *Evolutionary Ecology Research*, 3 : 221–230.
- PÉREZ-BARBERÌA FJ, ELSTON DA, GORDON IJ, ILLIUS AW (2004), The evolution of phylogenetic differences in the efficiency of digestion in ruminants. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 271 : 1081–1090.
- PÉREZ-BARBERÌA FJ, PÉREZ-FERNÁNDEZ E, ROBERTSON E, ALVAREZ-ENRIQUEZ B (2008), Does the Jarman–Bell principle at intra-specific level explain sexual segregation in polygynous ungulates ? Sex differences in forage digestibility in Soay sheep. *Oecologia*, 157 : 21–30.
- PETERS RH (1986), *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 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 JM, DUNCAN P, OUELLET JP, VAN LÈRE G (2001), Population density and small-scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia*, 128 : 400–405.
- PETTORELLI N, GAILLARD JM, VAN LÈRE G, DUNCAN P, KJELLANDER P, LIBERG O, DELORME D, MAILLARD D (2002), Variations in adult body mass in roe deer : the effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 269 : 747–753.

- PETTORELLI N, DRAY S, GAILLARD JM, CHESSEL D, DUNCAN P, ILLIUS A, GUILLON N, F K, VAN LÆRE G (2003a), Spatial variation in springtime food resources influences the winter body mass of roe deer fawns. *Oecologia*, 137 : 363–369.
- PETTORELLI N, GAILLARD JM, DUNCAN P, MAILLARD D, VAN LÆRE G, DELORME D (2003b), Age and density modify the effects of habitat quality on survival and movements of roe deer. *Ecology*, 12 : 3307–3316.
- PETTORELLI N, GAILLARD JM, YOCCOZ NG, DUNCAN P, MAILLARD D, DELORME D, VAN LAERE G, TOÏGO C (2005), 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.
- PFEFFER P (1967), Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782). *Mammalia*, 31 (suppl.) : 1–262.
- PFEFFER P, SETTIMO R (1973), Déplacements saisonniers et compétition vitale entre mouflons, chamois et bouquetins dans la réserve du Mercantour (Alpes-Maritimes). *Mammalia*, 37 : 203–219.
- PHILLIPS G, ALLDREDGE A (2000), Reproductive success of elk following disturbance by humans during calving season. *The Journal of Wildlife Management*, 64 : 521–530.
- PIERCE GJ, OLLASON JG (1987), Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* : 111–118.
- PIMM SL, ROSENZWEIG ML (1981), Competitors and habitat use. *Oikos*, 37 : 1–6.
- PINHEIRO JC, BATES DM (2000), *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer Verlag, New York, USA.
- PIPIA A (2008), *Social behaviour, response to environmental factors, and behavioural modifications of mothers in relation to lamb presence in a free-ranging mouflon (*Ovis orientalis musimon*) population in Sardinia*. Thèse de doctorat, University of Sassari, Italy.
- PIPIA A, CIUTI S, GRIGNOLIO S, LUCHETTI S, MADAU M RAND APOLLONIO (2008), Influence of sex, season, temperature and reproductive status on daily activity patterns in Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behaviour*, 145 : 1723–1745.
- PODGÓRSKI T, BAS G, JEDRZEJEWSKA B, SÖNNICHSEN L, SNIEZKO S, JEDRZEJEWSKI W, OKARMA H (2013), Spatiotemporal behavioral plasticity of wild boar (*Sus scrofa*) under contrasting conditions of human pressure : primeval forest and metropolitan area. *Journal of Mammalogy*, 94 : 109–119.
- POPLIN F (1979), Origine du mouflon de Corse dans une nouvelle perspective paléontologique : par marronnage. *Annales de Génétique et de Sélection animale*, 11 : 133–143.
- PORTER WP, KEARNEY M (2009), Size, shape, and the thermal niche of endotherms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 : 19666–19672.

- POST E, STENSETH NC (1999), Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology*, 80 : 1322–1339.
- PREISSER EL, BOLNICK DL (2008), The many faces of fear : comparing the pathways and impacts of nonconsumptive predator effects on prey populations. *PloS One*, 3 : e2465.
- PRINS HHT, FRITZ H (2008), Species diversity of browsing and grazing ungulates : consequences for the structure and abundance of secondary production. Dans : IJ Gordon, HHT Prins (eds.), *The Ecology of Browsing and Grazing*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 179–200.
- PROAKTOR G, COULSON T, MILNER-GULLAND EJ (2007), Evolutionary responses to harvesting in ungulates. *Journal of Animal Ecology*, 76 : 669–678.
- PULLIAM HR (1973), On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, 38 : 419–422.
- PULLIAM HR (1988), Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132 : 652–661.
- PULLIAM HR (2000), On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3 : 349–361.
- PULLIAM HR, DANIELSON BJ (1991), Sources, sinks, and habitat selection : a landscape perspective on population dynamics. *The American Naturalist*, 137 : 50–66.
- PUTMAN R, APPOLLONIO M, ANDERSEN R (eds.) (2011), *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*. Cambridge University Press, New York, USA.
- PYKE GH, PULLIAM HR, CHARNOV EL (1977), Optimal foraging : a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, 52 : 137–154.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2013), *R : a language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- RACHLOW JL, BOWYER RT (1998), Habitat selection by Dall's sheep (*Ovis dalli*) : maternal trade-offs. *Journal of Zoology*, 245 : 457–465.
- RALLS K (1977), Sexual dimorphism in mammals : avian models and unanswered questions. *The American Naturalist*, 111 : 917–938.
- RAMEAU JC, MANSION D, DUMÉ G (1993), *Flore forestière française - Guide écologique illustré*. Institut pour le développement forestier, Paris, France.
- RÉALE D, GALLANT BY, LEBLANC M, FESTA-BIANCHET M (2000), Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour*, 60 : 589–597.
- RÉALE D, READER SM, SOL D, MCDUGALL PT, DINGEMANSE NJ (2007), Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82 : 291–318.

- REDJADJ C (2010), *Etude inter- et intra-spécifique des variations spatio-temporelles de l'utilisation des ressources alimentaires au sein d'une communauté de grands herbivores de montagne*. Thèse de doctorat, Université de Savoie, France.
- REDJADJ C, DARMON G, MAILLARD D, CHEVRIER T, BASTIANELLI D, VERHEYDEN H, LOISON A, SAID S (2013), Intra- and interspecific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. *PloS One* : accepté.
- REIMOSER F, PUTMAN R (2011), Impacts of wild ungulates on vegetation : costs and benefits. Dans : *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*, chapitre Impacts of wild ungulates on vegetation : costs and benefits, Cambridge University Press, New York, USA, 144–191.
- REJMANEK M, JENIK J (1975), Niche, habitat, and related ecological concepts. *Acta Biotheoretica*, 24 : 100–107.
- RÉSEAU ONGULÉS SAUVAGES (2012), Tableau de chasse Ongulés sauvages - Saison 2011-2012. *Faune Sauvage*, 296 : Supplément I–VIII.
- RETTIE WJ, MESSIER F (2000), Hierarchical habitat selection by woodland caribou : its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23 : 466–478.
- REYNOLDS PC, BRAITHWAITE D (2001), Towards a conceptual framework for wildlife tourism. *Tourism Management*, 22 : 31–42.
- REZAEI H (2007), *Phylogénie moléculaire du genre Ovis (Mouton et Mouflons) - Implications pour la conservation du genre et pour l'origine de l'espèce domestique*. Thèse de doctorat, Université Joseph Fourier Grenoble 1, France.
- REZAEI HR, NADERI S, CHINTAUAN-MARQUIER IC, TABERLET P, VIRK AT, NAGHASH HR, RIOUX D, KABOLI M, POMPANON F (2010), Evolution and taxonomy of the wild species of the genus *Ovis* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54 : 315–326.
- RIDDINGTON R, HASSALL M, LANE SJ, TURNER PA, WALTERS R (1996), The impact of disturbance on the behaviour and energy budgets of Brent Geese *Branta b. bernicla*. *Bird Study*, 43 : 269–279.
- RIEU L (2007), LIFE NATURE Conservation et extension des populations de mouflons corses en Corse - Projet LIFE03NAT/F/000099 (2003-2007). Rapport technique, Parc Naturel Régional de Corse.
- RIGAUD P (1985), *Le mouflon dans le massif du Sancy*. Thèse de doctorat, Ecole Nationale Vétérinaire, Lyon, France.
- RIGGS RA, PEEK JM (1980), Mountain sheep habitat-use patterns related to post-fire succession. *The Journal of Wildlife Management*, 44 : 933–938.
- RISENHOOVER K, BAILEY J, WAKELYN L (1988), Assessing the Rocky Mountain bighorn sheep management problem. *Wildlife Society Bulletin*, 16 : 346–352.

- RISENHOOVER KL, BAILEY JA (1985), Foraging ecology of mountain sheep : implications for habitat management. *The Journal of Wildlife Management*, 49 : 797–804.
- ROBERT P, ESCOUFIER Y (1976), A unifying tool for linear multivariate statistical methods : the RV- coefficient. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, 25 : 257–265.
- RODRÍGUEZ JL, RODRÍGUEZ JC, RAMOS MT (1988), Autumn diet selectivity of the Corsica mouflon (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782) on Tenerife (Canary Islands). *Mammalia*, 4 : 476–481.
- RODRIGUEZ BERROCAL J, MOLERA APARICIO M (1985), Aprovechamiento de recursos alimentarios naturales : 1 : Contribucion al estudio de la dieta del gamo (*Dama dama*) y del muflon (*Ovis ammon musimum*) en el area ecologica de la Sierra de Cazorla. *Archivos de Zootecnica*, 34 : 3–25.
- RODRÍGUEZ LUENGO JL, PIÑERO JC (1991), Autumn diet of the Corsica mouflon *Ovis ammon musimon* Shreber 1782 on Tenerife, Canary Islands. Dans : B Bobek, K Perzanowski, R WL (eds.), *Global trends in wildlife management : transactions of the 18th International Union of Game Biologists Congress, Jagiellonian University, Kraków, Poland, August 1987*, Świat Press, Krakow-Warszawa, Poland, 137–140.
- RODRÍGUEZ PIÑERO JC, RODRÍGUEZ LUENGO J, DOMINGUEZ CASANOVA F (1987), Datos sobre la alimentación del muflón de Córcega (*Ovis ammon musimon*)(bovidae) en Tenerife, Islas Canarias. *Vieraea*, 17 : 11–18.
- ROEVER CL, BOYCE MS, STENHOUSE GB (2010), Grizzly bear movements relative to roads : application of step selection functions. *Ecography*, 33 : 1113–1122.
- ROGALA J, HEBBLEWHITE M, WHITTINGTON J, WHITE C, COLESHILL J, MUSIANI M (2011), Human activity differentially redistributes large mammals in the Canadian Rockies National Parks. *Ecology and Society*, 16 : 16.
- ROPERT-COUDERT Y, WILSON RP (2005), Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3 : 437–444.
- ROSENZWEIG ML (1981), A theory of habitat selection. *Ecology*, 62 : 327–335.
- RUBIN ES, BLEICH VC (2006), Sexual segregation : a necessary consideration in wildlife conservation. Dans : K Ruckstuhl, P Neuhaus (eds.), *Sexual segregation in vertebrates - Ecology of the two sexes*, Cambridge University Press, Cambridge, UK., 379–391.
- RUCKSTUHL K, NEUHAUS P (2002), Sexual segregation in ungulates : a comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews*, 77 : 77–96.
- RUCKSTUHL KE (1998), Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour*, 56 : 99–106.
- RUCKSTUHL KE (2007), Sexual segregation in vertebrates : proximate and ultimate causes. *Integrative and Comparative Biology*, 47 : 245–257.

- RUCKSTUHL KE, FESTA-BIANCHET M (1998), Do reproductive status and lamb gender affect the foraging behavior of bighorn ewes? *Ethology*, 104 : 941–954.
- RUCKSTUHL KE, NEUHAUS P (2000), Sexual segregation in ungulates : a new approach. *Behaviour*, 137 : 361–377.
- RUCKSTUHL KE, NEUHAUS P (eds.) (2006), *Sexual segregation in vertebrates - Ecology of the two sexes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- RÜTTIMANN S, GIACOMETTI M, MCELLIGOTT AG (2008), Effect of domestic sheep on chamois activity, distribution and abundance on sub-alpine pastures. *European Journal of Wildlife Research*, 54 : 110–116.
- RUTZ C, HAYS GC (2009), New frontiers in biologging science. *Biology letters*, 5 : 289–292.
- SABADOS K, MANICA M (1977), Potrava muflónskej zveri v mimovegetačnom obdobi Slovensku. *Folia Venatoria*, 7 : 81–93.
- SÆTHER BE (1997), Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores : a search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 12 : 143–149.
- SÆTHER BE, SUTHERLAND WJ, ENGEN S (2004), Climate influences on avian population dynamics. *Advances in Ecological Research*, 35 : 185–209.
- SÁEZ-ROYUELA C, TELLERIA JL (1986), The increased population of the wild boar (*Sus scrofa* L.) in Europe. *Mammal Review*, 16 : 97–101.
- SAÏD S, TOLON V, BRANDT S, BAUBET E (2012), Sex effect on habitat selection in response to hunting disturbance : the study of wild boar. *European Journal of Wildlife Research*, 58 : 107–115.
- SANTIN-JANIN H, GAREL M, CHAPUIS JL, PONTIER D (2009), Assessing the performance of NDVI as a proxy for plant biomass using non-linear models : a case study on the Kerguelen archipelago. *Polar Biology*, 32 : 861–871.
- SAPPINGTON JM, LONGSHORE KM, THOMPSON DB (2007), Quantifying landscape ruggedness for animal habitat analysis : a case study using bighorn sheep in the Mojave desert. *The Journal of Wildlife Management*, 71 : 1419–1426.
- SCHAEFER JA, MAYOR SJ (2007), Geostatistics reveal the scale of habitat selection. *Ecological Modelling*, 209 : 401–406.
- SCHAEFER JA, MORELLET N, PÉPIN D, VERHEYDEN H (2008), The spatial scale of habitat selection by red deer. *Canadian Journal of Zoology*, 86 : 1337–1345.
- SCHICK RS, LOARIE SR, COLCHERO F, BEST BD, BOUSTANY A, CONDE DA, HALPIN PN, JOPPA LN, MCCLELLAN CM, CLARK JS (2008), Understanding movement data and movement processes : current and emerging directions. *Ecology Letters*, 11 : 1338–1350.

- SCHLAEPFER MA, RUNGE MC, SHERMAN PW (2002), Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, 17 : 474–480.
- SCHMITZ OJ (1991), Thermal constraints and optimization of winter feeding and habitat choice in white-tailed deer. *Ecography*, 14 : 104–111.
- SCHMITZ OJ, HAMBÄCK PA, BECKERMAN AP (2000), Trophic cascades in terrestrial systems : a review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist*, 155 : 141–153.
- SCHOENER TW (1971), Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2 : 369–404.
- SCHWARTZ CC (1992), Physiological and nutritional adaptations of moose to northern environments. *Alces*, Supplement 1 : 139–155.
- SEARLE KR, THOMPSON HOBBS N, SHIPLEY LA (2005), Should I stay or should I go? Patch departure decisions by herbivores at multiple scales. *Oikos*, 111 : 417–424.
- SEEBENS H, GASTNER MT, BLASIUS B (2013), The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecology Letters*, 16 : 782–790.
- SEIP DR, BUNNELL FL (1985), Nutrition of Stone's sheep on burned and unburned ranges. *The Journal of Wildlife Management* : 397–405.
- SENFT RL, COUGHENOUR MB, BAILEY DW, RITTENHOUSE LR, SALA OE, SWIFT DM (1987), Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*, 37 : 789–799.
- SHACKLETON DM, IUCN/SSC CAPRINAE SPECIALIST GROUP (1997), *Wild sheep and goats and their relatives : status survey and conservation action plan for Caprinae*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- SHACKLETON DM, LOVARI S (1997), Conservation of Eurasian wild sheep – An overview. Dans : *Proceedings of the Second International Symposium on Mediterranean Mouflon, Cyprus*, 20–36.
- SHERIFF MJ, KREBS CJ, BOONSTRA R (2010), The ghosts of predators past : population cycles and the role of maternal programming under fluctuating predation risk. *Ecology*, 91 : 2983–2994.
- SHINE R (1989), Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism : a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, 64 : 419–461.
- SHIPLEY LA (1999), Grazers and browsers : how digestive morphology affects diet selection. Dans : *Grazing Behavior of Livestock and Wildlife*, 20–27.
- SHIVELY KJ, ALLDREDGE AW, PHILLIPS GE (2005), Elk reproductive response to removal of calving season disturbance by humans. *Journal of Wildlife Management*, 69 : 1073–1080.

- SHORT HL (1963), Rumen fermentations and energy relationships in white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management* : 184–195.
- SHRESTHA AK, VAN WIEREN SE, VAN LANGEVELDE F, FULLER A, HETEM RS, MEYER L, DE BIE S, PRINS HHT (2013), Larger antelopes are sensitive to heat stress throughout all seasons but smaller antelopes only during summer in an African semi-arid environment. *International Journal of Biometeorology* : in press.
- SIBBALD AM, HOOPER RJ, MCLEOD JE, GORDON IJ (2011), Responses of red deer (*Cervus elaphus*) to regular disturbance by hill walkers. *European Journal of Wildlife Research*, 57 : 817–825.
- SIH A (1980), Optimal behavior : can foragers balance two conflicting demands? *Science*, 210 : 1041–1043.
- SIH A, STAMPS J, YANG LH, MCELREATH R, RAMENOFSKY M (2010), Behavior as a key component of integrative biology in a human-altered world. *Integrative and Comparative Biology*, 50 : 934–944.
- SIH A, FERRARI MCO, HARRIS DJ (2011), Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, 4 : 367–387.
- SILANIKOVE N (2000), Effects of heat stress on the welfare of extensively managed domestic ruminants. *Livestock Production Science*, 67 : 1–18.
- SIMPSON VR (2002), Wild animals as reservoirs of infectious diseases in the UK. *The Veterinary Journal*, 163 : 128–146.
- SINCLAIR ARE, FRYXELL JM, CAUGHLEY G (2006), *Wildlife Ecology, Conservation, and Management*. Blackwell Publishing, Oxford, U.K.
- SINGH N, YOCCOZ N, LECOMTE N, CÔTÉ SD, FOX J (2010a), Scale and selection of habitat and resources : Tibetan argali (*Ovis ammon hodgsoni*) in high-altitude rangelands. *Canadian Journal of Zoology*, 88 : 436–447.
- SINGH NJ, BONENFANT C, YOCCOZ NG, CÔTÉ SD (2010b), Sexual segregation in Eurasian wild sheep. *Behavioral Ecology*, 21 : 410–418.
- SKOLVING H (1985), Traffic accidents with moose and roe deer in Sweden : report of research, development and measures. Dans : *Route et Faune Sauvage, Symposium, Conseil de l'Europe, 1985, Strasbourg, France*, 317–325.
- SLOBODKIN LB, SMITH FE, HAIRSTON NG (1967), Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature. *The American Naturalist*, 101 : 109–124.
- SMIT C, PUTMAN R (2011), Large herbivores as “environmental engineers”. Dans : R Putman, M Appolinio, R Andersen (eds.), *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*, Cambridge University Press, New York, USA, 376–395.
- SMITH TS, HARDIN PJ, FLINDERS JT (1999), Response of bighorn sheep to clear-cut logging and prescribed burning. *Wildlife Society Bulletin*, 27 : 840–845.

- SOLBERG EJ, SÆTHER BE (1999), Hunter observations of moose *Alces alces* as a management tool. *Wildlife Biology*, 5 : 107–117.
- SOLBERG EJ, SÆTHER BE, STRAND O, LOISON A (1999), Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. *Journal of Animal Ecology*, 68 : 186–204.
- SOLBERG EJ, LOISON A, GAILLARD JM, HEIM M (2004), Lasting effects of conditions at birth on moose body mass. *Ecography*, 27 : 677–687.
- SOULÉ ME, SIMBERLOFF D (1986), What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biological Conservation*, 35 : 19–40.
- SOURIE M (2004), *Impacts de la fermeture du milieu et des activités humaines sur la population de mouflons méditerranéens (Ovis gmelini musimon x ovis sp.) du massif du Caroux-Espinouse (Hérault)*. Master's thesis, Ecole Nationale d'Ingénieurs des Travaux Agricoles de Bordeaux, France.
- SPEAKMAN JR, KRÓL E (2010), Maximal heat dissipation capacity and hyperthermia risk : neglected key factors in the ecology of endotherms. *Journal of Animal Ecology*, 79 : 726–746.
- STAMPS J (1995), Motor learning and the value of familiar space. *The American Naturalist*, 146 : 41–58.
- STANKOWICH T (2008), Ungulate flight responses to human disturbance : A review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 141 : 2159 – 2173.
- STEINLEY D (2006), K-means clustering : A half-century synthesis. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology*, 59 : 1–34.
- STEPHENS DW, KREBS JR (1986), *Foraging theory*. Princeton University Press, U.S.A.
- STEWART K, FULBRIGHT T, DRAWE D, BOWYER R (2003), Sexual segregation in white-tailed deer : responses to habitat manipulations. *Wildlife Society Bulletin* : 1210–1217.
- STOCKWELL CA, BATEMAN GC, BERGER J (1991), Conflicts in national parks : a case study of helicopters and bighorn sheep time budgets at the Grand Canyon. *Biological Conservation*, 56 : 317–328.
- STORMS D, AUBRY P, HAMANN JL, SAÏD S, FRITZ H, SAINT-ANDRIEUX C, KLEIN F (2008), Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer *Cervus elaphus* and roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*, 14 : 237–250.
- STUBBE C (1971), Zur Ernährung des Muffelwildes – *Ovis ammon musimon* (Pallas, 1811) – in der Deutschen Demokratischen Republik. *Tagungs-berichte Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin*, 113 : 103–125.
- SUNDE P, OLESEN C, MADSEN T, HAUGAARD L (2009), Behavioural responses of GPS-collared female red deer *Cervus elaphus* to driven hunts. *Wildlife Biology*, 15 : 454–460.
- SUTHERLAND WJ (1996), *From individual behavior to population ecology*. Oxford University Press, Oxford, UK.

- SYMONDS MRE, MOUSSALLI A (2011), A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65 : 13–21.
- TAPIO M, MARZANOV N, OZEROV M, ČINKULOV M, GONZARENKO G, KISELYOVA T, MURAWSKI M, VIINALASS H, KANTANEN J (2006), Sheep mitochondrial DNA variation in European, Caucasian, and Central Asian areas. *Molecular Biology and Evolution*, 23 : 1776–1783.
- TAYLOR AR, KNIGHT RL (2003), Behavioral responses of wildlife to human activity : terminology and methods. *Wildlife Society Bulletin*, 31 : 1263–1271.
- TEILHARD DE CHARDIN P, PIVETEAU J (1930), Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie*, 19 : 1–134.
- TERRIEN J, PERRET M, AUJARD F (2010), Behavioral thermoregulation in mammals : a review. *Frontiers in Bioscience*, 16 : 1428–1444.
- THEISS-KRÄMER H (1983), Etho-ökologische Untersuchungen am Mufflon (*Ovis ammon musimon* Schreber 1782) unter Gatter- und Freilandbedingungen : Studien zum stoffwechselbedingten Verhalten und zum Sozialsystem an einer individualmarkierten Population. Dans : A für Wildbiologie und Jagdwissenschaft an der Justus Liebig-Universität Giessen (ed.), *Schriften des Arbeitskreises für Wildbiologie und Jagdwissenschaft, Justus Liebig-Universität Giessen*, Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, Germany, 1–155.
- THERNEAU T (2013), *A Package for Survival Analysis in S*. R package version 2.37-4.
- THIÉBAUT B (1971), La transition climatique dans le massif de l'Agoût. *Vie Milieu*, 22 : 167–200.
- THIELE E, PEUKERT R, PRIEN S (1989), Die Nahrungswahl des Muffelwildes im Einstandsgebiet Ostharz in Abhängigkeit von der Jahreszeit. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung*, 16 : 71–77.
- THOMAS CD, CAMERON A, GREEN RE, BAKKENES M, BEAUMONT LJ, COLLINGHAM YC, ERASMUS BFN, DE SIQUEIRA MF, GRAINGER A, HANNAH L, HUGHES L, HUNTLEY B, VAN JAARSVELD AS, MIDGLEY G, MILES L, ORTEGA-HUERTA MA, PETERSON AT, PHILLIPS OL, WILLIAMS SE (2004), Extinction risk from climate change. *Nature*, 427 : 145–148.
- THOMAS DL, TAYLOR EJ (1990), Study designs and tests for comparing resource use and availability. *The Journal of Wildlife Management*, 54 : 322–330.
- THOMAS DL, TAYLOR EJ (2006), Study Designs and tests for comparing resource use and availability II. *The Journal of Wildlife Management*, 70 : 324–336.
- THULLER W, BROENNIMANN O, HUGHES G, ALKEMADE JRM, MIDGLEY GF, CORSI F (2006), Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology*, 12 : 424–440.

- THURFJELL H, SPONG G, ERICSSON G (2013), Effects of hunting on wild boar *Sus scrofa* behaviour. *Wildlife Biology*, 19 : 87–93.
- TIBSHIRANI R, WALTHER G, HASTIE T (2001), Estimating the number of clusters in a data set via the gap statistic. *Journal of the Royal Statistical Society : Series B (Statistical Methodology)*, 63 : 411–423.
- TILMAN D (1982), *Resource Competition and Community Structure*. Number 17 dans Monographs in population biology, Princeton University Press, Princeton, USA.
- TINBERGEN N (1963), On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20 : 410–433.
- TITEUX N, DUFRENE M, RADOUX J, HIRZEL AH, DEFOURNY P (2007), Fitness-related parameters improve presence-only distribution modelling for conservation practice : the case of the red-backed shrike. *Biological Conservation*, 138 : 207–223.
- TIXIER H, DUNCAN P (1996), Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)*, 51 : 3–17.
- TODD JW (1972), A literature review on bighorn sheep food habits. Rapport technique Special Report 27, Colorado Division of Game, Fish and Parks and Cooperative Wildlife Research unit.
- TOÏGO C, SERVANTY S, GAILLARD JM, BRANDT S, BAUBET E (2008), Disentangling natural from hunting mortality in an intensively hunted wild boar population. *The Journal of Wildlife Management*, 72 : 1532–1539.
- TOKESHI M (1999), *Species coexistence : ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science, Malden, USA.
- TOLON V, DRAY S, LOISON A, ZEILEIS A, FISCHER C, BAUBET E (2009), Responding to spatial and temporal variations in predation risk : space use of a game species in a changing landscape of fear. *Canadian Journal of Zoology*, 87 : 1129–1137.
- TOMKIEWICZ SM, FULLER MR, KIE JG, BATES KK (2010), Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365 : 2163–2176.
- TRABALZA MARINUCCI M, CAPECCI A, RIGANELLI N, ACUTI G, ANTONINI C, OLIVIERI O (2005), Dietary preferences and ruminal protozoal populations in roe deer (*Capreolus capreolus*), fallow deer (*Dama dama*) and mouflon (*Ovis musimon*). *Italian Journal of Animal Science*, 4 : 401–403.
- TREGENZA T (1995), Building on the Ideal Free Distribution. *Advances in Ecological Research*, 26 : 253–307.
- TRIVERS RL (1972), Sexual selection and the descent of man. Dans : B Campbell (ed.), *Parental investment and sexual selection*, Aldine, Chicago, USA, 136–179.

- TRONCHOT M (2008), Cartographie des habitats du massif du Caroux-Espinouse (Hérault) à partir de photos aériennes de 2005. Rapport technique, Groupement d'Intérêt Environnemental et Cynégétique du Caroux-Espinouse – Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.
- TUOMAINEN U, CANDOLIN U (2011), Behavioural responses to human-induced environmental change. *Biological Reviews*, 86 : 640–657.
- TURCHIN P (1998), *Quantitative analysis of movement : measuring and modeling population redistribution in animals and plants*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- TÜRCKE F, SCHMINCKE S (1965), *Das Muffelwild – Naturgeschichte, Hege und Jagd*. Paul Parey, Hambourg, Allemagne.
- TWEEDIE MCK (1984), An index which distinguishes between some important exponential families. Dans : JK Ghosh, J Roy (eds.), *Statistics : Applications and New Directions - Proceedings of the Indian Statistical Institute Golden Jubilee International Conference*, 579–604.
- UDVARDY MFD (1959), Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. *Ecology* : 725–728.
- 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.
- UNGAR ED, HENKIN Z, GUTMAN M, DOLEV A, GENIZI A, GANSKOPP D (2005), Inference of animal activity from GPS collar data on free-ranging cattle. *Rangeland Ecology & Management*, 58 : 256–266.
- VALDEZ R, BATTEN J (1982), *The wild sheep of the world*. Wild Sheep & Goat Intl.
- VALEIX M, CHAMAILLÉ-JAMMES S, FRITZ H (2007), Interference competition and temporal niche shifts : elephants and herbivore communities at waterholes. *Oecologia*, 153 : 739–748.
- VALEIX M, LOVERIDGE AJ, CHAMAILLÉ-JAMMES S, DAVIDSON Z, MURINDAGOMO F, FRITZ H, MACDONALD DW (2009), Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions : spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology*, 90 : 23–30.
- VALENTINI A, MIQUEL C, NAWAZ MA, BELLEMAIN E, COISSAC E, POMPANON F, GIELLY L, CRUAUD C, NASCETTI G, WINCKER P, SWENSON JE, TABERLET P (2009a), New perspectives in diet analysis based on DNA barcoding and parallel pyrosequencing : the trnL approach. *Molecular Ecology Resources*, 9 : 51–60.
- VALENTINI A, POMPANON F, TABERLET P (2009b), DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology & Evolution*, 24 : 110–117.
- VAN BEEST FM, MILNER JM (2013), Behavioural responses to thermal conditions affect seasonal mass change in a heat-sensitive northern ungulate. *PloS One*, 8 : e65972.

- VAN BEEST FM, VAN MOORTER B, MILNER JM (2012), Temperature-mediated habitat use and selection by a heat-sensitive northern ungulate. *Animal Behaviour*, 84 : 723–735.
- VAN HORNE B (1983), Density as a misleading indicator of habitat quality. *The Journal of Wildlife Management*, 47 : 893–901.
- VAN MOORTER B, GAILLARD JM, MCLOUGHLIN PD, DELORME D, KLEIN F, BOYCE MS (2009a), Maternal and individual effects in selection of bed sites and their consequences for fawn survival at different spatial scales. *Oecologia*, 159 : 669–678.
- VAN MOORTER B, VISSCHER D, BENHAMOU S, BÖRGER L, BOYCE MS, GAILLARD JM (2009b), Memory keeps you at home : a mechanistic model for home range emergence. *Oikos*, 118 : 641–652.
- VAN MOORTER B, VISSCHER DR, JERDE CL, FRAIR JL, MERRILL EH (2010), Identifying movement states from location data using cluster analysis. *The Journal of Wildlife Management*, 74 : 588–594.
- VAN NOORDWIJK AJ, DE JONG G (1986), Acquisition and allocation of resources : their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist*, 128 : 137–142.
- VAN SOEST PJ (1994), *Nutritional ecology of the ruminant*. Cornell University Press, USA.
- VAN SOEST PJ (1996), Allometry and Ecology of Feeding Behavior and Digestive Capacity in Herbivores : a review. *Zoo Biology*, 15 : 455–479.
- VAN WIEREN SE (1996), *Digestive strategies in ruminants and nonruminants*. Thèse de doctorat, University of Wageningen, The Netherlands.
- VAN WINKLE W (1975), Comparison of several probabilistic home-range models. *The Journal of Wildlife Management*, 39 : 118–123.
- VAVRA M, RICE R, HANSEN R (1978), A comparison of esophageal fistula and fecal material to determine steer diets. *Journal of Range Management*, 31 : 11–13.
- VAVRA M, WILLIS MJ, SHEEHY DP (1999), Livestock-Big Game Relationships : Conflicts and Compatibilities. Dans : *Grazing Behavior of Livestock and Wildlife*, 130–136.
- VÁZQUEZ DP (2002), Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions*, 4 : 175–191.
- VENABLES W, RIPLEY B (2002), *Modern applied statistics with S*. Springer Verlag, New York, USA.
- VERA FWM, BAKKER ES, OLFF H (2006), Large herbivores : missing partners of western European light-demanding tree and shrub species? Dans : K Dannell, O Duncan, R Bergström, R Pastor (eds.), *Large herbivores ecology, ecosystem dynamics and conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, UK., 203–231.

- VESEY-FITZGERALD DF (1960), Grazing succession among East African game animals. *Journal of Mammalogy*, 41 : 161–172.
- VIGNE JD (1992), Zooarchaeology and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last ice age. *Mammal Review*, 22 : 87–96.
- VIGNON V, BARBARREAU H (2008), Collisions entre véhicules et ongulés sauvages : quel coût économique ? Une tentative d'évaluation. *Faune Sauvage*, 279 : 31–35.
- VINCENT C (2012), Face à l'invasion de sangliers, chasseurs et agriculteurs au défi de s'entendre. *Le Monde*, 01/12/2012 : disponible en ligne.
- VITOUSEK PM, MOONEY HA, LUBCHENCO J, MELILLO JM (1997), Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277 : 494–499.
- WAKELYN L (1987), Changing habitat conditions on bighorn sheep ranges in Colorado. *The Journal of Wildlife Management*, 51 : 904–912.
- WALTHER GR, POST E, CONVEY P, MENZEL A, PARMESAN C, BEEBEE TJC, FROMENTIN JM, HOEGH-GULDBERG O, BAIRLEIN F, ET AL. (2002), Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416 : 389–395.
- WARD P, ZAHAVI A (1973), The importance of certain assemblages of birds as "information-centres" for food-finding. *Ibis*, 115 : 517–534.
- WARD-FEAR G, BROWN GP, GREENLEES MJ, SHINE R (2009), Maladaptive traits in invasive species : in Australia, cane toads are more vulnerable to predatory ants than are native frogs. *Functional Ecology*, 23 : 559–568.
- WATSON A, STAINES BW (1978), Differences in the quality of wintering areas used by male and female red deer (*Cervus elaphus*) in Aberdeenshire. *Journal of Zoology*, 186 : 544–550.
- WEARMOUTH VJ, SIMS DW (2008), Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals : behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Advances in Marine Biology*, 54 : 107–170.
- WELADJI RB, KLEIN DR, HOLAND Ø, MYSTERUD A (2002), Comparative response of *Rangifer tarandus* and other northern ungulates to climatic variability. *Rangifer*, 22 : 33–50.
- WELLER KE (2001), The status of mouflon (*Ovis musimon*) in Europe. Dans : A Nahlik, W Uloth (eds.), *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon, Sopron, Hungary.*, 114–140.
- WESLEY RL, CIBILS AF, MULLINIKS JT, POLLAK ER, PETERSEN MK, FREDRICKSON EL (2012), An assessment of behavioural syndromes in rangeland-raised beef cattle. *Applied Animal Behaviour Science*, 139 : 183–194.
- WHITTAKER RH, LEVIN SA, ROOT RB (1973), Niche, habitat, and ecotope. *The American Naturalist*, 107 : 321–338.

- WIENS JA (1989a), *The ecology of bird communities : foundations and patterns*, volume 1. Press Syndicate of the University of Cambridge, Cambridge, UK.
- WIENS JA (1989b), Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3 : 385–397.
- WILCOVE DS (2008), *No way home – The decline of the world’s great animal migrations*. Island Press, Washington D.C., U.S.A.
- WILCOVE DS, WIKELSKI M (2008), Going, going, gone : is animal migration disappearing. *PloS One*, 6 : e188 (online).
- WILLIAMS BK, NICHOLS JD, CONROY MJ (2002a), *Analysis and Management of Animal Populations – Modeling, Estimation, and Decision Making*. Academic Press, San Diego, U.S.A.
- WILLIAMS ES, MILLER MW, KREEGER TJ, KAHN RH, THORNE ET (2002b), Chronic wasting disease of deer and elk : a review with recommendations for management. *The Journal of Wildlife Management* : 551–563.
- WILLIAMS GC (1966), Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack’s principle. *The American Naturalist*, 100 : 687–690.
- WILLIAMS R, LUSSEAU D, HAMMOND PS (2006), Estimating relative energetic costs of human disturbance to killer whales (*Orcinus orca*). *Biological Conservation*, 133 : 301–311.
- WILMSHURST JF, FRYXELL JM, COLUCCI PE (1999), What constrains daily intake in Thomson’s gazelles ? *Ecology*, 80 : 2338–2347.
- WILSON DS, CLARK AB, COLEMAN K, DEARSTYNE T (1994), Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 9 : 442–446.
- WILSON RR, GILBERT-NORTON L, GESE EM (2012), Beyond use versus availability : behaviour-explicit resource selection. *Wildlife Biology*, 18 : 424–430.
- WOLF M, WEISSING FJ (2012), Animal personalities : consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 27 : 452–461.
- WOOD SN (2006), *Generalized Additive Models : An Introduction with R*. Chapman & Hall / CRC Press, USA.
- WORTON BJ (1989), Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70 : 164–168.
- WRIGHT TF, EBERHARD JR, HOBSON EA, AVERY ML, RUSSELLO MA (2010), Behavioral flexibility and species invasions : the adaptive flexibility hypothesis. *Ethology, Ecology & Evolution*, 22 : 393–404.
- YDENBERG RC, DILL LM (1986), The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior*, 16 : 229–249.

- YOUNG TP, ISBELL LA (1991), Sex differences in giraffe feeding ecology : energetic and social constraints. *Ethology*, 87 : 79–89.
- ZANNÈSE A, MORELLET N, TARGHETTA C, COULON A, FUSER S, HEWISON AJM, RAMANZIN M (2006), Spatial structure of roe deer populations : towards defining management units at a landscape scale. *Journal of Applied Ecology*, 43 : 1087–1097.

Autres communications

□ Poster

- ⇒ DARMON G, LOISON A, BOURGOIN G, JULLIEN J-M, CALENGE C, **MARCHAND P**, GAREL M, LOPEZ J-F, DUBRAY D, MAILLARD D (2013) What mechanisms enable coexistence between native chamois and introduced mouflon in the northern French Alps? *Rupicapra symposium – Biology, Health, Monitoring and Management*. Bellver de Cerdanya, Espagne.

□ Articles de vulgarisation

- ⇒ **MARCHAND P**, GAREL M (2011) Le poids des mouflons varie dans l'espace. *Bulletin de l'Observatoire Grande Faune et Habitats*. 9 : 3-4.
- ⇒ **MARCHAND P**, GAREL M (2011) De beaux mouflons, certes ... mais où? Les mouflons du Caroux-Espinouse sur la balance. *Rapport technique du Groupement Environnemental et Cynégétique du Caroux-Espinouse*.

Résumé

S'appuyant sur l'exemple du mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. et sur plusieurs échelles spatio-temporelles, nous avons pour objectifs dans cette étude de mieux comprendre comment ces animaux modulent leurs comportements dans l'espace et/ou dans le temps face à l'hétérogénéité et la dynamique de leur environnement et de leurs propres besoins. Une revue du régime alimentaire du mouflon au sein de son aire de répartition mondiale nous a permis de vérifier l'importance des graminées chez cette espèce tout en révélant l'étendue des variations de son comportement alimentaire. Proposant une approche originale pour mesurer indirectement la qualité de son habitat, nous avons aussi évalué les conséquences de la répartition hétérogène de ces ressources alimentaires sur la masse corporelle des mâles de la population du massif du Caroux-Espinouse (Hérault). C'est à partir d'un suivi par colliers GPS dans cette population que nous avons ensuite mis en évidence une sélection de l'habitat nettement divergente entre les sexes au printemps et en été. Ce processus comportemental s'organise alors en une hiérarchie de décisions. Les choix des femelles sont d'abord largement dictés par les conditions qui devraient assurer la survie de leur progéniture, tandis que les mâles se concentrent sur les habitats offrant les meilleures conditions d'alimentation et une bonne protection thermique en été. A fine échelle, nos travaux montrent de nettes modulations de ces choix et des relations fortes entre comportements spatiaux et temporels chez ce ruminant, lui permettant de faire face au compromis nourriture/couverture. Nous nous sommes aussi intéressés de près à l'influence des activités humaines sur le comportement de cette espèce. Nous montrons que la chasse a des conséquences plus importantes que le tourisme, avec des réponses durant les périodes risquées mais aussi quand le risque est moindre à l'échelle journalière, et des effets y compris dans un espace protégé. Dans un contexte de changements globaux et de pressions anthropiques accrues, la mise en évidence de l'influence de l'hétérogénéité de l'habitat, du climat, des activités humaines et de leurs dynamiques respectives sur le comportement d'un grand herbivore devrait aider à mieux cerner les relations entre ces espèces et leurs habitats et à améliorer leur gestion.

Mots-clés : mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., sélection de l'habitat, activité, échelles spatio-temporelles, ségrégation sexuelle, dérangements humains, GPS, Caroux-Espinouse, coexistence, massif des Bauges, chamois *Rupicapra rupicapra*.

Abstract

Using Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. as a case study and based on several spatio-temporal scales, we aimed at better understanding how animals' choices change in space and/or time according to environmental heterogeneity and dynamics, and to own needs. A review on mouflon's diet across its range at the world level allowed us to confirm the importance of grass for this species, but also to reveal the wide variation in its foraging behaviour. Using an original approach allowing an indirect measure of habitat quality, we also evaluated the consequences of the heterogeneous distribution of foraging resources on the body mass of rams from the population of the Caroux-Espinouse massif (southern France). Based on data from a GPS monitoring in this population, we revealed sex-specific habitat selection during spring and summer. This behavioural process results from a hierarchy of decisions. Females' choices are mostly driven by the conditions that should ensure lamb survival, whereas males select the habitats providing the best foraging conditions and high thermal cover during summer. At fine scale, choices concurrently varied in space and time allowing this ruminant to cope with the food/cover trade-off. We also focused on the influence of human activities on the behaviour of this species. We showed that hunting had more marked consequences than tourism, with responses during both high and low-risk periods at the daily scale, and a spill-over effect in a protected area. In a context of global changes and increasing human pressures, revealing the influence of habitat heterogeneity, climate, human activities and of their relative dynamics on the behaviour of a large herbivore may help to better grasp the relationships between these species and their habitats and to improve their management.

Key-words: Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., habitat selection, activity, spatio-temporal scales, sexual segregation, human disturbance, GPS, Caroux-Espinouse, coexistence, Bauges massif, chamois *Rupicapra rupicapra*.