

Structure et dispersion des sous-populations dans deux populations de chamois

SUBPOPULATION STRUCTURE AND DISPERSAL IN TWO POPULATIONS OF CHAMOIS

ANNE LOISON, JEAN-MICHEL JULLIEN, AND PIERRE MENAUT

*Unité Mixte de Recherche, Centre National de la Recherche Scientifique 5558, Université Lyon I,
43 Boulevard du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne, cedex, France (AL)
Office National de la Chasse, Centre National d'Etudes et de Recherche Appliquée,
faune de montagne, 85 bis avenue de Wagram, F-75017 Paris, France (JMJ, PM)
Present address of AL: Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2,
N-7005 Trondheim, Norway*

Résumé

La subdivision d'une population en unités reproductrices et les taux d'échanges entre celles-ci peuvent influencer la dynamique des populations. Malheureusement, les unités de sous-population et les flux d'immigration et d'émigration sont difficiles à estimer en raison du manque de données sur le comportement spatial des individus. En étudiant deux populations de chamois (*Rupicapra*), 244 animaux marqués et un programme de surveillance de 10 ans, nous avons déterminé que les sous-populations étaient étroitement liées aux limites topographiques, dans lesquelles plus de 90% des femelles étaient philopatriques. Les mâles avaient une plus grande tendance à se disperser que les femelles, en particulier avant la reproduction, mais les femelles effectuaient davantage de mouvements exploratoires. Nous n'avons constaté aucune différence dans les taux de dispersion spécifiques au sexe entre les sites, malgré des différences de densité et de rapport des sexes. Le taux de dispersion relativement élevé des mâles et l'absence d'effet du rapport des sexes et de la densité sur les taux de dispersion confirment l'hypothèse de l'évitement de la consanguinité comme cause principale de la dispersion. Les taux élevés de mouvements exploratoires, en particulier chez les femelles, indiquent que la compétition locale pour les ressources au sein des groupes de femelles peut également jouer un rôle. Les schémas de dispersion doivent être expliqués dans le contexte de motivations potentiellement différentes entre les sexes, liées à la ségrégation sociale et spatiale. De plus, nous avançons l'argument d'un effet de la topographie, qui détermine les endroits où la dispersion est possible. En conséquence, la dispersion s'est produite sur un site présentant des connexions continues avec un habitat favorable. La colonisation de nouvelles zones à partir de réserves protégées est limitée par les faibles taux de dispersion des femelles et l'isolement croissant entre les zones favorables dans les montagnes. Les politiques de gestion et de conservation doivent tenir compte de ces aspects afin de prévoir la répartition des chamois à grande échelle et de faire face aux densités locales élevées résultant de la philopatrie des femelles.

Mots clés : *Rupicapra rupicapra*, *R. pyrenaica*, chamois, structure spatiale, philopatrie, dispersion, unités de sous-population, stabilité, France

INTRODUCTION

La dynamique des populations peut dépendre des taux d'immigration et d'émigration (Begon et al., 1986), mais elle peut également être influencée par la subdivision d'une population en unités présentant des caractéristiques démographiques différentes et des taux d'échange variables entre les unités (Hastings et Harrison, 1994 ; Lebreton et Gonzalez-Davilla, 1994). Peu d'études fournissent les données nécessaires sur les schémas spatiaux pour inclure ces variables dans les modèles de dynamique des populations (Ims et Yoccoz, 1997). Ce problème est particulièrement aigu lorsqu'il s'agit de grands mammifères, car il est difficile de marquer les individus et coûteux de mener des études à grande échelle et à long terme (Eberhardt, 1991 ; Ricklefs, 1990).

Pour définir la **structure spatiale** d'une population (Legay et Debouzie, 1985), il est nécessaire d'étudier les facteurs qui influencent l'utilisation de l'espace par les individus philopatrics (pour définir les sous-populations) et l'immigration et l'émigration. Ces deux aspects de l'utilisation de l'espace sont influencés par le sexe et l'âge des individus, la densité de population, le système social et les caractéristiques de l'habitat, telles que sa stabilité dans le temps (Brandt, 1993 ; Clutton-Brock et Albon, 1985 ; Cockburn, 1992). Il est difficile de contrôler la plupart de ces facteurs et leurs interactions dans les populations sauvages.

La recherche d'un contexte permettant d'analyser la distribution spatiale et les schémas de dispersion dans le temps est donc facilitée par l'étude de plusieurs populations dans des environnements contrastés. Des revues récentes sur la dispersion (Johnson et Gaines, 1990) et les **métapopulations** (Harrison et Hastings, 1996 ; Ims et Yoccoz, 1997) ont souligné le manque de données empiriques sur des individus marqués suivis pendant plusieurs années afin d'évaluer les effets respectifs de l'environnement, des caractéristiques de la population et des attributs de l'espèce sur l'interaction entre les modèles spatiaux et la dynamique des populations. Il existe actuellement un écart entre les modèles et les hypothèses et la quantité de données disponibles pour les tester.

Nous abordons le problème de la définition des unités de sous-population et de leur stabilité dans le temps dans deux populations de chamois (*Rupicapra rupicapra* et *Rupicapra pyrenaica*), en utilisant un grand nombre d'individus marqués suivis sur une période de 10 ans. La structure spatiale de l'habitat montagneux (due aux gradients d'exposition, de végétation et d'altitude) et les travaux antérieurs sur l'utilisation de l'espace par les chamois (Richard-Hansen, 1992) suggèrent que les populations de chamois pourraient être divisées en unités de sous-populations reconnaissables à l'aide de caractéristiques topographiques telles que les vallées, les crêtes, les bords ou les ruisseaux. Nous avons suivi les mouvements des individus marqués à l'intérieur et à l'extérieur de ces unités et hors des sites d'étude, ce qui nous a permis d'estimer la proportion d'individus philopatrics et dispersés. Parmi les premiers, nous avons également déterminé la proportion d'individus effectuant des mouvements exploratoires temporaires.

Comme nous avons étudié les schémas de déplacement des deux sexes et comparé deux sites d'étude différant par leur densité et leurs connexions avec d'autres massifs montagneux, nous avons évalué les **trois hypothèses** les plus courantes expliquant la dispersion (Dobson et Jones, 1985 ; Johnson et Gaines, 1990) : la compétition locale pour les ressources, la

compétition pour les partenaires et l'évitement de la consanguinité. Les prédictions issues de ces trois hypothèses (Tableau 1) s'appuient sur le fait que les chamois sont polygames (Lovari, 1984), qu'ils présentent une ségrégation sexuelle (Richard-Hansen, 1992) et que leur rapport de masculinité est biaisé en faveur des femelles (Loison, 1995). Les hypothèses de la compétition pour les partenaires et de l'évitement de la consanguinité prédisent que, dans un tel cas, les mâles se disperseraient plus souvent que les femelles, indépendamment de la densité de population ; l'hypothèse de la compétition locale pour les ressources prédit que les femelles devraient se disperser à un rythme plus élevé que les mâles, en particulier dans les zones à forte densité. Nous avons examiné si les schémas observés de dispersion et de philopatrie (en termes d'échelle spatiale, de densité, de sexe et d'âge) confirmaient ces prédictions. Enfin, nous discutons des implications de nos résultats dans le contexte de la dynamique des populations, de la gestion et de la conservation.

TABEAU 1. Prédications concernant les différences entre les sexes, l'âge au moment de la dispersion et les effets de la densité sur les sites, attendues selon les trois principales hypothèses sur le comportement de dispersion. Ces prédictions sont valables pour le chamois, qui est une espèce d'ongulés dimorphique avec un système d'accouplement polygyne, un rapport entre les sexes biaisé en faveur des femelles et une ségrégation sexuelle dans l'utilisation de l'espace et les habitudes sociales. « F > M » indique que l'on s'attend à ce que davantage de femelles (F) que de mâles (M) se dispersent, et « M > F » indique le contraire. La dispersion natale est définie comme la dispersion qui se produit avant la reproduction ; la dispersion reproductive se produit après que l'individu s'est reproduit

Hypothesis ^a	Sex difference	Age of dispersal	Density effect
Resource competition	Yes (F > M)	Natal + breeding	Yes, especially for females
Mate competition	Yes (M > F)	Natal + breeding	Depends on difference in sex-ratio
Inbreeding avoidance	Yes (M > F)	Natal	No

^a Reviewed in Dobson (1982), Moore and Ali (1984), and Johnson and Gaines (1990).

MATERIEL et METHODES

Sites d'étude et espèces

Les deux sites d'étude étaient des réserves nationales de chasse (« Les Bauges » dans les Alpes du Nord, 45°40'N, 6°13'E, et Orlu dans les Pyrénées, 42°35'N, 1°58'E) situées en France, où la chasse était réglementée (entre 10 et 20 chamois chassés chaque année). La réserve des Bauges s'étendait sur 5 170 ha et faisait partie d'un massif subalpin typique d'une superficie totale de 15 600 ha, séparé des autres massifs montagneux par de grandes vallées et le lac d'Annecy (Fig. 1a). L'altitude variait entre 700 et 2 200 m au-dessus du niveau moyen de la mer, environ 2% du site se situant à plus de 2 000 m. La moitié de la superficie était couverte de forêts. La limite forestière se situait à environ 1 500 m. Il n'y avait pas de moutons domestiques (*Ovis aries*). La réserve d'Orlu s'étendait sur 4 150 ha et faisait partie de la chaîne des Pyrénées (Fig. 1b). L'altitude variait entre 900 et 2 700 m au-dessus du niveau moyen de la mer, avec environ 55% du site à plus de 2 000 m d'altitude et environ 20% du site couvert de forêts. La limite forestière se situait à 1 800 m. Environ 2 500 à 3 000 moutons domestiques utilisaient le site de mi-juin à mi-septembre chaque année. La topographie et la possibilité pour les chamois de se déplacer en dehors des limites des zones protégées différaient d'un site à l'autre (Fig. 1a et 1b). Les Bauges étaient structurées autour de trois sommets séparés par des vallées escarpées et constituaient une unité géographique beaucoup plus isolée qu'Orlu, qui possédait une grande vallée non séparée des autres zones montagneuses adjacentes par des zones de plaine, des routes, des autoroutes ou des villes. Bien que nous ayons utilisé le même nom vernaculaire (chamois) pour les espèces des Pyrénées et des Alpes, *Rupicapra rupicapra* (chamois -Alpin) et *R. pyrenaica* (chamois des Pyrénées, ou isard) sont considérés comme deux espèces différentes depuis 1985 (Nascetti et al., 1985). Aucune différence claire n'a été signalée dans la biologie des populations ou le

comportement de ces deux espèces. La séparation géographique de ces deux espèces s'est produite au cours de la dernière glaciation (glaciation de Würm - Masini et Lovari, 1988), ce qui est assez récent pour une espèce dont la durée de génération est d'environ 6 ans (Loison, 1995). Par conséquent, nous ne pensons pas que la spéciation explique les différences dans les schémas spatiaux observés sur les deux sites étudiés. Dans nos analyses, nous avons examiné les effets des caractéristiques environnementales et démographiques sur les schémas spatiaux.

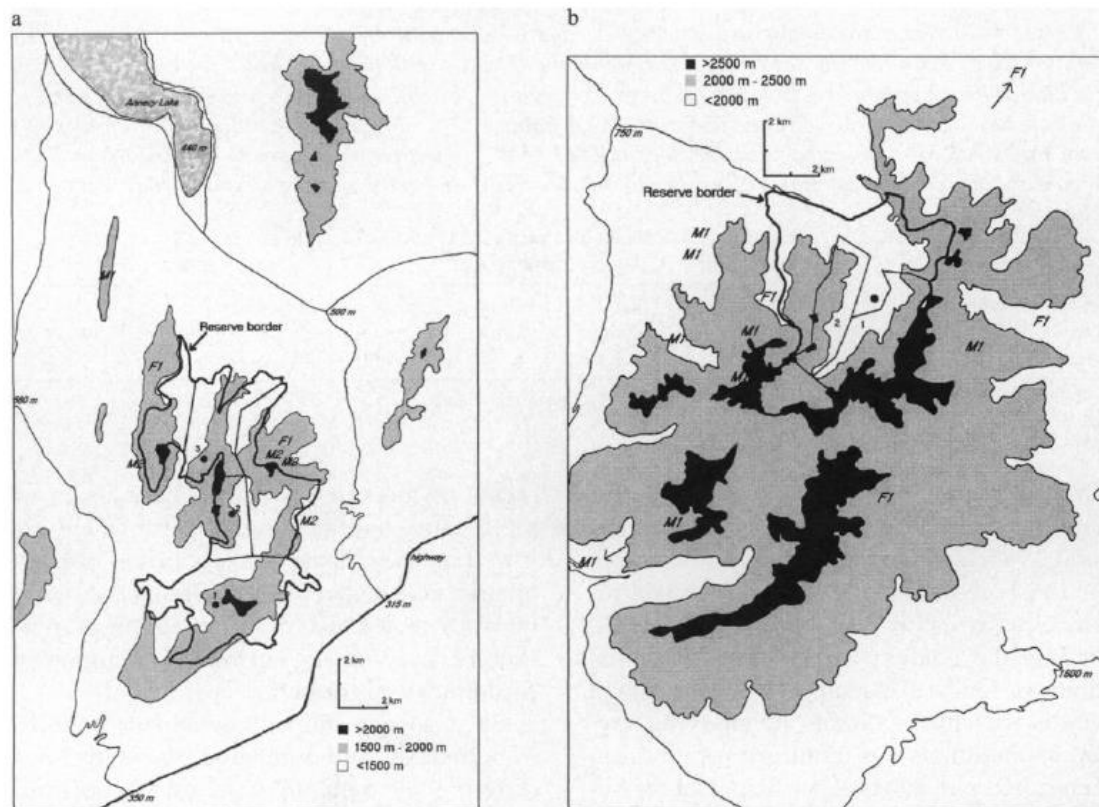


Fig. 1. Principales caractéristiques topographiques des deux zones d'étude : **a)** Les Bauges et **b)** Orlu. Les routes sont représentées par des lignes noires. Les limites des réserves sont indiquées par une ligne en gras. Les deux catégories d'altitude les plus élevées ont été représentées ; les limites de ces catégories sont fixées tous les 500 m d'altitude (Les Bauges, 1 500-2 000 m, > 2 000 m ; Orlu : 2 000-2 500 m, > 2 500 m. Les zones gris clair et gris foncé représentent l'habitat favorable aux chamois. Les emplacements des sites de piégeage sont indiqués par des cercles noirs. Les zones sont délimitées par des lignes droites et numérotées de 1 à 3 dans Les Bauges et de 1 à 2 à Orlu. Les individus qui se sont dispersés hors des réserves sont désignés par la lettre F pour les femelles et M pour les mâles. Les chiffres indiquent la zone d'origine (par exemple, M2 sur la carte des Bauges correspond à l'emplacement où un mâle de la zone 2 s'est dispersé).

Populations et captures

Dans les Bauges, la population était $\geq 1\,250$ chamois Alpins (Houssin et al., 1994), avec une densité minimale de 24 chamois/km². Soixante-six pour cent des femelles ont donné naissance à leur premier petit à l'âge de 2 ans, et le taux de reproduction après cet âge était de 95% (Houssin et al., 1993). Le taux de survie des adultes était de 96% pour les femelles en âge de procréer (4-8 ans, Loison et al., 1994). La population a augmenté d'environ 17% par an pendant notre étude (Loison, 1995). Deux cent quarante chamois des Bauges ont été marqués individuellement à l'aide de colliers colorés entre 1985 et 1994. Des cages-pièges appâtées avec du sel ont été utilisées pour capturer tous les individus. L'âge des adultes a été déterminé à partir des anneaux cornéens (Koubek et Hrabe, 1983 ; Schröder et Elsner-Schack, 1985).

Nous n'avons inclus dans l'analyse que les individus qui avaient été suivis pendant au moins deux ans et observés ≥ 5 fois (Fig. 2), mais nous avons également pris en compte les individus marqués qui ont été tués en dehors des limites de la réserve au cours de l'année suivant leur capture. Nous avons donc pris en compte 101 femelles et 36 mâles. L'âge moyen ($\pm$ SE) à la capture était de $6,1 \pm 2,5$ ans pour les femelles (fourchette = 0-10) et de $1,1 \pm 1,9$ ans pour les mâles (fourchette = 0-9). La durée moyenne ($\pm$ SE) du suivi était de $5,7 \pm 0,2$ ans pour les femelles et de $3,8 \pm 0,2$ ans pour les mâles (Fig. 2).

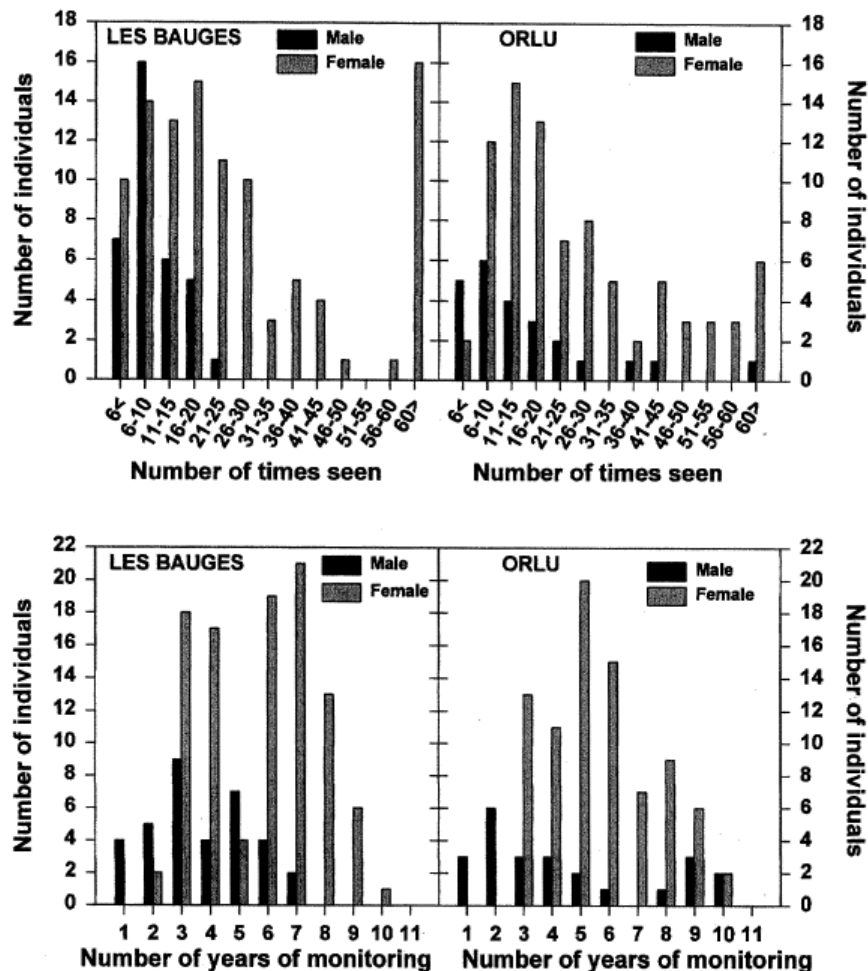


FIG. 2. Répartition du nombre de fois et du nombre d'années pendant lesquelles les individus étudiés par site et par sexe

À Orlu, la taille de la population était $\geq 1\,400$ individus (P. Menaut, in litt.), avec une densité minimale de 34 chamois/km² (la plus élevée enregistrée dans les Pyrénées - Pépin et al., 1996). Aucune femelle n'a donné naissance à un petit à l'âge de 2 ans et le taux de reproduction des femelles plus âgées était de 89% (Loison, 1995). Le taux de survie était de 94% pour les femelles adultes en âge de procréer (Loison et Gaillard, 1994) et la population augmentait d'environ 13% par an (Loison, 1995). Une densité absolue plus élevée, un âge plus tardif à la première reproduction, un taux de croissance plus faible de la population et une pression de pâturage plus importante par les animaux domestiques à Orlu par rapport aux Bauges (Tableau 2) nous ont amenés à conclure que la concurrence pour les ressources était plus forte à Orlu qu'aux Bauges. Le seul critère moins favorable aux chamois dans les Bauges qu'à Orlu était la plus grande proportion de la superficie couverte par la forêt (Tableau 2) ; les chamois préfèrent les prairies ouvertes (Garcia-Gonzales et Cuartas, 1996).

TABLEAU 2. Différences entre les sites d'étude d'Orlu et des Bauges, en France, concernant cinq critères susceptibles d'influencer le taux de dispersion. Les différences qualitatives entre les sites sont indiquées en termes de faible, moyen et élevé. L'effet attendu sur les taux de dispersion à Orlu par rapport aux Bauges est représenté à l'aide de flèches ascendantes (↑) et descendantes (↓)

Criteria	Consequence	Les Bauges	Orlu
Connection	↑ possibilities for dispersing off the reserve	Low ↓ off the reserve	High ↑ off the reserve
Density	↑ resource competition	Medium (24 chamois/km ²) ↓ within and off	High (34 chamois/km ²) ↑ within and off
Sex ratio (M/F)	↑ mate competition	Medium (ca. 0.50) ↑ sex bias	Low (ca. 0.37) ↓ sex bias
Forest cover	↑ resource competition	High (55%) ↑ within and off	Medium (22%) ↓ within and off
Domestic ungulates	↑ resource competition	Low ↓ within and off	High ↑ within and off

Deux cent trente-trois chamois ont été capturés et marqués à l'aide de colliers colorés entre 1985 et 1993 à Orlu. Un seul site de capture, situé au fond de la vallée centrale, a été utilisé pour piéger les chamois, à l'aide de collets ou de filets d'enclos. La méthode de détermination de l'âge était la même qu'aux Bauges, et nous avons appliqué les mêmes critères pour sélectionner les individus marqués retenus dans les analyses. Nous avons ainsi inclus 83 femelles et 24 mâles à Orlu, dont l'âge moyen ($\pm$ SE) était respectivement de $5,6 \pm 3,5$ ans (fourchette = 0-15) et $2,7 \pm 2,1$ ans (fourchette = 0-9). La durée moyenne du suivi était de $5,6 \pm 0,2$ ans pour les femelles et de $5,0 \pm 0,6$ ans pour les mâles (Fig. 2).

Détermination des zones en fonction des caractéristiques topographiques et du suivi

En fonction des caractéristiques géographiques naturelles (crêtes, sommets, vallées et rivières), nous avons défini trois zones aux Bauges et deux zones à Orlu. Dans les Bauges, les trois zones ont été structurées autour des principaux sommets du site d'étude. Ces trois zones avaient respectivement une superficie de 1 860 ha, 565 ha et 1 034 ha, ce qui était supérieur à la taille moyenne annuelle du domaine vital de 125 ha pour les femelles et de 400 ha pour les mâles (Loison, 1995). Une vallée profonde et des zones boisées séparaient la zone la plus méridionale des deux autres. Une crête et une haute falaise calcaire $\geq 2\,200$ m (Arcalod) séparaient les deux zones nord. Toutes les zones comprenaient des prairies d'altitude, des zones boisées et un lieu de piégeage spécifique. À Orlu, la séparation principale entre les deux zones était un grand cours d'eau et une vallée profonde, au fond de laquelle toutes les captures ont eu lieu. Les deux zones mesuraient 1 020 ha et 650 ha, ce qui était supérieur à la taille moyenne annuelle du domaine vital des femelles (300 ha) et des mâles (150 ha - Loison, 1995).

Sur les deux sites étudiés, le suivi a été effectué toute l'année, mais il a été plus intense de mai à septembre, période pendant laquelle au moins une personne était sur le terrain chaque jour, si le temps le permettait. Nous avons utilisé des jumelles et des longues-vues (20-60×) pour localiser les chamois et lire les colliers des individus marqués. Toutes les zones ont été échantillonnées en empruntant à chaque fois les mêmes sentiers. À Orlu, les deux zones ont été étudiées avec le même effort d'échantillonnage. Dans les Bauges, la zone la plus au sud a été étudiée environ deux fois plus souvent que les deux autres zones.

L'effort d'échantillonnage en dehors des zones protégées était moindre, de sorte que la quantification des mouvements entre les réserves et l'extérieur doit être considérée comme un taux minimal de dispersion.

Définitions des mouvements individuels

Nous avons attribué à chaque individu une zone « d'origine ». Dans les Alpes, il s'agissait de la zone où le chamois avait été marqué, car les trois lieux de capture étaient très éloignés les uns des autres. Dans les Pyrénées, il n'était pas possible de déterminer la zone « d'origine » d'occupation en fonction du lieu de capture, car tous les marquages avaient eu lieu au milieu des deux zones (Richard-Hansen, 1992). Nous avons donc défini la zone d'origine comme celle où la plupart des observations ont eu lieu. Si la zone d'origine était peu fréquentée par rapport aux autres zones, nous avons conclu que cette zone correspondait à une unité de sous-population. À l'inverse, si les individus étaient toujours ou presque toujours observés dans leur zone d'origine, nous avons conclu que cette zone correspondait à une unité de sous-population. En terrain montagneux, la distance linéaire peut être affectée par la topographie. **Par conséquent**, les déplacements ont été définis comme étant de courte distance lorsque les individus se sont rendus dans une zone qui avait une frontière commune avec leur zone d'origine ou qui n'était pas séparée de celle-ci par une vallée (déplacements entre 1 km et 5 km). Tous les autres déplacements ont été considérés comme étant de longue distance.

Les individus **philopatriques** étaient ceux qui n'avaient jamais été observés en dehors de leur zone d'origine (individus sédentaires) ou qui avaient été observés en dehors de leur zone d'origine (déplacement à courte ou longue distance) mais qui y étaient ensuite revenus (déplacement exploratoire). Nous avons défini les disperseurs comme des individus qui avaient quitté leur zone d'origine et n'y étaient apparemment jamais revenus. Selon nos définitions, un disperseur peut avoir effectué un déplacement à longue ou à courte distance. De même, les individus philopatriques peuvent avoir effectué un déplacement exploratoire à courte ou longue distance. Nous avons distingué la « **dispersion natale** » lorsque la dispersion a eu lieu avant l'âge de la première reproduction et la « **dispersion adulte** » lorsque la dispersion a eu lieu après l'âge de la première reproduction (Dobson, 1982). Pour les mâles, nous avons considéré que l'âge de la première reproduction était d'environ 6 ans (Lovari, 1984).

Les individus tués par des chasseurs pouvaient créer un biais dans les estimations des mouvements exploratoires par rapport à la dispersion, car nous ne pouvions pas être certains que leur déplacement en dehors de leur zone d'origine était un mouvement de dispersion ou un mouvement exploratoire. Nous avons donc utilisé les informations sur les mouvements des animaux non chassés pour déterminer les probabilités qu'un animal observé en dehors de sa zone de marquage retourne dans sa zone d'origine. **En conséquence**, nous avons calculé la proportion d'individus non chassés qui sont retournés dans leur zone d'origine après des mouvements à courte ou longue distance. En supposant qu'un animal tué par un chasseur aurait eu les mêmes schémas de mouvement que les individus non tués, nous avons ensuite estimé le nombre d'individus tués par des chasseurs qui seraient retournés dans leur zone d'origine.

Nous avons ainsi estimé la proportion d'individus dispersés et philopatriques sur la base de l'ensemble de l'échantillon d'individus marqués. L'hypothèse principale selon laquelle les animaux chassés et non chassés avaient les mêmes schémas de déplacement semblait raisonnable.

Comme notre suivi était basé sur des individus marqués avec des colliers visuels et non des colliers radio, les taux de déplacement sont probablement des estimations minimales. **Cependant**, la quantification du sexe et de la classe d'âge ayant effectué chaque type de déplacement était une estimation non biaisée, car nous avons recherché des individus de tous les âges et de tous les sexes de manière égale au cours de nos enquêtes.

Analyse des différences entre les sexes et les sites

Nous avons utilisé des tableaux de contingence (Sokal et Rolf, 1981) pour chaque site séparément afin de tester les différences entre les sexes en termes de pourcentage d'individus effectuant des mouvements à courte distance, à longue distance ou sédentaires ; pourcentage d'individus effectuant des mouvements de dispersion par rapport au nombre d'individus philopatriques ; et incidence de la dispersion natale par rapport à la dispersion adulte. Nous avons testé, pour chaque sexe, les différences entre les sites d'étude en termes de pourcentage d'individus sédentaires par rapport aux individus qui se sont dispersés et de dispersion natale par rapport à la dispersion adulte. Les tests ont été considérés comme significatifs lorsque $<0,05$.

RESULTATS

Les Bauges

Il n'y avait **aucune** différence entre les sexes en termes de sédentarité, de déplacements à courte ou longue distance ($\chi^2 = 2,52$, d.f. = 2, $P = 0,284$; **Tableau 3**). Sur les 137 individus marqués, 32% n'ont jamais été observés en dehors de leur zone d'origine, 54% ont été observés au moins une fois dans une zone voisine et 14% dans une zone non voisine. Parmi les 21 mâles (sur 36) qui ont effectué des déplacements à courte distance, 10 ont été tués et 11 ne l'ont pas été. Quatre de ces 11 mâles non chassés (63,6%) ne sont jamais revenus dans leur zone d'origine. Nous avons donc estimé que 63,6% des 10 mâles chassés qui ont effectué des déplacements de courte distance se seraient dispersés (soit 6,4 mâles). Parmi les sept mâles (sur 36) qui ont effectué des déplacements de longue distance, quatre n'ont pas été tués. Parmi ceux-ci, trois ne sont jamais retournés dans leur zone de marquage, ce qui nous a amenés à supposer que 75% des mâles effectuant des déplacements de longue distance se sont dispersés. Nous avons estimé que parmi les trois mâles tués qui ont effectué des déplacements de longue distance, 2,3 seraient revenus. Nous avons calculé qu'en plus des 10 mâles non chassés dont on savait qu'ils n'étaient jamais revenus dans leur zone de marquage, 8,6 mâles tués auraient également été des dispersés. **Cela a conduit à un taux de dispersion des mâles de 51,7%** (18,6 mâles dispersés sur 36). Nous avons calculé de la même manière le taux de dispersion des **femelles**. En plus des sept femelles non chassées qui ont effectué des déplacements à courte ou longue distance sans jamais revenir dans leur zone de marquage, nous avons estimé que 1,1 des neuf femelles tuées se seraient dispersées. **Nous avons ainsi estimé que le taux de dispersion des femelles était de 8%**. Le taux de dispersion était significativement plus élevé chez les mâles que chez les femelles ($\chi^2 = 32,46$, d.f. = 1, $P < 0,001$; **Tableau 3**).

TABLEAU 3. Types de déplacements effectués par les chamois mâles et femelles dans les Bauges et à Orlu. Les pourcentages d'individus sédentaires, d'individus effectuant des déplacements à courte ou longue distance, d'individus qui se sont dispersés ou sont restés philopatrics ont été calculés sur la base de l'échantillon total d'individus marqués. Le nombre d'individus qui se sont dispersés avant la reproduction (dispersion natale) et après la reproduction (dispersion reproductive) ainsi que les statistiques sur l'âge au moment de la dispersion sont basés sur le nombre d'individus dont on sait qu'ils se sont dispersés

Movement category	Les Bauges		Orlu	
	Male	Female	Male	Female
<i>n</i> (total)	36	101	24	83
Sedentary (%)	22.2	34.7	62.5	73.5
Short-range (%)	58.3	53.5	4.2	21.7
Long-range (%)	19.4	11.9	33.3	4.8
Philopatry (%)	48.3	92.0	67.7	95.2
Dispersal (%)	51.7	8.0	33.3	4.8
<i>n</i> (known dispersers)	13 ^a	9 ^a	8	4
Natal dispersal	12	0	7	2
Breeding dispersal	1	9	1	2
Mean age $\pm$ SE	2.7 $\pm$ 1.8	6.2 $\pm$ 2.5	2.9 $\pm$ 2.3	6.5 $\pm$ 6.8
Range	1–7	3–10	1–7	1–18

^a Includes three males and two females shot after long-range movements and considered dispersers.

Plus de 90% des 101 femelles étaient philopatrics (**Tableau 3**), même si plus des deux tiers d'entre elles ont visité une autre zone au moins une fois. **Ainsi, les sous-populations étaient étroitement liées aux caractéristiques topographiques des Bauges.** La dispersion s'est produite après l'âge de la première reproduction pour toutes les femelles ($n = 9$) et pour l'un des 13 mâles (**Tableau 3**) dont on sait qu'ils se sont dispersés. En raison de la faible probabilité de retour des individus effectuant des déplacements sur de longues distances, nous avons inclus dans ces échantillons les trois mâles et les deux femelles qui ont été tués après des déplacements sur de longues distances. Le pourcentage d'individus effectuant une dispersion natale par rapport à une dispersion adulte **différait** de manière significative entre les sexes ($\chi^2 = 18,28$, d.f. = 1, $P < 0,001$). **La distance linéaire moyenne parcourue par les individus en dispersion était de 5,8 km (médiane = 4,0 km, intervalle = 3,5-10,7 km) pour les femelles et de 5,95 km (4,1 km, 3,4-17 km) pour les mâles.** La plus longue distance (17 km) a été parcourue par un mâle âgé d'un an.

Orlu

La différence entre les sexes en matière de sédentarité, de déplacements à courte distance et à longue distance **était significative** ($\chi^2 = 16,31$, d.f. = 2, $P < 0,001$; **Tableau 3**), les mâles montrant une plus grande tendance à effectuer des déplacements à longue distance que les femelles (33,3% contre 4,8%, respectivement) et les femelles montrant une plus grande tendance à effectuer des déplacements à courte distance (21,7% contre 4,2%, respectivement).

L'effet du sexe était également significatif pour la dispersion par rapport à la philopatrie (**Tableau 3** ; $\chi^2 = 15,22$, d.f. = 1, $P < 0,001$). Les mâles se dispersaient plus souvent que les femelles (33,3% contre 4,8%, respectivement). À Orlu, nous n'avons enregistré aucun cas d'individu retournant dans sa zone d'origine après un déplacement à longue distance, mais tous les individus effectuant des déplacements à courte distance l'ont fait. Cela a simplifié notre calcul du taux de dispersion, car le nombre de disperseurs était égal au nombre d'individus effectuant des déplacements à longue distance. **Comme aux Bauges, plus de 90%**

des femelles étaient philopatriques. Il existait également une relation étroite entre les caractéristiques topographiques et les unités de sous-population. Le fond de la vallée délimitait apparemment les deux zones, bien qu'il ne représentait pas une véritable barrière aux déplacements des chamois.

La dispersion s'est produite après l'âge de la première reproduction pour un mâle et deux femelles à Orlu (Tableau 3). Nous n'avons pas testé cette différence à l'aide d'un test χ^2 en raison de la petite taille de l'échantillon de femelles dispersées ($n = 4$). La distance linéaire moyenne parcourue par les individus en dispersion était de 8,25 km (médiane = 7 km, intervalle = 5-14 km) pour les femelles et de 10,6 km (6,0 km, 5-32 km) pour les mâles. Le déplacement le plus long (32 km) a été effectué par un mâle de 5 ans.

Comparaison entre les sites

Une plus grande proportion de mâles et de femelles étaient sédentaires à Orlu qu'aux Bauges (femelles, $\chi^2 = 27,54$, d.f. = 1, $P < 0,001$; mâles, $\chi^2 = 9,88$, d.f. = 1, $P < 0,001$; Tableau 3). Les différences entre les sites n'ont toutefois pas été confirmées lors de l'examen de la dispersion par rapport à la philopatrie (Tableau 3, femelles : $\chi^2 = 0,72$, d.f. = 1, $P = 0,396$, mâles : $\chi^2 = 1,96$, d.f. = 1, $P = 0,162$). Les mâles et les femelles des Bauges ont effectué davantage de mouvements exploratoires que les individus d'Orlu (Tableau 3), mais ces mouvements n'ont pas entraîné un taux de dispersion plus élevé. Sur les deux sites, la philopatrie était plus fréquente que la dispersion, sauf chez les mâles des Bauges. La proportion de dispersion natale par rapport à la dispersion adulte n'était pas différente entre les sites pour les mâles ($\chi^2 = 0,14$, d.f. = 1, $P = 0,708$).

L'une des principales différences entre les sites étudiés était que les individus en dispersion ont tous quitté la réserve d'Orlu, tandis que les mouvements de dispersion aux Bauges se sont principalement produits à l'intérieur de la réserve (Fig. 1). De même, les mouvements exploratoires différaient quantitativement et qualitativement entre les sites. Les individus qui effectuaient des mouvements exploratoires dans les Bauges devaient traverser une vallée ou une crête escarpée, mais les mouvements exploratoires à Orlu consistaient principalement à utiliser la frontière entre les deux zones à basse altitude.

Seules cinq des 18 femelles qui ont effectué des mouvements exploratoires à Orlu ont effectivement utilisé le versant opposé de la zone voisine. Les échanges intra-populationnels (mouvements de dispersion et exploratoires) étaient plus importants en distance et en fréquence aux Bauges qu'à Orlu.

DISCUSSION

Les sous-populations des deux sites étudiés étaient étroitement liées aux caractéristiques topographiques, comme le montre le niveau élevé de philopatrie des femelles par rapport aux unités géographiques. Les caractéristiques topographiques peuvent donc déterminer les sous-populations. Les individus n'utilisaient pas les sites étudiés de manière aléatoire, mais plutôt, un individu, en particulier une femelle, observé dans une zone donnée avait plus de chances d'être observé à nouveau dans cette zone que dans une autre.

Modèles spatiaux des mâles par rapport aux femelles

Une proportion plus élevée de mâles s'est dispersée dans les deux sites d'étude (**Tableau 4**), ce qui correspond aux modèles observés dans d'autres populations de chamois (Clarke, 1986 ; Levet et al. 1995), la plupart des ongulés polygames (par exemple, Clutton-Brock et al., 1982 ; Murray, 1982 ; Nelson et Mech, 1987) et les mammifères polygames en général (Greenwood, 1980 ; Howard, 1960 ; Pusey, 1987). **La dispersion des mâles était principalement une dispersion natale** (Dobson, 1982). La différence sexuelle dans la dispersion n'était pas liée à des différences d'âge au moment de la capture des mâles et des femelles, car le nombre de jeunes femelles (< 3 ans) capturées était supérieur au nombre de jeunes mâles à Orlu (21 femelles contre 14 mâles) et similaire aux Bauges (31 femelles contre 33 mâles). **La forte philopatrie des femelles et les taux élevés de dispersion natale chez les mâles correspondent aux prévisions (Tableau 1) issues des hypothèses de la compétition pour les partenaires et de l'évitement de la consanguinité** (Dobson et Jones, 1985 ; Moore et Ali, 1984 ; Shields, 1987 ; **Tableau 4**). **En revanche**, ils ne correspondent pas aux prédictions de l'hypothèse de la compétition pour les ressources (**Tableau 1**), qui prévoit une dispersion plus importante chez les femelles. **Néanmoins**, la dispersion des femelles, bien que moins fréquente que celle des mâles, n'était pas négligeable (4,8% à Orlu et 8,0% dans les Bauges), un schéma observé dans plusieurs populations d'ongulés (Cederlund et al., 1987 ; Clarke, 1986 ; Hawkins et al., 1971 ; Howard, 1986 ; Nelson, 1993 ; Nelson et Mech, 1992 ; Wahlström et Liberg, 1995). Cette dispersion des femelles ne s'explique pas par les hypothèses d'évitement de la consanguinité ou de compétition entre partenaires (**Tableau 1**). Comme ces dernières hypothèses ne sont pas incompatibles avec l'hypothèse de la compétition pour les ressources, il est possible qu'un certain niveau de compétition pour les ressources conduise à la dispersion d'un petit nombre de femelles adultes (Moore et Ali, 1984 ; Waser, 1985).

Des différences entre les sexes ont également été observées dans le taux de **mouvements exploratoires** effectués par les individus philopatriques, qui étaient plus fréquents chez les femelles sur les deux sites étudiés. Les chamois femelles et mâles ont des comportements sociaux et spatiaux différents ; **les femelles vivent principalement en groupes dont la taille varie au fil du temps, tandis que les mâles sont solitaires ou vivent en petits groupes** (Krämer, 1969 ; Loison, 1995 ; Lovari et Cosentino, 1986 ; Pachlatko et Nievergelt, 1985 ; Richard-Hansen, 1992). Plusieurs hypothèses permettent d'expliquer la ségrégation sexuelle chez les ongulés (Main et al., 1996), parmi lesquelles celle fondée sur les différences entre les sexes en matière d'énergie et de sécurité a reçu le plus de soutien. La compétition pour la nourriture et les lieux de repos est courante dans les groupes de femelles au sein des populations à forte densité (Ingold et Marbacher, 1991 ; Lovari et Locati, 1991). **Par conséquent**, le taux élevé de mouvements exploratoires des chamois femelles pourrait être initié par la compétition locale pour les ressources au sein des groupes de femelles. Si la sécurité des jeunes est une cause majeure de l'utilisation spatiale chez les femelles, comme le suggèrent plusieurs travaux sur les ongulés (Bleich et al., 1997 ; Main et Coblentz, 1996 ; Villaret et al., 1997), il est raisonnable que les femelles retournent souvent dans une zone qui leur est familière, même si la concurrence locale pour les ressources peut y être plus forte. D'après nos résultats sur les différences sexuelles en matière de déplacement, il semble que la disparité des taux de dispersion en faveur des mâles corrobore les hypothèses de la concurrence pour les partenaires et de l'évitement de la consanguinité (**Tableau 4**), mais que les fréquents déplacements exploratoires et la faible dispersion reproductive des femelles puissent résulter de la concurrence locale pour les ressources au sein des groupes de femelles.

TABLEAU 4. Résumé des résultats concernant les taux de dispersion, les mouvements exploratoires et la distance parcourue, selon le sexe, le site, le rapport des sexes et l'âge. Nous indiquons la direction de la différence entre les sexes (F = femelle, M = mâle) et la différence entre les sites (LBa = Les Bauges) et si les résultats corroborent l'une des trois hypothèses de dispersion (compétition pour les ressources locales, LRC ; compétition pour les partenaires, MC ; évitement de la consanguinité, IA)

Pattern	Effect of	Result	Support for	No support for
Dispersal rate	Sex	M > F	MC, IA	LRC
	Site	No	IA	LRC
	Sex-ratio	No		MC
	Age	Young > old	IA (MC)	
Exploratory movement	Sex	F > M	LRC	
	Site	LBa > Orlu		LRC
Long-range dispersal	Site	Orlu > LBa	Importance of connections	
Short-range dispersal	Site	LBa > Orlu	Importance of connections	

Différences entre les sites et rôle de la densité

Comme les sites différaient en termes de densité, de rapport des sexes et de topographie, nous nous attendions à des différences dans les taux de dispersion, le biais sexuel dans la dispersion et les distances de dispersion entre les sites (Tableau 2). À Orlu, la densité absolue plus élevée, le taux de croissance démographique plus faible et la présence de moutons domestiques en été indiquent que la compétition pour le fourrage pourrait être plus importante qu'aux Bauges. Néanmoins, les taux de dispersion à Orlu n'étaient pas plus élevés qu'aux Bauges. Cela confirme l'hypothèse selon laquelle la dispersion résultait principalement de l'évitement de la consanguinité ou de la compétition intrasexuelle plutôt que de la compétition pour les ressources.

Les deux sites étudiés différaient également par leur rapport de masculinité, avec plus de mâles que de femelles aux Bauges qu'à Orlu (Loison, 1995). À partir de là, nous nous attendions à ce que les taux de dispersion des mâles soient plus élevés dans les Bauges qu'à Orlu si la dispersion était due à la compétition pour les partenaires plutôt qu'à l'évitement de la consanguinité (Tableau 1). Cela n'a pas été le cas (Tableau 4) et l'absence de différence dans la dispersion des mâles entre les sites d'étude soutient l'hypothèse de l'évitement de la consanguinité.

Bien que des **mouvements exploratoires** aient été observés sur les deux sites étudiés, leur taux était plus élevé aux Bauges qu'à Orlu. **En effet**, la sédentarité a été observée deux fois plus souvent à Orlu qu'aux Bauges chez les mâles et trois fois plus souvent chez les femelles. Nous avons interprété les mouvements des femelles comme le résultat d'une compétition locale pour les ressources au sein des groupes de femelles. Nous nous attendions donc à une relation positive entre la densité (c'est-à-dire indicative du niveau de concurrence) et le taux de mouvements exploratoires. Nous avons constaté des tendances opposées, avec des **mouvements exploratoires plus importants** aux Bauges, qui semblait avoir une densité plus faible qu'Orlu. **Cependant**, comme le suggèrent Wahlstrom et Liberg (1995), la relation entre la densité et les taux de mouvements n'est peut-être pas linéaire. **Au contraire**, les taux de mouvements peuvent atteindre un maximum à des densités intermédiaires et diminuer à des densités plus élevées lorsque les coûts des mouvements augmentent plus que les bénéfices possibles. Une telle explication pourrait justifier le taux plus élevé de mouvements

exploratoires aux Bauges, où ces mouvements peuvent être moins coûteux en termes d'énergie qu'à Orlu, en raison de la meilleure condition physique des individus (Loison, 1995). Le fait que la dispersion ait eu lieu en dehors de la réserve à Orlu et à l'intérieur de la réserve dans les Bauges peut s'expliquer par la différence entre les sites en termes de connexions avec les zones adjacentes appropriées. **En effet, Orlu offre des zones plus favorables aux chamois en dehors de la réserve protégée que les Bauges** (Fig. 1). La réserve d'Orlu n'est pas séparée des autres zones favorables par de grandes vallées occupées par l'homme, tandis que les autoroutes et les villes bloquent les itinéraires possibles entre Les Bauges et d'autres massifs adaptés. La topographie peut constituer une contrainte structurelle sur les lieux de dispersion, bien que le taux de dispersion des mouvements exploratoires semble être déterminé par d'autres facteurs. Sur la base des différences entre les sexes et les sites en matière de taux de dispersion et de mouvements exploratoires, nous concluons que la dispersion des mâles pourrait s'expliquer par l'hypothèse de l'évitement de la consanguinité plutôt que par l'hypothèse de la compétition entre partenaires. La dispersion des femelles et les mouvements exploratoires pourraient s'expliquer par la compétition locale pour les ressources au sein des groupes de femelles. Ces résultats soulignent que les motivations de la dispersion peuvent différer entre les sexes, en particulier chez les espèces polygames et spatialement séparées (Bélíchon et al., 1996 ; Clutton-Brock et al., 1985 ; Gates et Larter, 1990).

Causes et conséquences de la subdivision de la population

Les deux populations étaient subdivisées en sous-populations, reconnaissables par des caractéristiques géographiques simples, où la plupart des femelles étaient philopatriques et où se déroulaient toutes les activités quotidiennes et annuelles. Ni les vallées ni les crêtes ne constituent de véritables barrières topographiques pour les chamois, mais les sous-populations semblent correspondre aux pentes descendant d'un sommet ou d'une crête, les individus traversant rarement le fond des vallées (Richard-Hansen, 1992). L'avantage de la philopatrie pour les femelles pourrait être lié aux contraintes de sécurité et à la mobilité réduite des petits (Gates et Larter, 1990 ; Main et al., 1996). La philopatrie des femelles et la stabilité des sous-populations peuvent être liées à l'utilisation traditionnelle de zones spécifiques, apprise tôt dans la vie, lorsque la relation entre les femelles et leur progéniture est forte (Richard-Hansen et Campan, 1992). Cette hypothèse est étayée par des observations sur d'autres espèces d'ongulés (Albon et al., 1992 ; Ballard et al., 1991 ; Festa-Bianchet, 1986 ; Geist, 1971 ; Kitchen, 1974 ; Nelson et Mech, 1984, 1987 ; Nixon et al., 1992).

Le potentiel de colonisation par le chamois était particulièrement évident lors de l'introduction de cette espèce dans de nouvelles régions, comme la Nouvelle-Zélande, où elle a étendu son aire de répartition plus rapidement que d'autres espèces d'ongulés introduites (Caughley, 1963 ; Clarke, 1986 ; Nugent, 1994) et en France centrale, où elle a colonisé de nouveaux massifs à 50 km de la zone de lâcher (M. Albaret, comm. pers.). À des fins de conservation et de gestion, il est nécessaire d'évaluer le rôle des réserves ou des parcs nationaux dans un contexte régional et de déterminer à quelle échelle spatiale une population peut être gérée. La distribution actuelle **fragmentée** du chamois en France résulte de la division historique des populations et des politiques de gestion basées sur des zones protégées entourées de zones de chasse. La colonisation de nouvelles zones dépend des connexions entre les zones protégées et d'autres habitats favorables et est limitée par les faibles taux de dispersion des femelles, même dans les populations à forte densité (notre étude). L'augmentation des activités humaines dans les vallées, en particulier dans les Alpes,

réduit les connexions entre les réserves et les autres zones appropriées, ce qui accroît l'isolement des populations protégées. La philopatrie des femelles étant la règle, des densités locales élevées ont été atteintes, ce qui a entraîné de nouveaux conflits dans l'utilisation des terres (Garrott et al., 1993 ; Jewell et Holt, 1981). Des recherches supplémentaires sur les interactions entre les schémas spatiaux et la dynamique des populations sont nécessaires pour aborder les aspects théoriques de la biologie des populations et des métapopulations, ainsi que les questions de gestion.

REMERCIEMENTS

Nous remercions l'Office National de la Chasse de nous avoir donné accès aux sites d'étude, de nous avoir apporté son soutien financier, d'avoir organisé les captures et de nous avoir permis d'analyser ces données. Nous sommes reconnaissants à M. Catusse, L. Ellison, M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, J. Linnell, O. Strand et deux évaluateurs anonymes pour leurs commentaires sur le manuscrit. J. Linnell a corrigé l'anglais. A. Loison a bénéficié d'une bourse « Lavoisier » du ministère Français des Affaires étrangères et d'une bourse de formation et de mobilité des chercheurs n° 960605 de l'Union Européenne.

LITERATURE CITED

- ALBON, S. D., H. J. STAINES, F. E. GUINNESS, AND T. H. CLUTTON-BROCK. 1992. Density-dependent changes in the spacing behavior of female kin red deer. *The Journal of Animal Ecology*, 61:131–137.
- BALLARD, W. B., J. S. WHITMAN, AND D. J. REED. 1991. Population dynamics of moose in south-central Alaska. *Wildlife Monographs*, 114:1–49.
- BEGON, M., J. L. HARPER, AND C. R. TOWNSEND. 1986. *Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- BELICHON, S., J. CLOBERT, AND M. MASSOT. 1996. Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals? *Acta Oecologica*, 17:503–517.
- BLEICH, V. C., R. T. BOWYER, AND J. D. WEHAUSEN. 1997. Sexual segregation in mountain sheep: resources or predation? *Wildlife Monographs*, 134:1–50.
- BRANDT, C. A. 1993. Social factors in immigration and emigration. Pp. 96–141, *in* Animal dispersal—small mammals as a model (N. C. Stenseth and W. Z. Lidicker, Jr., eds.). Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- CAUGHLEY, G. C. 1963. Dispersal rates of several un-

- gulates introduced into New Zealand. *Nature*, 200: 280–281.
- CEDERLUND, G., F. SANDEGREN, AND K. LARSON. 1987. Summer movements of female moose and dispersal of their offspring. *The Journal of Wildlife Management*, 51:342–352.
- CLARKE, C. M. H. 1986. Chamois movements and habitat use in the Avoca River Area, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 13:175–198.
- CLUTTON-BROCK, T. H., AND S. D. ALBON. 1985. Competition and population regulation in social mammals. Pp. 557–574, in *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour* (R. M. Sibly and R. H. Smith, eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- CLUTTON-BROCK, T. H., F. E. GUINNESS, AND S. D. ALBON. 1982. Red deer: behavior and ecology of two sexes. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- CLUTTON-BROCK, T. H., M. MAJOR, AND F. E. GUINNESS. 1985. Population regulation in male and female red deer. *The Journal of Animal Ecology*, 54:831–846.
- COCKBURN, A. 1992. Habitat heterogeneity and dispersal. Pp. 65–96, in *Animal dispersal—small mammals as a model* (N. C. Stenseth and W. J. Lidicker, Jr., eds.). Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- DOBSON, F. S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile dispersal in mammals. *Animal Behaviour*, 30:1183–1192.
- DOBSON, F. S., AND W. T. JONES. 1985. Multiple causes of dispersal. *The American Naturalist*, 126:855–858.
- EBERHARDT, L. L. 1991. Models of ungulate population dynamics. *Rangifer*, 7:24–29.
- FESTA-BIANCHET, M. 1986. Seasonal dispersion of overlapping mountain sheep ewe groups. *The Journal of Wildlife Management*, 50:325–330.
- GARCIA-GONZALEZ, R., AND P. CUARTAS. 1996. Trophic utilization of a montane/subalpine forest by chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the Central Pyrénées. *Forest Ecology and Management*, 88:15–23.
- GARROTT, R. A., P. J. WHITE, AND C. A. VANDERBILT-WHITE. 1993. Overabundance: an issue for conservation biologists? *Conservation Biology*, 7:946–949.
- GATES, C. C., AND N. C. LARTER. 1990. Growth and dispersal of an erupting large herbivore population in northern Canada: the Mackenzie wood bison (*Bison bison*). *Arctic*, 43:231–238.
- GEIST, V. 1971. Mountain sheep: a study of behaviour and evolution. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- GREENWOOD, P. J. 1980. Mating system, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28:1140–1162.
- HARRISON, S., AND A. HASTINGS. 1996. Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology and Evolution*, 11:180–183.
- HASTINGS, A., AND S. HARRISON. 1994. Metapopulation dynamics and genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25:167–188.
- HAWKINS, R. E., W. D. KLIMSTRA, AND D. C. AUTRY. 1971. Dispersal of deer from Crab Orchard National Wildlife Refuge. *The Journal of Wildlife Management*, 35:216–220.
- HOUSSIN, H., A. LOISON, AND J. M. GAILLARD. 1993. Participation à la reproduction des femelles de chamois *Rupicapra rupicapra* en fonction de leur âge dans une population alpine chassée. *Gibier Faune Sauvage*, 10:39–45.
- HOUSSIN, H., A. LOISON, J. M. JULLIEN, AND J. M. GAILLARD. 1994. Validité d'une méthode d'estimation des effectifs de chamois dans un massif des Préalpes du nord. *Gibier Faune Sauvage*, 11:287–298.
- HOWARD, P. C. 1986. Spatial organization of common reedbed with special reference to the role of juvenile dispersal in population regulation. *African Journal of Ecology*, 24:155–171.
- HOWARD, W. E. 1960. Innate and environmental dispersal in individual vertebrates. *The American Midland Naturalist*, 63:152–161.
- IMS, R. A., AND N. G. Yoccoz. 1997. Studying transfer in metapopulation: emigration, dispersal and colonisation. Pp. 247–265, in *Metapopulation dynamics: ecology, genetics and evolution* (I. Hanski and M. E. Gilpin, eds.). Academic Press, San Diego, California.
- INGOLD, P., AND H. MARBACHER. 1991. Dominance relationships and competition for resources among chamois, *Rupicapra rupicapra rupicapra*, in female social groups. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 56:88–93.
- JEWELL, P. A., AND S. HOLT. 1981. Problems in management of locally abundant wild mammals. Academic Press, London, United Kingdom.
- JOHNSON, M. L., AND M. S. GAINES. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21:449–480.
- KITCHEN, D. W. 1974. Social behavior and ecology of pronghorn. *Wildlife Monographs*, 38:1–96.
- KOUBEK, P., AND V. HRABE. 1983. Dynamics of horn growth in the Jeseník mountain populations of chamois, *Rupicapra rupicapra rupicapra*. *Folia Zoologica*, 32:97–111.
- KRAMER, A. 1969. Soziale Organisation und sozialverhalten einer Gemspopulation (*Rupicapra rupicapra* L.) der Alpen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 26:889–964.
- LEBRETON, J. D., AND G. GONZALEZ-DAVILLA. 1994. An introduction to models of subdivided populations. *Journal of Biological Systems*, 1:389–423.
- LEGAY, J. M., AND D. DEBOUZIE. 1985. Introduction à une biologie des populations. Masson, Paris, France.
- LEVET, M., J. APPOLINAIRE, M. CATUSSE, AND N. THION. 1995. Éléments démographiques, comportement spatial et dispersion d'une population d'isards (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) en phase de colonisation. *Mammalia*, 59:489–500.
- LOISON, A. 1995. Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois. PhD Dissertation. Université Lyon I, Lyon, France.
- LOISON, A., AND J. M. GAILLARD. 1994. Senescence in mammals: does it occur? Pp. 109–114, in *Proceedings of the international meeting on ecology and statistical methods* (V. Bretagnolle and F. Beninel, eds.). Niort, France.
- LOISON, A., J. M. GAILLARD, AND H. HOUSSIN. 1994. New insight on survivorship of female chamois

- (*Rupicapra rupicapra*) from observation of marked animals. *Canadian Journal of Zoology*, 72:591–597.
- LOVARI, S. 1984. Herding strategy of male Abruzzo chamois on the rut. *Acta Zoologica Fennica*, 172: 91–92.
- LOVARI, S., AND R. COSENTINO. 1986. Seasonal habitat selection and group size in the Abruzzo chamois (*Rupicapra pyrenaica ornata*). *Bolletino Zoologica*, 53:73–78.
- LOVARI, S., AND M. LOCATI. 1991. Clues for dominance in female chamois: age, weight or horn size. *Aggressive Behavior*, 17:11–15.
- MAIN, M. B., AND B. E. COBLENTZ. 1996. Sexual segregation in Rocky mountain mule deer. *The Journal of Wildlife Management*, 60:497–507.
- MAIN, M. B., WECKERLY, F. W., AND V. C. BLEICH. 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. *Journal of Mammalogy*, 77:449–461.
- MASINI, F., AND S. LOVARI. 1988. Systematics, phylogenetic relationships and the dispersal of the chamois (*Rupicapra spp.*). *Quarterly Research*, 60:339–349.
- MOORE, J., AND R. ALI. 1984. Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Animal Behaviour*, 32: 94–112.
- MURRAY, M. G. 1982. Home range, dispersal and the clan system of impala. *African Journal of Ecology*, 20:253–269.
- NASCETTI, G., ET AL. 1985. Revision of *Rupicapra* genus. III. Electrophoretic studies demonstrating species distinction of chamois population of the Alps from those of the Apennines and Pyrénées. Pp. 57–62, in *The biology and management of mountain ungulates* (S. Lovari, ed.). Croom Helm, London, United Kingdom.
- NELSON, M. E. 1993. Natal dispersal and gene flow in white-tailed deer in northern Minnesota. *Journal of Mammalogy*, 74:316–322.
- NELSON, M. E., AND L. D. MECH. 1984. Home range formation and dispersal of deer in northern Minnesota. *Journal of Mammalogy*, 65:567–575.
- . 1987. Demes within a northern Minnesota deer populations. Pp. 22–40, in *Mammalian dispersal patterns* (B. D. Chepko-Sade and T. Halpin, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- . 1992. Dispersal in female white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, 73:891–894.
- NIXON, C. M., L. P. HANSEN, P. A. BREWER, AND J. E. CHELSVIG. 1992. Stability of white-tailed doe parturition ranges on a refuge in east-central Illinois. *Canadian Journal of Zoology*, 70:968–973.
- NUGENT, G. 1994. Home range size and its development for fallow deer in the Blue Mountains, New Zealand. *Acta Theriologica*, 69:159–175.
- PACHLATKO, T., AND B. NIEVERGELT. 1985. Time budgeting, range use pattern and relationships within groups of individually marked chamois. Pp. 93–101, in *The biology and management of mountain ungulates* (S. Lovari, ed.). Croom Helm, London, United Kingdom.
- PÉPIN, D., R. FAIVRE, AND P. MENAUT. 1996. Factors affecting the relationship between body mass and age in the izard. *Journal of Mammalogy*, 77:351–358.
- PUSEY, A. E. 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 2:295–299.
- RICHARD-HANSEN, C. 1992. Associations between individually marked isards (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*): seasonal and inter-annual variations. Pp. 299–304, in *Ongulés—Ungulates 91* (F. Spitz, G. Janeau, G. Gonzalez and S. Aulagnier, eds.). Société Française d'Etudes et de Protection des Mammifères—Institut de Recherche sur les Grands Mammifères, Paris, Toulouse, France.
- RICHARD-HANSEN, C., AND R. CAMPAN. 1992. Social environment of isard kids, *Rupicapra pyrenaica p.* during their ontogeny. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 57:351–363.
- RICKEFS, R. E. 1990. *Ecology*. Freeman and Company, New York.
- SCHRÖDER, W., AND I. VON ELSNER-SCHAK. 1985. Correct age determination in chamois. Pp. 65–70, in *The biology and management of mountain ungulates* (S. Lovari, ed.). Croom Helm, London, United Kingdom.
- SHIELDS, W. M. 1987. Dispersal and mating systems: investigating their causal connections. Pp. 3–24, in *Mammalian dispersal patterns* (B. D. Chepko-Sade and J. Halpin, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- SOKAL, R. R., AND F. J. ROHLF. 1981. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Second ed. W. H. Freeman and Company, New York.
- VILLARET, J. C., R. BON, AND A. RIVET. 1997. Sexual segregation of habitat by the alpine ibex in French Alps. *Journal of Mammalogy*, 78:1273–1281.
- WAHLSTRÖM, K., AND O. LIBERG. 1995. Contrasting dispersal patterns in two scandinavian roe deer *Capreolus capreolus* populations. *Wildlife Biology*, 1: 159–164.
- WASER, P. M. 1985. Does competition drive dispersal? *Ecology*, 66:1170–1175.

Submitted 4 November 1997. Accepted 9 September 1998.

Associate Editor was C. Renn Tumlison.