Ségrégation sociale et spatiale chez le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) dans le Bargy, Alpes Françaises

Ethology 101, 291—300 (1995)
© 1995 Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin
ISSN 0179-1613

Agence pour l'Étude et la Gestion de l'Environnement, Annecy and Departamento de Psicologia Experimental, Belém

Social and Spatial Segregation in Alpine Ibex (*Capra ibex*) in Bargy, French Alps

JEAN CHARLES VILLARET & RICHARD BON

VILLARET, J. C. & BON, R. 1995: Social and spatial segregation in Alpine ibex (*Capra ibex*) in Bargy, French Alps. Ethology 101, 291—300.

Résumé

En dehors de la période du rut, une ségrégation sociale et spatiale progressive a été observée entre les sexes à mesure que les bouquetins des Alpes (*Capra ibex*) mâles vieillissaient. **De plus**, les mâles rejoignaient des groupes de pairs d'âge similaire et se ségrégaient spatialement à mesure que la différence d'âge augmentait. Ces schémas variaient selon les saisons, sous l'influence d'événements biologiques et écologiques. Pendant la période du rut, les mâles et les femelles se mélangeaient et utilisaient des territoires qui se chevauchaient largement. Les mâles ont quitté les groupes de femelles pour la première fois à l'âge de 9 ans, mais la ségrégation sociale et spatiale n'a été complète qu'en mai. Les mâles plus jeunes ont rejoint les groupes de mâles de manière plus progressive. Les femelles et les mâles âgés de plus de 2 ans utilisaient des territoires presque exclusifs en été et au début de l'automne. Le regroupement social et le chevauchement des territoires entre les classes de bouquetins étaient corrélés en dehors de la période du rut. Le regroupement et le chevauchement spatial entre les mâles jeunes et âgés étaient négativement liés à l'association avec les femelles.

INTRODUCTION

Le bouquetin des Alpes, *Capra ibex*, est une espèce très dimorphe dont les mâles grandissent pendant la majeure partie de leur vie (NIEVERGELT 1967 ; GAUTHIER et al. 1991). Comme les autres caprins, cette espèce présente une ségrégation sexuelle évidente en dehors de la période du rut (NIEVERGELT 1967, 1974). Une conséquence courante est que les

mâles et les femelles utilisent des types d'habitat différents (ALADOS 1985 ; FRANCISCI et al. 1985).

BON (1991, 1992) a souligné l'importance de distinguer la **ségrégation sociale** et la **ségrégation spatiale**. La ségrégation sociale fait référence au fait que les mâles et les femelles vivent dans des groupes séparés. Lorsque les animaux se séparent spatialement, ils utilisent ou ont tendance à utiliser des territoires exclusifs. Les animaux peuvent se séparer socialement, mais pas nécessairement spatialement, en utilisant les mêmes ressources à des moments différents (FRANCISCI et al. 1985 ; DUBOIS et al. 1993).

La **ségrégation spatiale** varie entre les populations dans différents environnements ou au sein d'une population où la disponibilité alimentaire et/ou la densité animale présentent des variations saisonnières ou annuelles.

La **ségrégation sociale** entre les sexes est un processus graduel qui s'accentue avec l'âge des mâles (GEIST 1971 ; BON & CAMPAN 1989 ; FESTA-BIANCHET 1991). Comme les jeunes mâles restent dans les groupes de femelles tandis que les mâles plus âgés s'éloignent, on s'attend à une ségrégation sociale et spatiale entre les groupes d'âge des mâles, au moins de manière saisonnière.

Dans cet article, nous montrons : **1**. comment la ségrégation sociale entre les sexes augmente avec l'âge des mâles ; et **2**. comment les mâles s'associent avec des congénères du même âge en dehors de la période du rut. Nous examinons également si le regroupement social et le chevauchement spatial sont liés. La ségrégation sociale entre les sexes étant un **processus graduel**, nous émettons l'hypothèse suivante : **3**. que le chevauchement entre les territoires des femelles et des mâles diminue avec l'âge des mâles ; et **4**. que le chevauchement spatial entre les mâles de plus de 3 ans est important en toutes saisons.

Zone d'étude et population

La zone d'étude de 7 000 ha est située dans le massif du Bargy (46°N, 6,5°E, nord des Alpes Françaises), une montagne orientée NE-SO. Il s'agit d'une formation calcaire étroite avec des falaises, des pentes raides et des éboulis prolongés par des pentes douces. L'altitude varie de 600 à 2348 m. Les précipitations varient de 1200 à 2000 mm, couvrant 120 à 150 jours par an, avec des chutes de neige de fin octobre à début mai.

La population de bouquetins est passée de 14 individus réintroduits en 1974 et 1976 à environ 120 individus en 1988. Ils vivaient avec 10 chamois, *Rupicapra rupicapra*, dans une zone de 4 400 ha protégée de la chasse. De juin à octobre, environ 300 moutons, 40 chèvres et 100 vaches passaient l'été dans les pâturages des bouquetins. Le renard roux (*Vulpes vulpes*) et l'aigle royal (*Aquila chrysatos*) étaient les seuls prédateurs potentiels. La saison des naissances avait lieu en juin et la période du rut durait de mi-novembre à mi-janvier.

Collecte et analyse des données

Les données ont été recueillies entre septembre 1987 et décembre 1989 à l'aide de jumelles 10 × 40 et de longues-vues 25 × 60. La zone d'étude a été recensée environ 3,2 fois par mois, sauf en mai 1988. Nous avons effectué 2 722 observations d'individus non marqués dans 809

groupes situés sur une carte quadrillée de 100 × 100 m. Un groupe est défini ici comme un rassemblement d'individus situés à moins de 50 m les uns des autres. Quatre périodes ont été prises en compte : la période du rut, de mi-novembre à fin janvier, l'hiver, de février à mi-avril, le printemps, de mi-avril à fin juin, et l'été, de juillet à mi-novembre. L'âge des mâles a été estimé en comptant les anneaux de croissance annuels à courte distance, une méthode fiable jusqu'à l'âge de 10 ans. Les classes suivantes ont été retenues : cabris, femelles âgées de 1 an, mâles âgés de 1 an, mâles âgés de 2 à 3 ans, mâles âgés de 4 à 5 ans, mâles âgés de 6 à 8 ans et mâles âgés de plus de 9 ans. Dans cet article, nous désignerons les mâles âgés de 2 ans ou plus comme des mâles adultes et les femelles âgées de 1 an comme des femelles adultes.

Le chevauchement spatial entre les classes de bouquetins a été calculé à l'aide de l'indice de Schoener : $C_{ih} = 1 - 1/2 \Sigma |p_{hj} - p_{hj}|$, où C_{ih} est le chevauchement entre la classe i et la classe h, p_{ij} et p_{hj} sont les proportions d'individus de la classe i et de la classe h observés sur la grille de 100 × 100 m j (COLWELL & FUTUYMA 1971 ; POLIS 1984). La somme des individus est plus significative que la somme des groupes lorsqu'on considère le partage des ressources (MCCULLOUGH et al. 1989).

L'association entre les individus de différentes classes de sexe et d'âge a été calculée comme le pourcentage d'individus d'une classe observés avec au moins un individu d'une autre classe. Ce pourcentage a été calculé pour chaque classe masculine, de sorte que deux pourcentages ont été obtenus pour chaque combinaison de classes masculines par paires. Les classes masculines ont été comparées à l'aide de tests G. La corrélation de rangs de Spearman a été utilisée pour vérifier si le chevauchement spatial et l'association entre les mâles et les femelles, et entre les mâles, étaient liés.

RESULTATS

Association entre les classes d'âge et de sexe

Les mâles d'un an ont été associés de manière constante aux femelles tout au long de l'année (Figures 1 et 2). Les mâles âgés de plus de 9 ans et les femelles ont formé des groupes distincts en dehors de la période du rut, tandis que les mâles plus jeunes se sont séparés des groupes de femelles de manière plus progressive. Alors que les mâles âgés de 4 ans ou plus et les femelles ont rarement été observés ensemble pendant l'été, 30% des mâles âgés de 2 à 3 ans sont restés dans les groupes de femelles. Cette tendance peut être biaisée en été, car les mâles âgés de 2 à 3 ans ont été moins observés qu'au cours des autres périodes, comme le suggère la comparaison du rapport mâles âgés de 2 à 3 ans/femelles ($G = 10,69$, 3 df, $p = 0,01$). Pendant la période du rut, la ségrégation sociale entre les sexes a disparu et les différences liées à l'âge des mâles ont été fortement réduites (Fig. 2).

En dehors de la période du rut, le regroupement des mâles était négativement lié à la différence d'âge (Figures 1 et 2). Les mâles d'un an et ceux âgés de plus de 6 ans semblaient s'éviter. Les mâles montraient une nette tendance à s'associer avec des congénères du même âge. Les mâles les plus âgés présentaient des schémas moins clairs que les mâles âgés de 2 à 3 ans, tant en hiver qu'au printemps. Par exemple, 11% des mâles âgés de 2 à 3 ans ont été observés avec des mâles âgés de 9 ans, tandis que 78% des mâles âgés de 9 ans ou plus ont été observés avec des mâles âgés de 2 à 3 ans. Cela peut s'expliquer par les raisons suivantes :

1. la proportion de mâles âgés de 4 à 5 ans ou plus par rapport aux femelles était nettement plus faible au printemps que pendant le reste de l'année (respectivement G = 14,53, G = 19,02, G = 19,35, 3 df, tous les tests p < 0,001) ; **2**. les mâles âgés étaient moins nombreux que les jeunes mâles ; et **3**. les mâles âgés de 2 à 3 ans se déplaçaient davantage que les mâles plus âgés. **En conséquence**, la plupart des mâles âgés de 4 ans et plus et une petite proportion de mâles âgés de 2 à 3 ans ont été observés dans les mêmes groupes. Pendant la période du rut, les schémas de regroupement ont changé, car les niveaux d'association entre les classes étaient faibles et similaires, reflétant la tendance des mâles à s'associer entre eux indépendamment de la différence d'âge (Fig. 2).

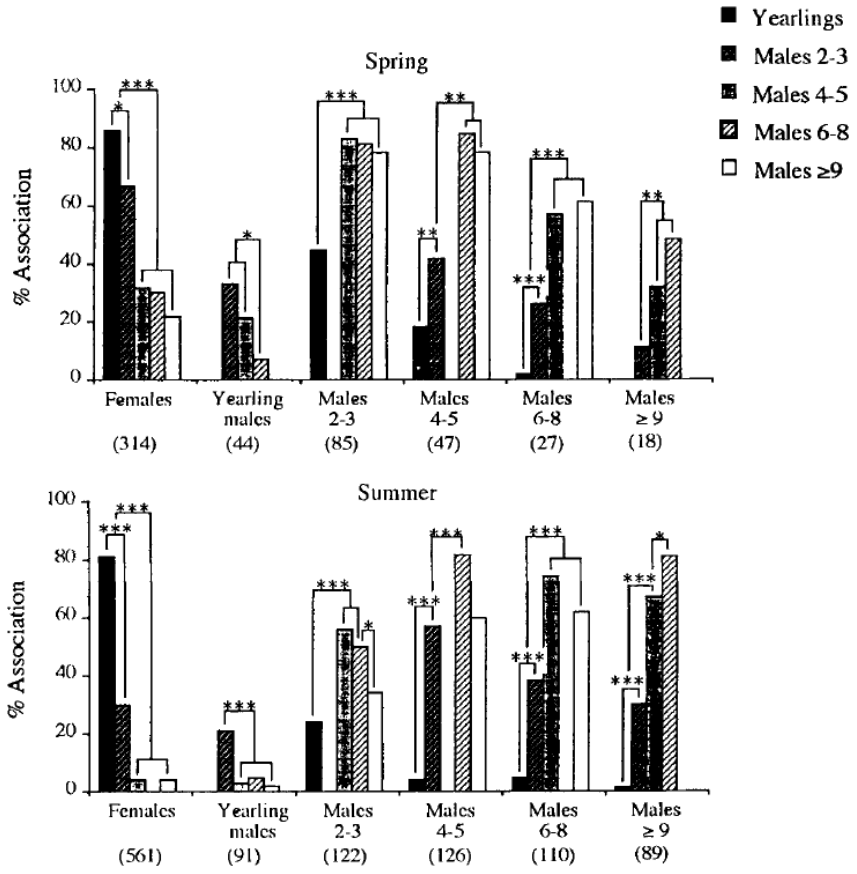


Fig. 1 : Pourcentage de bouquetins mâles de chaque classe d'âge observés en groupes avec des femelles et avec des mâles d'autres classes d'âge au printemps (15 avril-juin) et en été (juillet-15 novembre). La taille des échantillons est indiquée entre parenthèses. Tests G : * p < 0,05, ** p < 0,01, ** p < 0,001

Chevauchement spatial entre les classes d'âge et de sexe

Le chevauchement spatial, déterminé par l'indice de Schoener, entre les femelles et tous les mâles âgés d'un an a atteint son maximum pendant la période du rut (Ch = 0,44) et a diminué progressivement par la suite (en hiver : C_{ih} = 0,31 et au printemps : C_{ih} = 0,2) pour devenir presque nul en été (Gih = 0,05). Alors que le chevauchement spatial avec les femelles était élevé et similaire pour toutes les classes d'âge des mâles pendant la période du rut, la ségrégation spatiale entre les sexes augmentait avec l'âge des mâles pendant le reste de l'année (Fig. 3). Le chevauchement spatial entre les mâles d'un an et les femelles était constant tout au long de l'année. Les mâles âgés de plus de 6 ans et les femelles utilisaient des zones distinctes, tandis que la ségrégation spatiale entre les mâles âgés de 4 à 5 ans et les femelles était progressive. Il convient de noter que le chevauchement spatial entre les femelles et les mâles âgés de 3 ans atteignait son maximum en hiver.

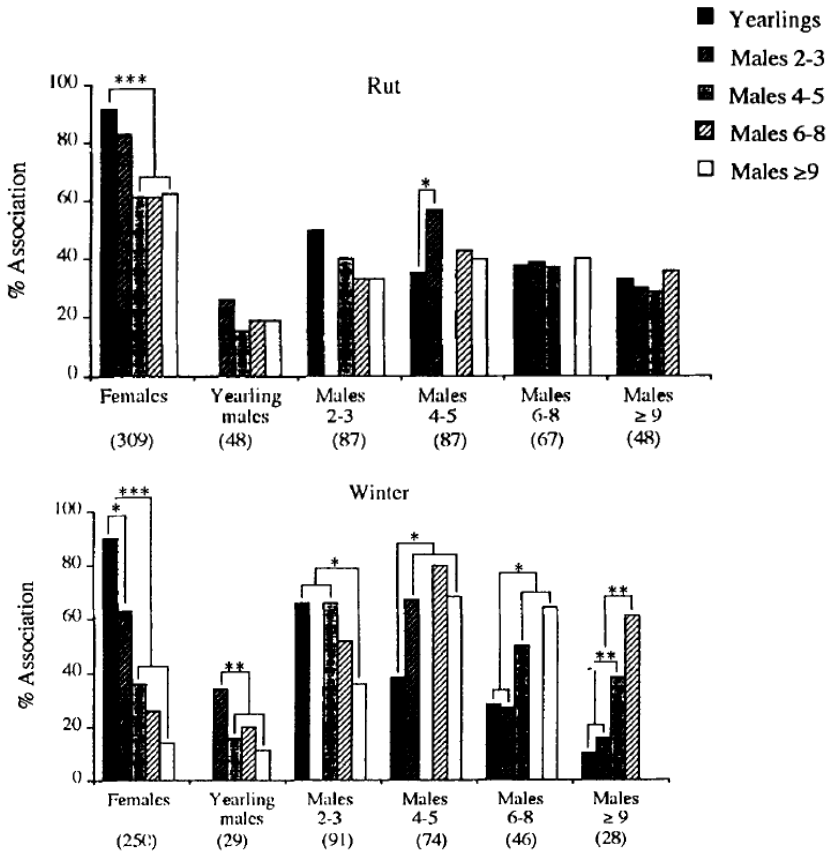


Fig. 2 : Pourcentage de bouquetins mâles de chaque classe d'âge observés en groupe avec des femelles et avec des mâles d'autres classes d'âge pendant la période du rut (15 novembre-janvier) et l'hiver (février-15 avril). La taille des échantillons est indiquée entre parenthèses. Tests G : * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, ** $p < 0,001$

En dehors de la période du rut, le chevauchement spatial entre les mâles était négativement lié à la différence d'âge (rut : $r_s = -0,55$, $p = 0,1$, hiver : $r_s = -0,87$, $p < 0,01$, printemps : $r_s = -0,91$, $p < 0,01$, été : $r_s = -0,6$, $p = 0,06$, $m = 10$ pour tous les tests ; Fig. 3). Les mâles d'âge similaire utilisaient des zones qui se chevauchaient de manière constante et présentaient les valeurs les plus élevées de chevauchement spatial. On a observé une ségrégation spatiale progressive entre l'hiver et l'été entre les mâles d'un an et les mâles plus âgés. Toutes les classes de mâles se chevauchent de manière similaire pendant la période du rut, à un niveau équivalent à celui mesuré entre les mâles et les femelles. Les mâles d'un an ne présentaient qu'une légère tendance à se séparer spatialement des autres catégories de mâles (Fig. 3).

Relations entre l'association et le chevauchement spatial

Le chevauchement spatial et l'association des mâles avec les femelles étaient positivement corrélés en dehors de la période du rut ($r_s = 0,9$, $p < 0,001$, $n = 15$; Fig. 4). À mesure que les mâles vieillissaient, ils se séparaient socialement et spatialement des femelles. Le chevauchement spatial et l'association entre les mâles (le pourcentage de mâles associés à des mâles plus âgés a été pris en compte dans ce cas) étaient également positivement corrélés en dehors de la période du rut ($r_s = 0,935$, $p < 0,001$, $n = 30$; Fig. 4). À mesure que les jeunes mâles s'associaient aux femelles, la séparation spatiale avec les mâles plus âgés augmentait. Pendant la période du rut, le chevauchement spatial et l'association entre les mâles et les femelles et entre les mâles n'étaient pas liés (respectivement $r_s = 0,67$, $p = 0,18$, $n = 5$ et $r_s = 0,36$, $p = 0,27$, $n = 10$).

Spring

	♀	♂2-3	♂4-5	♂6-8	♂≥9
♂1	0.2	0.29	0.15	0.02	0
♂2-3	0.23		0.40	0.25	0.11
♂4-5	0.09			0.47	0.32
♂6-8	0.02				0.48
♂≥9	0.01				

Summer

	♀	♂2-3	♂4-5	♂6-8	♂≥9
♂1	0.32	0.15	0.03	0.05	0.01
♂2-3	0.11		0.40	0.26	0.26
♂4-5	0.02			0.57	0.50
♂6-8	0				0.45
♂≥9	0.01				

Rut

	♀	♂2-3	♂4-5	♂6-8	♂≥9
♂1	0.36	0.22	0.15	0.18	0.19
♂2-3	0.34		0.36	0.28	0.26
♂4-5	0.30			0.30	0.26
♂6-8	0.29				0.30
♂≥9	0.25				

Winter

	♀	♂2-3	♂4-5	♂6-8	♂≥9
♂1	0.41	0.31	0.16	0.19	0.10
♂2-3	0.44		0.49	0.27	0.16
♂4-5	0.22			0.49	0.38
♂6-8	0.07				0.55
♂≥9	0.02				

Fig. 3 : Chevauchement spatial saisonnier déterminé à l'aide de l'indice de Schoener entre les classes de bouquetins. Les tailles des échantillons saisonniers sont les mêmes que celles des Figures 1 et 2

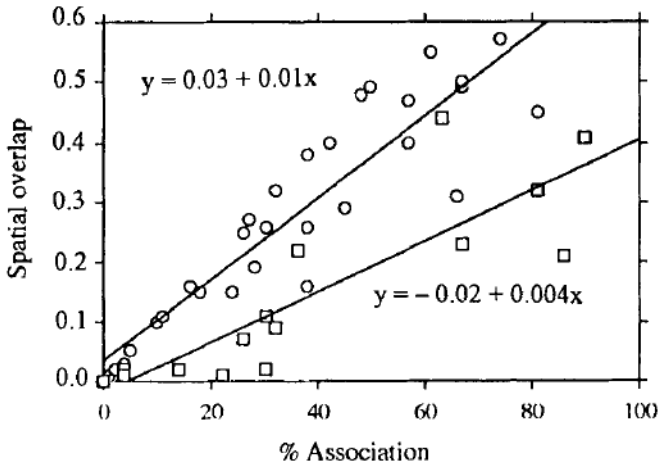


Fig. 4 : Relations entre l'association et le chevauchement spatial entre les femelles et les classes de mâles (carrés), et entre l'association et le chevauchement spatial entre les mâles (cercles) en dehors de la période du rut, chez le bouquetin des Alpes

DISCUSSION

La ségrégation sociale entre les sexes augmentait avec l'âge chez les mâles, comme chez les mouflons sauvages (GEIST 1971 ; BON & CAMPAN 1989 ; FESTA-BIANCHET 1991), tout comme la ségrégation spatiale en dehors de la période du rut. **De plus**, les mâles ont montré une nette tendance à s'associer avec des mâles du même âge (NIEVERGELT 1967), comme cela a été rapporté chez d'autres ongulés (BON et al. 1993*b*). À notre connaissance, aucune augmentation de la ségrégation spatiale avec l'âge chez les mâles, contredisant notre quatrième affirmation, n'a été rapportée.

Les mâles d'un an ont presque toujours été observés en compagnie de femelles, comme l'a rapporté NIEVERGELT (1967), ce qui a entraîné un fort chevauchement spatial, comme chez le bouquetin Espagnol, *Capra pyrenaica* (Escos & ALADOS 1992) et le chamois alpin (HAMR 1984). NIEVERGELT (1967) avait déjà mentionné que les bouquetins mâles se séparaient progressivement des groupes de femelles en hiver. Une grande partie des mâles se

trouvait dans les groupes de femelles à la fin du rut (janvier-février), probablement parce qu'ils se déplaçaient moins que pendant le rut, lorsqu'ils recherchent des femelles réceptives, comme chez les caprins (GEIST 1971 ; HOGG 1987 ; Fox et al. 1992 ; BON et al. 1993*a*). Mais cela ne peut expliquer pourquoi les mâles âgés ≤ 5 ans restent dans les groupes de femelles à la fin de l'hiver et au printemps.

Les mâles et les femelles du mouflon d'Amérique, *Ovis canadensis*, se séparent spatialement pendant l'hiver et utilisent des types d'habitats différents (GEIST & PETOCZ 1977 ; MORGANTINI & HUDSON 1981 ; SHANK 1982 ; TILTON & WILLARD 1982). La séparation spatiale entre les sexes pourrait résulter d'une compétition indirecte. La taille des bouchées étant proportionnelle à la largeur des incisives, qui dépend du poids corporel $BW^{0,33}$ et des besoins énergétiques $BW^{0.75}$, les mâles ne seraient pas en mesure de satisfaire leurs besoins métaboliques dans des habitats où la disponibilité alimentaire est faible par rapport à celle des femelles (CLUTTON-BROCK et al. 1987 ; ILLIUS & GORDON 1987, 1990). Lorsque l'herbe est très courte, les mâles seraient moins à même d'assurer leur apport énergétique que les femelles. Le retard dans l'association hivernale entre mâles et femelles chez les bouquetins était inattendu, car la compétition alimentaire devrait atteindre son apogée, les terrains disponibles et les ressources alimentaires étant réduits. Toutes les classes d'âge et de sexe utilisaient des types d'habitats similaires à Bargy (VILLARET & BON, données non publiées), contrairement à ce qui a été observé chez les mouflons d'Amérique. Bien que les bouquetins se concentraient sur les versants rocheux et herbeux exposés au sud à basse altitude, ils se trouvaient souvent sur des terrains enneigés et ont peut-être été contraints d'occuper les mêmes zones (SCHALLER 1977). **Cependant**, les mâles âgés ≥ 6 ans étaient rarement observés dans des groupes mixtes et utilisaient des zones distinctes de celles des femelles, de sorte que le regroupement des mâles plus jeunes avec les femelles reflétait probablement une transition entre les choix sociaux et spatiaux des juvéniles et ceux des adultes, comme le montre le cas du mouflon Européen, *Ovis gmelini* (DUBOIS et al. 1993).

Au printemps, les femelles restaient près des falaises tandis que les mâles profitaient de l'herbe nouvellement poussée (VILLARET & BON, données non publiées), comme chez le mouflon d'Amérique (FESTA-BIANCHET 1988). Pendant la migration altitudinale, certains mâles âgés ≥ 4 ans s'associaient aux femelles avant d'atteindre les prairies alpines estivales, mais dans les zones périphériques de leurs territoires respectifs. **En conséquence**, la ségrégation sociale et spatiale entre les sexes atteignait son maximum en été. Une telle ségrégation sexuelle a également été observée chez le chamois des Alpes, *Rupicapra rupicapra*, mais l'habitat estival des femelles se composait principalement de prairies alpines (HAMR 1985 ; SHANK 1985), fournissant un régime riche en protéines et pauvre en fibres, comme le montrent FERRARI et al. (1988) chez le chamois des Apennins, *Rupicapra pyrenaica ornata*. Les étagnes étaient confinées à des terrains **sous-optimaux**, probablement pour éviter les bergers, les chiens domestiques et les touristes (VILLARET & BON, données non publiées), comme c'est le cas pour le bouquetin Espagnol (ALADOS 1985). Bien que les femelles aient été moins confinées à des terrains escarpés et accidentés à la fin de l'été et au début de l'automne qu'au printemps, les ségrégations sociales et spatiales entre les sexes ont été maintenues. FRANCISCI et al. (1985) ont montré que même en utilisant des territoires communs en été, les mâles et les femelles ne se regroupaient pas.

Le **chevauchement** spatial et l'association entre les mâles diminuaient progressivement avec la différence d'âge, avec un pic au printemps et en été. **Au printemps**, la plupart des mâles âgés de 2 à 3 ans ont été observés dans des groupes de femelles, puis ont utilisé des zones communes avec les femelles, ce qui semble contradictoire d'un point de vue énergétique. Au cours des premières années de vie, la croissance corporelle des mâles est maximale (NIEVERGELT 1967), monopolisant probablement la majeure partie de l'énergie assimilée. Les jeunes mâles sont exposés à un risque élevé de mortalité (CLUTTON-BROCK et al. 1985 ; FESTA-BIANCHET 1989) et sont plus sensibles à la pénurie alimentaire (LEBERG & SMITH 1993). Ils pouvaient rester plus longtemps dans les territoires des femelles car la largeur de leurs incisives et leurs besoins énergétiques étaient similaires à ceux des femelles. **Cependant**, une ségrégation écologique a été observée entre les mâles d'un an et ceux âgés de 2 à 3 ans. VILLARET & BON (données non publiées) ont montré que les mâles âgés de 2 à 3 ans se trouvaient aussi bien dans les zones rocheuses que dans les zones herbeuses, comme les mâles plus âgés. **En été**, ils étaient moins souvent observés avec les femelles et utilisaient davantage les zones des mâles plus âgés. Ils ne s'associaient donc probablement aux femelles que dans les meilleures zones. Les mâles d'un an utilisaient principalement les zones rocheuses, plus que les femelles, ce qui suggère que d'autres facteurs les incitaient à utiliser ce type d'habitat.

Une **ségrégation spatiale** entre les classes d'âge des mâles âgés de 4 ans ou plus a également été observée, mais dans une moindre mesure. Les besoins énergétiques diffèrent probablement légèrement entre les mâles âgés de 4 ans ou plus. **Par conséquent**, les ségrégations sociales et spatiales entre les mâles adultes résultent plus probablement de leur tendance à se regrouper avec des mâles du même âge, combinée à la tendance plus forte des plus jeunes à s'associer avec les femelles.

L'association de mâles d'âge similaire peut résulter de préférences sociales. BON (1992 ; BON & CAMPAN, données non publiées) a indiqué qu'au début de la vie, une différence sexuelle est observée dans le jeu des jeunes ongulés. Les femelles des ongulés sexuellement dimorphiques éviteraient les comportements masculins brutaux, c'est-à-dire les comportements sexuels et agonistiques. Cette incompatibilité comportementale entraînant une ségrégation sociale s'appliquerait également entre les mâles d'âges différents. La plupart du temps, les mâles âgés se comportent de manière agonistique avec les juvéniles ou sont absents de leur environnement social, ce qui peut expliquer pourquoi ces derniers forment souvent des groupes de pairs (BON & CAMPAN, données non publiées). Les interactions sociales qui se produisent pendant les périodes sensibles du développement, lorsque les préférences sociales se mettent en place, pourraient avoir des conséquences à long terme (BOUISSOU & HÖVELS 1976*a, b* ; BOUISSOU & ANDRIEU 1977 ; BYERS 1984 ; TEILLAUD 1986). Cela pourrait expliquer pourquoi les mâles adultes se regroupent avec des mâles du même âge. La séparation sexuelle progressive pourrait refléter la persistance de l'attachement social des mâles aux femelles ou l'attirance sexuelle à mesure que le comportement sexuel des jeunes mâles mûrit progressivement (BON & CAMPAN, données non publiées).

Literature Cited

ALADOS, C. L. 1985: Group size and composition of the Spanish ibex (*Capra pyrenaica* Schinz) in the Sierras of Cazorla and Segura. In: The Biology and Management of Mountain Ungulates (LOVARI, S., ed.). Croom Helm, London. pp. 134—147.

BON, R. 1991: Trajectoires sociales chez le mouflon de Corse: rôle des processus d'attachement dans la sociogenèse. PhD thesis, Paul Sabatier Univ., Toulouse.

— — 1992: Social and spatial sexual segregation of polygamous ungulates: proximate factors. In: Ongulés/Ungulates 91 (SPITZ, F., JANEAU, G., GONZALEZ, G. & AULAGNIER, S., eds) SFEPM–IRGM, Paris–Toulouse, pp. 195—198.

— —, BADIA, J., MAUBLANC, M. L. & RECARTE, J. M. 1993a: Population structure and social grouping of mouflons during the rut. Z. Säugetierkde. **58,** 294—301.

— — & CAMPAN, R. 1989: Social tendencies of the Corsican mouflon *Ovis ammon musimon* in the Caroux–Espinouse (South of France). Behav. Proc. **19,** 57—78.

— —, DUBOIS, M. & MAUBLANC, M. L. 1993b: Does age influence between-rams companionship in mouflon (*Ovis gmelini.*)? Rev. Ecol. (Terre Vie) **47,** 57—64.

BOUISSOU, M. F. & ANDRIEU, S. 1977: Etablissement des relations de dominance–soumission chez les ovins domestiques. IV. Etablissement des relations chez les jeunes. Biol. Behav. **2,** 97—107.

— — & HÖVELS, J. 1976a: Effet des conditions d'élevage sur le comportement des génisses dans une situation de compétition alimentaire. Ann. Zootech. **25,** 213—219.

— — & — — 1976b: Effet d'un contact précoce sur quelques aspects du comportement social des bovins domestiques. Biol. Behav. **1,** 17—36.

BYERS, J. A. 1984: Play in ungulates. In: Play in Animals and Humans (SMITH, P. K., ed.). Blackwell, Oxford. pp. 43—65.

CLUTTON-BROCK, T. H., IASON, G. R. & GUINNESS, F. E. 1987: Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female red deer (*Cervus elaphus*). J. Zool., Lond. **211,** 275—289.

— —, MAJOR, M. & GUINNESS, F. E. 1985: Population regulation in male and female red deer. J. Anim. Ecol. **54,** 831—846.

COLWELL, R. K. & FUTUYMA, D. J. 1971: On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology **52,** 567—576.

DUBOIS, M., QUENETTE, P. Y., BIDEAU, E. & MAGNAC, M. P. 1993: Seasonal range use by European mouflon rams in medium altitude mountains. Acta theriol. **38,** 185—198.

ESCOS, J. & ALADOS, C. L. 1992: Habitat preference of Spanish ibex and other ungulates in Sierras de Cazorla y Segura (Spain). Mammalia **56,** 393—406.

FERRARI, C., ROSSI, G. & CAVANI, C. 1988: Summer food habits and quality of female, kid and subadult Apennine chamois, *Rupicapra pyrenaica ornata* Neumann, 1899 (Artiodactyla, Bovidae). Z. Säugetierkde. **53,** 170—177.

FESTA-BIANCHET, M. 1988: Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. Oecologia **75,** 580—586.

— — 1989: Survival of male bighorn sheep in Southwestern Alberta. J. Wildl. Manage. **53,** 259—263.

— — 1991: The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. Anim. Behav. **42,** 71—82.

FOX, J. L., SINHA, P. S. & CHUNDAWAT, R. S. 1992: Activity patterns and habitat use of ibex in the Himalaya mountains of India. J. Mammal **73,** 527—534.

FRANCISCI, F., FOCARDI, S. & BOITANI, L. 1985: Male and female Alpine ibex: phenology of space use and herd size. In: The Biology and Management of Mountain Ungulates (LOVARI, S., ed.). Croom Helm, London. pp. 124—133.

GAUTHIER, D., MARTINOT, J. P., CHOISY, J. P., MICHALLET, J., VILLARET, J. & FAURE, E. 1991: Le Bouquetin des Alpes. Rev. Ecol. (Terre Vie), Suppl. **6,** 233—275.

GEIST, V. 1971: Mountain Sheep. A Study in Behavior and Evolution. Univ. of Chicago Press, Chicago.

— — & PETOCZ, R. G. 1977: Bighorn sheep in winter: do rams maximize reproductive fitness by spatial and habitat segregation from ewes? Can. J. Zool. **55,** 1802—1810.

HAMR, J. 1984: Home range sizes of male chamois, *Rupicapra rupicapra*, in the Tyrolean Alps, Austria. Acta Zool. Fennica **171**, 293—296.
— — 1985: Seasonal home range size and utilisation by female chamois (*Rupicapra rupicapra* L.) in Northern Tyrol. In: The Biology and Management of Mountain Ungulates (LOVARI, S., ed.). Croom Helm, London. pp. 106—116.
HOGG, J. T. 1987: Intrasexual competition and mate choice in Rocky Mountain bighorn sheep. Ethology **75**, 119—144.
ILLIUS, A. W. & GORDON, I. J. 1987: The allometry of food intake in grazing ruminants. J. Anim. Ecol. **56**, 989—999.
— — & — — 1990: Variation in foraging behaviour in red deer and the consequences for population demography. J. Anim. Ecol. **59**, 89—101.
LEBERG, P. L. & SMITH, M. H. 1993: Influence of density on growth of white-tailed deer. J. Mammal. **74**, 723—731.
MCCULLOUGH, D. R., HIRTH, D. H. & NEWHOUSE, S. J. 1989: Resource partitioning between sexes in white-tailed deer. J. Wildl. Manage. **53**, 277—283.
MORGANTINI, L. E. & HUDSON, R. J. 1981: Sex differential in use of the physical environment by bighorn sheep (*Ovis canadensis*). Can. Field-Nat. **95**, 68—74.
NIEVERGELT, B. 1967: Die Zusammensetzung der Gruppen beim Alpensteinbock. Z. Säugetierkde. **32**, 129—144.
— — 1974: A comparison of rutting behaviour and grouping in the Ethiopian and Alpine ibex. In: The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management (GEIST, V. & WALTHER, F., eds). IUCN Publ. New Ser. 24, Morges. pp. 324—340.
POLIS, G. A. 1984: Age structure component of niche width and intra-specific resource partitioning: can age groups function as ecological species? Am. Nat. **123**, 541—564.
SCHALLER, G. 1977: Mountain Monarchs. Wild Sheep and Goats of the Himalaya. Univ. of Chicago Press, Chicago.
SHANK, C. C. 1982: Age–sex differences in the diets of wintering Rocky Mountain bighorn sheep. Ecology **63**, 627—633.
— — 1985: Inter- and intra-sexual segregation of chamois (*Rupicapra rupicapra*) by altitude and habitat during summer. Z. Säugetierkde. **50**, 117—125.
TEILLAUD, P. 1986: Stratégies alimentaires et statut social chez le sanglier en captivité. Behav. Proc. **12**, 327—347.
TILTON, M. E. & WILLARD, E. E. 1982: Winter habitat selection by mountain sheep. J. Wildl. Manage. **46**, 359—366.