

Association mère-jeune d'un an en fonction de la densité chez le mouflon d'Amérique

Anim. Behav., 1995, 49, 901–910

Density-dependent mother-yearling association in bighorn sheep

NATHALIE L'HEUREUX*, MAURO LUCHERINI*, MARCO FESTA-BIANCHET* & JON T. JORGENSEN†

*Groupe de recherches en écologie, nutrition et énergétique, Département de biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, J1K 2R1 Canada

†Alberta Fish & Wildlife Division, 5920 1A Street SW, Calgary, Alberta, T2H 0G3 Canada

(Received 28 December 1993; initial acceptance 3 February 1994;
final acceptance 8 March 1994; MS. number: A6663R)

Résumé

Les liens mère-fille après le sevrage sont courants chez de nombreux ongulés, mais leur existence chez les ovins fait l'objet de controverses. Chez le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*), à forte densité de population, de solides liens mère-jeune d'un an ont été observés, impliquant principalement des brebis dont l'agneau de l'année était mort à la naissance ou peu après. À faible densité de population, aucun lien mère-jeune d'un an n'a été constaté, quel que soit le statut reproductif de la mère. Les brebis non allaitantes et la plupart des brebis s'occupant d'un nouvel agneau ne s'associaient pas à leurs agneaux d'un an. Le lien mère-agneau d'un an semblait plus fort chez les agnelles que chez les agneaux mâles, tandis que l'âge maternel n'avait aucun effet. Les agnelles associées présentaient une tendance presque significative à un gain de masse plus important et à une masse corporelle plus élevée à la fin de l'été par rapport aux agnelles indépendantes, mais aucune tendance n'a été observée lors de la comparaison entre les agneaux mâles associés et indépendants. Les mères qui restaient avec leurs agneaux d'un an ont pris du poids plus rapidement au cours de l'été que celles qui allaitaient leurs agneaux, et à la fin de l'été, elles étaient plus lourdes que les brebis non allaitantes. **Par conséquent, le maintien du lien après le sevrage ne semblait pas représenter un coût important pour les mères.** Cette étude démontre comment des changements dans les conditions écologiques peuvent entraîner des modifications radicales de l'organisation sociale.

INTRODUCTION

Le maintien du lien social entre la mère et sa progéniture au-delà du sevrage constitue le fondement du système social de nombreuses espèces de mammifères (Eisenberg 1966 ; Wilson 1975). Récemment, les associations familiales post-sevrage chez les ongulés ont fait l'objet d'une attention considérable ; c'est le cas, par exemple, chez le cerf élaphe, *Cervus elaphus* (Guinness et al. 1979 ; Albon et al. 1992), chez le zébu, *Bos indicus* (Reinhardt & Reinhardt 1981), chez la chèvre de montagne, *Oreamnos americanus* (Hutchins 1984) et chez le bison, *Bison bison* (Green et al. 1989). **Ces études indiquent que les mères et leurs filles restent associées après le sevrage, formant dans certains cas des matrilineées distinctes, comparables à celles observées chez de nombreux primates** (Gouzoules & Gouzoules 1987).

Le mouflon d'Amérique, *Ovis canadensis*, et le mouton domestique, *O. aries*, ne semblent toutefois pas correspondre à ce schéma. Festa-Bianchet (1991) a constaté une faible association entre les mères et leurs filles âgées d'un an chez les mouflons d'Amérique, et aucune association entre les mères et leurs filles plus âgées, ni entre les mères et leurs fils âgés d'un an. Les brebis ne tirent peut-être aucun bénéfice de l'association avec leurs proches et semblent attachées à leur groupe de territoire (Festa-Bianchet 1986 ; Lawrence & Wood-Gush 1988), mais pas nécessairement à leurs parents. Lawrence (1990, 1991) a suggéré que l'absence de liens après le sevrage était caractéristique des ovidés sauvages et domestiques, une opinion remise en cause par des rapports indiquant que, dans certains cas, les brebis s'associent à leurs filles sevrées (Hinch et al. 1990 ; Rowell 1991).

Rowell (1991) et Lawrence (1991) ont souligné l'importance des facteurs environnementaux dans la détermination des variations observées dans les liens entre les brebis et leur progéniture. **Cependant**, on sait peu de choses sur la manière dont les changements environnementaux affectent la structure sociale des ongulés sauvages. Lawrence (1991) a suggéré que les moutons sauvages vivent généralement dans des conditions environnementales qui ne favorisent pas les associations post-sevrage entre mères et filles. De toute évidence, les influences environnementales sur les associations entre parents ne peuvent être discernées que lorsque ces associations varient au sein des populations.

Chez les ongulés, les associations familiales prolongées sont susceptibles d'impliquer à la fois des avantages, tels que l'aide dans les interactions sociales (Green et al. 1989), et des inconvénients, tels qu'une concurrence accrue (Clutton-Brock et al. 1982 ; Ozoga & Verme 1984). Il serait particulièrement intéressant d'étudier les circonstances écologiques susceptibles d'entraîner une modification du schéma des liens post-sevrage au sein d'une espèce, ainsi que les conséquences sur le cycle de vie des variations de l'organisation sociale.

Nous analysons ici les effets de la **densité** de population et du statut reproductif maternel sur le lien entre la brebis et son agneau d'un an. **De plus**, nous comparons les associations avec les filles et les fils d'un an, et tentons de déterminer si les associations prolongées constituent une forme d'investissement maternel, impliquant un coût pour la mère, ou de soins maternels, impliquant un bénéfice pour la progéniture mais aucun coût mesurable pour la mère.

Les augmentations de la densité de population peuvent affaiblir ou renforcer les associations parentales post-sevrage selon les circonstances écologiques. Si la nourriture est limitante, ces associations peuvent accroître la concurrence pour le fourrage. Des preuves indiquant qu'une association prolongée avec la progéniture est coûteuse pour les mères ont été mises en évidence chez le cerf élaphe (Clutton-Brock et al. 1982), le wallaby à cou roux (*Macropus rufogriseus*, Johnson 1986) et le bison (Green et al. 1989). Albon et al. (1992) ont rapporté que les liens entre femelles apparentées chez le cerf élaphe s'affaiblissaient à mesure que la densité de population augmentait, peut-être en raison d'une tendance accrue à la dispersion chez les femelles.

Nous nous sommes intéressés à une éventuelle différence entre les sexes dans les schémas d'association mère-jeune d'un an, car une telle différence a été signalée chez de nombreux mammifères (Guinness et al. 1979 ; Greenwood 1980 ; Johnson 1986), mais qu'elle est apparemment faible chez le mouflon d'Amérique (Festa-Bianchet 1991). Clutton-Brock et

al. (1981) ont suggéré que chez certains mammifères présentant un dimorphisme sexuel, si les mères investissent davantage dans leurs fils que dans leurs filles avant le sevrage, elles peuvent continuer à s'occuper de leurs filles pendant une période plus longue, de sorte que l'investissement total dans les deux sexes soit plus ou moins égal.

METHODES

La population de mouflons de montagne de Ram

La zone d'étude, située dans l'ouest de l'Alberta, au Canada (52° N, 115° O), est un affleurement montagneux isolé dans les contreforts des Rocheuses. Les mouflons occupent environ 38 km² d'habitats alpins et subalpins, entre 1 082 et 2 173 m d'altitude. Des prédateurs potentiels du mouflon d'Amérique (puma, *Felis concolor* ; loup, *Canis lupus* ; ours noir, *Ursus americanus* ; coyote, *C. latrans* ; et aigle royal, *Aquila chrysaetos*) ont été observés dans la région, mais l'ampleur de la prédation reste inconnue.

Les mouflons sont capturés entre fin mai et début octobre dans un enclos-piège appâté avec du sel. Depuis 1976, plus de 90% de la population a été marquée individuellement à l'aide de marques auriculaires ou de colliers. Pour plus de détails sur la zone d'étude et les méthodes de capture, voir Jorgenson et al. (1993). De 1972 à 1981, la densité de la population a été maintenue à un faible niveau (95 à 110 mouflons) grâce à des prélèvements annuels de brebis. Jusqu'en 1978, les brebis destinées au prélèvement étaient abattues. Par la suite, elles ont été transférées vers une autre population. Les agneaux rendus orphelins par le prélèvement des brebis ont survécu aussi bien que les agneaux non orphelins (Jorgenson et al. 1993). Les mâles orphelins âgés d'un an pesaient environ 7% de moins que les mâles non orphelins, et il n'y avait aucune différence de poids entre les femelles orphelines et non orphelines âgées d'un an (Festa-Bianchet et al. 1994). Le troupeau est passé à 226 mouflons en 1991 et comptait 195 mouflons en 1992. Les brebis ont été réparties en quatre catégories en fonction de leur statut reproductif : (1) en lactation : brebis dont l'agneau a survécu au moins jusqu'en octobre ; (2) perte néonatale : brebis dont l'agneau est mort à la naissance ou peu après ; (3) perte estivale : brebis dont l'agneau est mort pendant l'été ; et (4) stériles : brebis qui n'ont pas allaité. La lactation a été déterminée pour toutes les brebis marquées en examinant le pis lors de la capture ou en observant les tétées.

Les brebis ont été observées à l'aide de jumelles 10 × 50 et de télescopes 15-40 ×, à des distances comprises entre 10 et 500 m. Les observations comportementales, à l'exception de la composition des groupes, n'ont été enregistrées qu'en 1992 et 1993. Nous avons utilisé le logiciel Statview (Abacus Concepts 1988-1991) pour les analyses statistiques, et toutes les valeurs de probabilité sont bilatérales sauf indication contraire. Nous avons utilisé des statistiques paramétriques pour comparer les poids corporels et des statistiques non paramétriques pour comparer les schémas de comportement, car nous ne savions pas si ces derniers suivaient une distribution normale. La transformation χ^2 des résultats des statistiques non paramétriques est présentée.

Association mère-agneau

De 1978 à 1984 (années de faible densité, avec une population moyenne de 36 brebis en juin), ainsi qu'en 1990, 1992 et 1993 (années de forte densité, avec une population moyenne de 95 brebis en juin), nous avons enregistré l'identité des membres de tous les groupes de

mouflons observés chaque jour. Les groupes étaient définis comme deux mouflons ou plus qui se trouvaient généralement à moins de 50 m les uns des autres et semblaient coordonner leurs activités : ils restaient proches les uns des autres et se déplaçaient dans la même direction. À partir de ces données, nous avons calculé le pourcentage d'association, défini comme le pourcentage d'observations où un agneau d'un an se trouvait dans le même groupe que sa mère (Green et al. 1989 ; Festa-Bianchet 1991). Pour calculer la force des associations individuelles, nous avons utilisé le rapport entre le nombre observé de fois où la mère se trouvait dans le même groupe que son agneau d'un an et le nombre attendu si la mère et l'agneau d'un an étaient répartis de manière indépendante entre les groupes. Cet indice d'association (O/E) a été utilisé par Festa-Bianchet (1991) et peut être calculé si le nombre total d'animaux dans chaque classe d'âge et de sexe au sein de la population est connu. En 1992, tous les indices d'association étaient soit supérieurs à 4, soit inférieurs à 2-5. **Par conséquent**, les valeurs de O/E supérieures à 4 (signifiant que la mère et son agneau d'un an étaient observés dans le même groupe quatre fois plus souvent que ne le laisserait supposer le hasard) ont été considérées comme indicatives d'une association, et nous avons utilisé cette valeur du rapport O/E pour classer les agneaux d'un an dans les catégories « associés » et « indépendants ». Pour vérifier si les mères et les agneaux d'un an étaient significativement associés au sein d'une certaine catégorie (par exemple, les agneaux d'un an mâles ou les brebis non allaitantes), nous avons testé la différence entre le nombre observé et le nombre attendu de fois où chaque dyade mère-agneau d'un an a été observée dans le même groupe, à l'aide de la transformation z des tests de Wilcoxon pour paires appariées à rangs signés (voir Festa-Bianchet 1991 pour plus de détails). Des tests U de Mann-Whitney ont été utilisés pour comparer les indices d'association entre différents groupes d'agneaux d'un an.

Les observations répétées de paires mère-agneau d'un an peuvent ne pas être indépendantes si les groupes avaient tendance à rester stables sur plusieurs jours : la mère et l'agneau d'un an peuvent simplement rester ensemble parce qu'ils étaient attachés à un groupe, et non l'un à l'autre. Afin d'évaluer le risque de non-indépendance des observations répétées d'un même agneau d'un an, nous avons calculé un pourcentage de similitude pour les groupes contenant ce même agneau à des intervalles de réobservation de 2 et 3 jours. Il s'agissait du pourcentage de brebis présentes dans le groupe lors de la première observation et qui s'y trouvaient encore lors de la deuxième observation. Nos calculs ont révélé que les groupes étaient plutôt fluctuants : de 1978 à 1984, le pourcentage moyen ($\pm$ SE) de similitude était de $29,3 \pm 4,7$ après 3 jours, et pour 1990, 1992 et 1993, il était de $21,3 \pm 4,6$ après seulement 2 jours. **Par conséquent**, afin de limiter la non-indépendance des points de données, nous avons exclu les réobservations d'un même agneau d'un an à des intervalles inférieurs à 3 jours entre 1978 et 1984, et à des intervalles inférieurs à 2 jours en 1990, 1992 et 1993. Afin d'exclure les grands groupes dans lesquels la mère et l'agneau d'un an étaient susceptibles de se retrouver ensemble par hasard, nous n'avons retenu que les groupes comprenant moins d'un tiers du nombre total de brebis de la population (Festa-Bianchet 1991). L'intervalle moyen entre les réobservations d'un même agneau d'un an utilisé dans nos analyses était de 13,8 jours entre 1978 et 1984 et de 8,9 jours entre 1990 et 1993.

Proximité mère-agneau d'un an

Les données ont été collectées par échantillonnage par balayage (Altmann 1974), à des intervalles de 15 minutes. La distance en mètres entre la mère et le jeune d'un an a été enregistrée. Parallèlement, nous avons noté l'identité et la distance du voisin le plus proche

de la mère. Un test du chi carré (Sokal & Rolf 1981) a été utilisé pour tester l'hypothèse selon laquelle le jeune d'un an était le voisin le plus proche de la mère plus souvent que ne le laisserait supposer une distribution aléatoire, comme décrit par Hinch et al. (1990). Nous avons comparé, à l'aide d'un test U de Mann-Whitney, la proportion d'observations au cours desquelles des jeunes d'un an indépendants et associés se trouvaient plus près de leur mère que tout autre individu. Pour ces comparaisons, nous n'avons pris en compte que les observations où la mère et le jeune d'un an faisaient partie du même groupe.

Temps de recherche de nourriture et comportement agressif

Nous avons enregistré des données sur le temps de recherche de nourriture lors d'échantillonnages ciblés en 1992 (Altmann 1974). Nous avons observé les jeunes d'au moins 40 minutes, jusqu'à ce qu'ils disparaissent de notre champ de vision, ou pendant un maximum de 2 heures ($\bar{X}$ = 95 minutes), et avons réparti les échantillonnages de manière égale entre l'aube et midi, et entre midi et le crépuscule. Nous avons défini le temps de recherche de nourriture comme le pourcentage du temps d'activité (activités autres que le repos) consacré à la recherche de nourriture (Owen-Smith 1979). Le temps de recherche de nourriture et le pourcentage d'activité n'ont pas été influencés par la durée des échantillonnages ciblés. Nous avons recueilli en moyenne 1 à 9 échantillon ciblé par jeune de un an pour le temps de recherche de nourriture et 2 à 9 échantillons par jeune de un an pour le pourcentage d'activité. Comme nous avons calculé la moyenne des échantillonnages ciblés répétés sur un même individu avant l'analyse statistique, la taille des échantillons correspond au nombre d'individus observés. Nous avons calculé le taux d'agressions subies par heure et comparé les jeunes de un an associés et indépendants à l'aide d'un test *U* de Mann-Whitney.

Masse et gain de masse

La masse corporelle de toutes les classes de sexe-âge a augmenté au cours de l'été. Afin de comparer la masse corporelle au début et à la fin de l'été, nous avons ajusté la masse corporelle de chaque individu aux mêmes dates. Lorsqu'un mouflon avait été capturé au moins deux fois, nous avons calculé son taux de croissance individuel et ajusté sa masse au 5 juin et au 15 septembre, à condition qu'au moins 40 jours se soient écoulés entre la première et la dernière capture. Pour les individus qui n'ont été capturés qu'une seule fois au cours de l'été (moins de 10% des brebis et des agneaux d'un an), nous avons calculé une régression globale pour la même classe de sexe-âge et utilisé la pente pour ajuster la masse. Nous n'avons calculé la masse ajustée que si une capture était disponible dans les 50 jours suivant la date pour laquelle l'ajustement était effectué ; dans le cas contraire, nous avons exclu l'individu de l'échantillon. Dans la plupart des cas, le délai entre la masse ajustée et la masse mesurée était inférieur à 10 jours pour le 5 juin et inférieur à 20 jours pour le 15 septembre. Le gain de masse corporelle de la plupart des agneaux d'un an étant linéaire (Fig. 1), nous avons utilisé les régressions de la masse en fonction de la date. La masse corporelle des brebis augmentait de manière quadratique, atteignant généralement un plateau entre fin juillet et début septembre. La régression de la masse des brebis en fonction de la racine carrée de la date (en prenant le 25 mai comme jour 1) était linéaire (Fig. 1), et nous l'avons utilisée pour ajuster la masse des brebis. Nous avons exclu toutes les brebis de 2 ans et de 3 ans en 1992, car aucune n'avait mis bas l'année précédente et n'avait donc pas de progéniture âgée d'un an. Nous avons calculé la variation de masse hivernale en soustrayant la masse ajustée à la mi-septembre de la masse ajustée au début du mois de juin de l'année suivante, et la variation de

masse annuelle comme étant la différence entre les masses à la mi-septembre d'années consécutives.

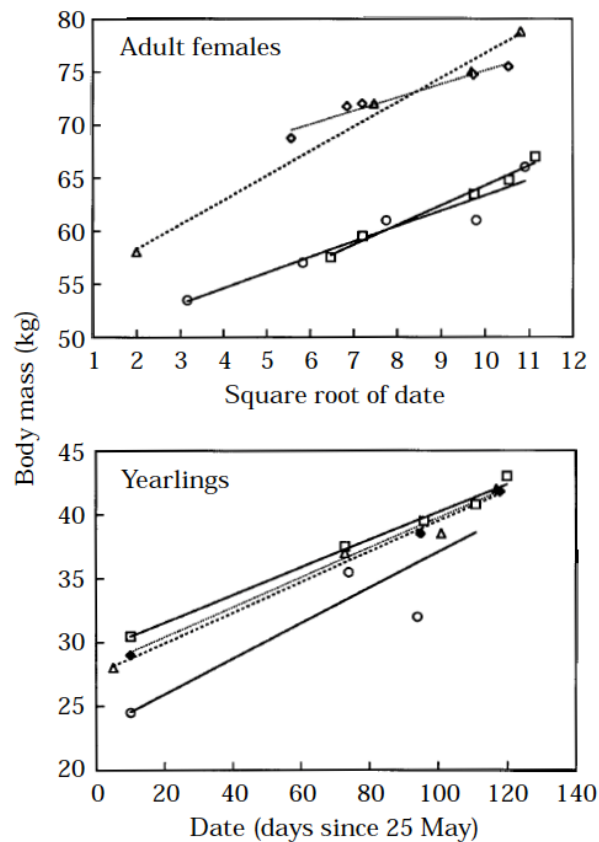


Figure 1. Augmentation de la masse corporelle de mouflons bighorn individuels à la fin du printemps et pendant l'été à Ram Mountain, en Alberta, en 1992. Les individus ont été choisis au hasard parmi ceux ayant été capturés le plus grand nombre de fois

RESULTATS

Effet de la densité sur l'association

Entre 1978 et 1984, la population de Ram Mountain présentait une faible densité (31 à 47 brebis). Sur les 65 duos « agneau d'un an – mère » pour lesquels au moins quatre observations valides étaient disponibles, seuls trois présentaient des indices d'association supérieurs à 4 (**Tableau 1**). **Dans l'ensemble**, aucune association significative n'a été observée entre les mères et leurs agneaux d'un an, car le nombre de fois où elles se trouvaient dans le même groupe ne différait pas de ce à quoi on aurait pu s'attendre si elles avaient été réparties de manière aléatoire les unes par rapport aux autres (Test de Wilcoxon : $z = -0,33$, $N = 65$, $P > 0,7$). En 1990, la taille de la population était plus importante (83 brebis), mais aucune association n'était néanmoins évidente (Test de Wilcoxon : $z = -0,77$, $N = 25$, $P > 0,4$; **Tableau 1**). La différence d'association mère-jeune agneau entre les années de faible densité et 1990 n'était pas significative (Test U de Mann-Whitney : $z = -0,31$, $P > 0,7$).

En 1992, les agneaux d'un an et leurs mères se trouvaient plus souvent dans le même groupe que ne le prévoyait un modèle aléatoire (Test de Wilcoxon : $z = -2,71$, $N = 23$, $P = 0,007$). Sur les 23 agneaux d'un an dont la mère était connue en 1992, 10 étaient associés à leur mère (**Tableau 1**). En 1992, l'indice d'association mère-jeune pour l'ensemble des jeunes était plus élevé que lors des années de faible densité (Test U de Mann-Whitney : $z = -2,65$, $P = 0,008$).

ou qu'en 1990 ($\chi = -2,17$, $P = 0,03$). L'augmentation de l'association mère-jeune de un an a fait suite à un certain nombre de changements dans la dynamique des populations qui suggéraient une diminution de la disponibilité des ressources. En 1992, on comptait 102 brebis, soit une augmentation de 23% par rapport à 1990. Aucune des brebis âgées de 3 ans n'a réussi à se reproduire, 43,8% des brebis étaient stériles (contre 17,7% en 1990) et seules 23,6% étaient en lactation (45,2% en 1990 ; test de fréquence des différentes classes de reproduction des brebis : $G = 13,48$, $df = 3$, $P < 0,002$). **De plus**, les agnelles d'un an de 1990 ont pris plus de poids pendant l'été que celles de 1992. Les femelles ont pris en moyenne ($\pm$ SE) 169 ± 9 g/jour en 1990 et 127 ± 15 g/jour en 1992 ($t = 2,54$, $df = 26$, $P = 0,009$), les mâles 169 ± 15 g/jour en 1990 et 138 ± 9 g/jour en 1992 ($t = 1,71$, $df = 17$, $P = 0,053$).

En 1993, on comptait 99 brebis et seuls trois des cinq agneaux d'un an ayant survécu avaient encore une mère en vie. Un agneau d'un an n'a pas été observé suffisamment souvent pour calculer le rapport O/E, et seul l'un des deux autres agneaux d'un an était associé à sa mère (Tableau 1).

Tableau 1. Fréquence des associations (nombre d'associations/nombre total et indice d'association $\pm$ SE) entre les jeunes de un an et les différentes catégories de brebis de mouflon d'Amérique au cours des années de faible densité (1978-1984), en 1990 et en 1992 à Ram Mountain, en Alberta

Ewe reproductive status	1978-1984		1990		1992		1993	
	Associated	Index	Associated	Index	Associated	Index	Associated	Index
Lactating	2/57	1.22 ± 0.31	1/13	1.87 ± 0.78	0/7	0.74 ± 0.35	1/2	6.16 ± 3.07
Neonatal yeld	1/6	3.09 ± 2.03	0/6	0.81 ± 0.43	10/10	6.60 ± 2.24	—	—
Summer yeld	0/1	0.51	0/3	0.19 ± 0.23	0/1	1.10	—	—
Barren	0/1	3.01	0/3	2.02 ± 1.65	0/5	1.23 ± 0.76	—	—
Total	3/65	1.42 ± 0.28	1/25	1.43 ± 0.33	10/23	3.41 ± 0.63	1/2	6.16 ± 3.07

See text for definition of association.

Effet du sexe des agneaux d'un an sur l'association

Au cours des années de faible densité, aucune différence n'a été observée dans les associations mère-jeune agneau entre les jeunes agneaux mâles ($N = 26$) et femelles ($N = 39$) (Test U de Mann-Whitney : $\chi = -0,56$, $P > 0,5$). En 1990, les femelles ($N = 18$) semblaient être plus souvent avec leur mère que les mâles ($N = 7$; $\chi = -2,27$, $P = 0,023$). **Cependant**, ni les femelles ni les mâles ne présentaient d'association significative avec leur mère (test de Wilcoxon : mâles : $\chi = -1,01$, $P > 0,3$; femelles : $\chi = -1,46$, $P > 0,1$).

En 1992, les jeunes d'un an se trouvaient dans le même groupe que leur mère dans 44% des observations valides pour les mâles et dans 53% des observations valides pour les femelles. Les jeunes femelles d'un an ont été observées plus fréquemment près de leur mère que tout autre individu que les jeunes mâles d'un an (Test U de Mann-Whitney : $\chi = -2,09$, $N_1 = 5$, $N_2 = 5$, $P = 0,037$). **Cependant**, ni la comparaison des valeurs de l'indice d'association (Test U de Mann-Whitney : $\chi = 1,08$, $N_1 = 11$, $N_2 = 12$, $P > 0,2$) ni celle de la distance moyenne par rapport à la mère ($t = -1,76$, $df = 8$, $P = 0,058$) n'ont révélé de différences significatives entre les sexes.

Proximité des jeunes d'un an par rapport à leur mère

L'appartenance à un même groupe n'implique pas nécessairement une association comportementale entre les jeunes d'un an associés et leurs mères. C'est pourquoi, en 1992, nous avons comparé la fréquence à laquelle les jeunes d'un an associés et indépendants étaient le voisin le plus proche de leur mère lorsque le jeune et la mère se trouvaient dans le même groupe. Les agneaux d'un an associés étaient le voisin le plus proche de leur mère plus souvent que ne le laisserait supposer le hasard ($\chi^2 = 29 - 3$, $df = 8$, $P = 0,0003$). Ce n'était pas le cas pour les agneaux d'un an indépendants ($\chi^2 = 0,14$, $df = 3$, $P > 0,09$) lorsqu'ils se trouvaient dans des groupes comprenant leur mère. Les agneaux d'un an associés se trouvaient plus souvent plus près de leur mère que n'importe quel autre mouton que les agneaux d'un an indépendants (Test U de Mann-Whitney : $z = -2,16$, $N_1 = 9$, $N_2 = 4$, $P = 0,031$).

Les brebis et leurs agneaux d'un an associés semblaient entretenir activement un lien entre eux. Par exemple, lorsqu'un membre du duo était pris au piège, l'autre s'approchait souvent du piège et les deux émettaient des vocalisations, d'une manière similaire aux appels de contact entre les brebis et leurs agneaux. Le piégeage perturbait souvent la composition des groupes, et une fois libérées, les mères et leurs agneaux d'un an se cherchaient activement. Ces schémas comportementaux étaient évidents en 1992, mais n'avaient jamais été observés auparavant dans cette population.

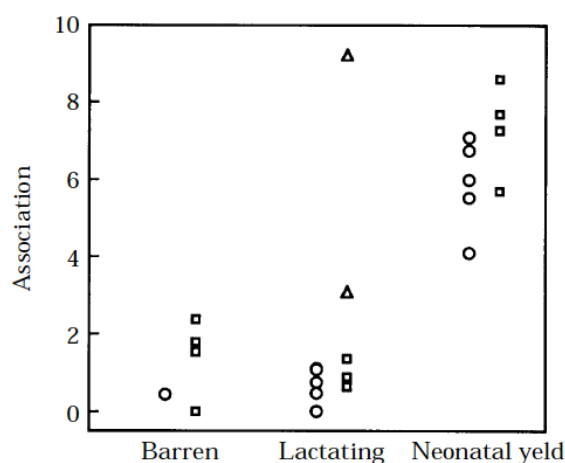


Figure 2. Association (rapport entre le nombre d'observations de la mère dans le même groupe que son agneau d'un an et le nombre attendu si la mère et l'agneau d'un an étaient répartis indépendamment entre les groupes) pour différents agneaux d'un an de mouflons d'Amérique en fonction du statut reproductif de leur mère en 1992 (rond : mâles ; carré : femelles) et en 1993 (triangle : femelles).

Effet de l'âge des brebis et de leur statut reproductif sur l'association

Jusqu'en 1990, les rares associations observées semblaient réparties de manière homogène parmi les brebis présentant différents statuts reproductifs, mais en 1992, tous les agneaux d'un an associés l'étaient à des brebis ayant perdu leur agneau nouveau-né (Tableau 1, Fig. 2). L'indice d'association était plus élevé chez les agneaux d'un an dont les mères avaient perdu leur agneau néonatal ($N = 10$) que chez ceux dont les mères étaient stériles ($N = 5$; test U de Mann-Whitney : $z = -3,06$, $P = 0,002$) ou allaitantes ($N = 7$; $z = -3,42$, $P = 0,0006$).

Les agneaux d'un an dont les mères étaient stériles et ceux dont les mères étaient en lactation présentaient des indices d'association similaires en 1992 ($\chi = -0,81$, $P > 0,4$), mais en 1993, un agneau d'un an était associé à sa mère en lactation (Fig. 2). En 1992, aucune différence d'âge n'a été constatée entre les brebis ayant mis bas des agneaux nouveau-nés, les brebis stériles et les brebis allaitantes ayant des agneaux d'un an en vie (Test de Kruskal-Wallis : $H = 2,87$; $P > 0,2$).

Parmi toutes les brebis ayant un agneau d'un an vivant en 1992, aucune différence n'a été constatée quant à l'âge des femelles qui s'associaient à leur agneau d'un an ($N = 10$, $\bar{X} = 8,3$ ans) et de celles qui ne le faisaient pas ($N = 13$, $\bar{X} = 8,2$ ans ; test U de Mann-Whitney : $\chi = -0,22$, $P > 0,8$).

Avantages de la vie en groupe pour les agneaux d'un an

Nous avons pris en compte trois types d'avantages potentiels liés à la vie en groupe : le temps consacré au broutage, le gain de poids et la survie. En 1992, les jeunes d'un an en association n'ont ni passé plus de temps en activité (Test U de Mann-Whitney : $\chi = -1,30$, $N_1 = 9$, $N_2 = 13$, $P > 0,1$) ni subi moins d'actes d'agressivité ($Z = 0,76$, $N_1 = 9$, $N_2 = 7$, $P > 0,4$) que les jeunes d'un an indépendants. Lorsqu'ils étaient actifs, les agneaux d'un an vivant en association ne passaient pas plus de temps à se nourrir que les agneaux d'un an indépendants ($\chi = -1,64$, $N_1 = 9$, $N_2 = 12$, $P > 0,1$). Entre ces deux groupes, aucune différence n'a été constatée en ce qui concerne l'évolution de la masse au cours du premier hiver (de l'âge d'agneau à celui de jeune de un an ; Tableau 2) ni chez les femelles ($t = -0,90$, $df = 5$, $P > 0,2$) ni chez les mâles ($t = 0,38$, $df = 3$, $P > 0,3$).

Tableau 2. Variation moyenne ($\pm$ écart-type) de la masse pendant l'hivernage (de l'âge d'agneau à celui d'animal d'un an), masse au 5 juin et au 15 septembre, et gain de masse estival chez les mouflons d'Amérique âgés d'un an en 1992

Sex	Association	Overwinter mass change (kg)	Mass on 5 June (kg)	Summer daily mass gain (kg)	Mass on 15 September (kg)
Female	Associated	1.0 $\pm$ 0.6 (4)	28.1 $\pm$ 1.2 (5)	0.150 $\pm$ 0.020 (5)	42.7 $\pm$ 1.1 (5)
	Independent	2.1 $\pm$ 1.3 (3)	27.5 $\pm$ 1.5 (7)	0.104 $\pm$ 0.017 (5)	37.4 $\pm$ 3.4 (5)
Male	Associated	1.7 $\pm$ 1.2 (2)	27.8 $\pm$ 2.3 (4)	0.142 $\pm$ 0.013 (4)	44.0 $\pm$ 1.6 (5)
	Independent	0.0 $\pm$ 3.4 (3)	29.3 $\pm$ 1.4 (5)	0.145 $\pm$ 0.010 (4)	46.0 $\pm$ 2.8 (5)

Sample sizes are given in parentheses.

Aucune différence n'a non plus été observée concernant la masse en juin (Tableau 2 ; femelles : $t = 0,34$, $df = 10$, $P > 0,3$; mâles : $t = -0,59$, $df = 7$, $P > 0,2$). Les agnelles d'un an en couple avaient tendance à prendre davantage de masse pendant l'été ($t = 1,72$, $df = 8$, P unilatéral = 0,06) et à peser plus lourd en septembre (Tableau 2 ; $t = 1,50$, $df = 8$, P unilatéral = 0,09) que les femelles indépendantes, mais aucune tendance de ce type n'a été observée chez les mâles (Tableau 1 ; gain de masse : $t = -0,15$, $df = 6$, $P > 0,4$; masse en septembre : $t = -0,63$, $df = 8$, $P > 0,2$). Le gain de masse entre septembre 1991 et septembre 1992 ne différait pas entre les jeunes d'un an en compagnie de leur mère et ceux indépendants (femelles : $t = 0,83$, $df = 4$, $P > 0,2$; mâles : $t = -0,24$, $df = 5$, $P > 0,4$). Des tests unilatéraux étaient justifiés ici, car des études antérieures sur les ongulés suggèrent que les petits tirent

un bénéfice de la présence de leur mère après le sevrage (Clutton-Brock et al. 1982 ; Green et al. 1989).

Sur les 10 jeunes d'un an en association en 1992, sept ont tenté de téter pendant les observations ($N = 25$ tentatives), et trois jeunes d'un an y sont parvenus lors de huit tentatives (la durée moyenne ($\pm$ SE) de tétée était de 10.6 ± 1.2 s). Ces séances de tétée étaient environ 40% plus courtes que celles rapportées pour les agneaux au milieu de l'été par d'autres études sur le mouflon d'Amérique (Geist 1971 ; Festa-Bianchet 1988). **Au cours des observations ciblées, les agneaux d'un an accompagnés de leur mère ont tenté de téter en moyenne toutes les 11h.** Fin août, l'examen des mamelles de sept brebis accompagnées de leurs agneaux d'un an a révélé que du lait pouvait être prélevé chez six d'entre elles. À cette époque, les mamelles des brebis accompagnées de leurs agneaux d'un an semblaient plus petites et plus flasques que celles des brebis allaitant des agneaux. **À la fin du mois d'août, les mamelles des brebis non lactantes avaient complètement régressé.**

La survie jusqu'à l'âge de 2 ans semblait indépendante de la présence de la mère. En raison de la petite taille de l'échantillon, nous avons regroupé les mâles et les femelles : huit des dix agneaux d'un an accompagnés de leur mère et neuf des treize agneaux d'un an indépendants ont survécu jusqu'en juin 1993 (Test exact de Fisher : $P > 0,2$).

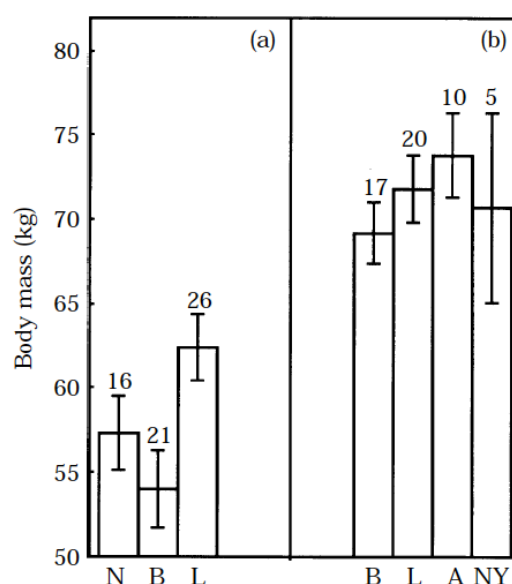


Figure 3. Masse ($\pm$ écart-type) le (a) 5 juin et le (b) 15 septembre chez des brebis de mouflon d'Amérique présentant différents statuts reproductifs en 1992. **N** : agneau nouveau-né ; **B** : stérile ; **L** : allaitante ; **A** : accompagnée d'un agneau d'un an ; **NY** : sans agneau d'un an

Coût de la vie en commun pour les mères

Nos analyses n'ont pas montré d'effet de la vie en commun entre la mère et l'agneau d'un an sur la masse corporelle maternelle. **En juin**, la masse des brebis variait en fonction de leur statut reproductif (Fig. 3 ; $F_{2,60} = 19.0$, $P = 0,0001$). **D'après les tests post-hoc de Scheffé, les brebis allaitantes étaient plus lourdes que les brebis stériles et celles ayant mis bas récemment.** Pour tester les différences de gain de masse estival et de masse en septembre (Fig. 3), nous avons considéré les mères d'agneaux d'un an associés séparément des autres brebis ayant mis bas récemment. Le gain de masse estival variait entre les quatre groupes de brebis ($F_{3,53} = 6,2$, $P = 0,001$). **Les brebis accompagnées d'agneaux d'un an ont pris plus de**

poids ($\bar{X} \pm SE = 15,9 \pm 0,96$ kg) que les brebis allaitantes ($9,9 \pm 1,25$ kg) ; les brebis non gestantes ont également pris plus de poids ($15,4 \pm 1,02$ kg) que les brebis allaitantes. La régression du gain de masse estival sur l'indice d'association de la mère pour les brebis accompagnées n'était pas significative ($r^2 = 0,12$, $P > 0,3$). **En septembre**, la masse des brebis variait en fonction de leur statut reproductif (Fig. 3 ; $F_{3,18} = 3,1$, $P = 0,036$), mais la seule différence significative entre deux groupes était que les brebis accompagnées étaient plus lourdes que les brebis non gestantes.

DISCUSSION

Jusqu'à ce que la population étudiée atteigne une très forte densité, nos résultats ont confirmé les conclusions antérieures selon lesquelles le système social typique des ovidés ne comporte pas de lien fort entre les mères et leurs filles après le sevrage (Lawrence 1990 ; Festa-Bianchet 1991). **À forte densité**, cependant, nous avons observé des liens étroits entre les mères et leurs agnelles d'un an, en particulier chez les mères qui avaient mis bas un nouvel agneau mais l'avaient perdu. Nous émettons l'hypothèse que la caractéristique la plus significative de ces brebis était qu'elles disposaient de lait (contrairement aux brebis stériles) et n'en avaient pas besoin pour s'occuper d'un nouvel agneau (contrairement aux brebis allaitantes). Bien que la tétée par les agneaux d'un an fût peu fréquente, nous avons tout de même observé certains agneaux d'un an associés téter ou tenter de téter. Le fait que nous ayons encore pu extraire du lait des mamelles de leurs mères en août suggère fortement que les agneaux d'un an associés obtenaient un peu de lait, car en l'absence de stimuli de tétée, le lait disparaît en quelques semaines (observation personnelle). Geist (1971) et Stevens & Goodson (1993) ont rapporté des cas de tétée chez des agneaux d'un an au sein de deux groupes de brebis mouflons qu'ils ont qualifiés de « mauvaise qualité », présentant un faible taux de survie des agneaux. La tétée par les agneaux d'un an est inhabituelle chez les mouflons d'Amérique : elle n'a pas été observée dans la population de Sheep River (Festa-Bianchet 1991, observation personnelle), ni dans celle de Ram Mountain avant 1992.

Plusieurs éléments suggèrent qu'en 1992, la nourriture commençait à se raréfier pour la population de Ram Mountain. **Par exemple, le succès reproductif des brebis et le gain de poids des agneaux d'un an étaient inférieurs à ceux de 1990, et la densité de population avait plus que doublé depuis 1978.** Nous émettons l'hypothèse que ce changement d'organisation sociale était lié à l'augmentation de la densité de population. **Les mouflons d'Amérique pourraient renforcer leur sociabilité et leur proximité spatiale avec leurs proches lorsque la densité de population est élevée**, contrairement au cerf élaphe chez lequel la proximité entre parents (mais surtout entre mères et filles âgées de plus d'un an) diminuait à forte densité (Albon et al. 1992). **Nos résultats corroborent les observations de Geist (1971) et de Hutchin (1984) selon lesquelles, chez certains ongulés, le maintien prolongé des liens mère-progéniture est plus fréquent lorsque la densité de population est élevée et que la reproduction est plus difficile.**

Dans la population migratrice de mouflons étudiée par Festa-Bianchet (1991), les filles âgées d'un an s'associaient davantage aux brebis allaitantes qu'aux brebis stériles ou ayant déjà mis bas. Festa-Bianchet (1991) a suggéré que la faible association mère-fille était davantage due à une similitude dans la dispersion saisonnière qu'à un lien social : les agnelles d'un an peuvent hériter du schéma saisonnier d'utilisation de l'aire de répartition de leur mère, et si celle-ci

n'était pas en période de lactation, elle pouvait modifier son schéma de dispersion, réduisant ainsi les chances de se trouver au même endroit que sa fille.

Plusieurs auteurs ont décrit les liens entre mères et biches d'un an comme des associations post-sevrage (Johnson, 1986 ; Green et al., 1989 ; Rowell, 1991) et l'allaitement par des biches d'un an a été observé chez de nombreux ongulés (par exemple, le caribou, *Rangifer tarandus* : Lent, 1966 ; le buffle du Cap, *Syncerus caffer* : Sinclair, 1977). Clutton-Brock et al. (1982) ont suggéré que même si la quantité de lait reçue par les jeunes cerfs élaphe d'un an était faible, elle pouvait avoir un effet positif sur leur croissance. Hutchins (1984) a rapporté que 64% des jeunes chèvres de montagne d'un an associées à leur mère tentaient de têter, mais qu'une seule mère sur les dix examinées était en période de lactation. Il a suggéré que de nombreuses séances de tétée des jeunes chèvres de montagne d'un an n'étaient pas nutritives. Dans notre étude, la plupart des brebis qui restaient avec leurs agneaux d'un an étaient en lactation tout au long de l'été, et les agneaux d'un an semblaient obtenir au moins un peu de lait.

Nos résultats suggèrent que seules les femelles d'un an pourraient tirer profit de la présence auprès de leur mère, car chez les mâles d'un an, la présence auprès de la mère n'a eu aucun effet ni sur le gain de masse, ni sur la masse à la fin de l'été. S'il y avait un quelconque avantage pour les mâles, nous n'avons pas été en mesure de le détecter. Ce résultat est cohérent avec la tendance à une association plus forte avec la mère chez les femelles d'un an que chez les mâles (Geist 1971 ; Festa-Bianchet 1991).

Une association prolongée avec la mère pourrait profiter aux jeunes d'un an par le biais de différents mécanismes. Chez le bison, Green et al. (1989) ont suggéré que les femelles tiraient profit de l'association post-sevrage grâce à une position plus centrale au sein du groupe (réduisant le risque de prédation) et à moins de déplacements par des congénères (améliorant l'efficacité de la recherche de nourriture) par rapport aux jeunes femelles qui ne restaient pas avec leur mère. Nos résultats suggèrent toutefois que les jeunes d'un an restés avec leur mère n'avaient ni un temps de recherche de nourriture plus long, ni un taux d'agressivité plus faible que les jeunes d'un an indépendants.

Il se peut également que les associations post-sevrage constituent des manifestations non nutritionnelles de l'instinct maternel (Ewer 1968). La mère et le jeune d'un an peuvent rester ensemble simplement parce qu'ils ne disposent d'aucun mécanisme comportemental conduisant à la séparation, mais le maintien de cette association n'implique peut-être ni avantage ni coût pour eux. Cette **hypothèse** n'explique toutefois pas pourquoi les jeunes d'un an ne s'associaient pas à des mères stériles.

Les mères devraient sevrer leur progéniture lorsque le coût de l'allaitement dépasse les avantages pour leur aptitude reproductive (Trivers 1974). **Par conséquent**, si la relation post-sevrage apporte certains avantages à la progéniture et n'entraîne que de faibles coûts pour les mères, ces dernières pourraient encourager cette association (Green et al. 1989). On pourrait s'attendre à ce que les femelles qui ne s'occupent pas d'un petit de l'année maintiennent un lien avec leur progéniture âgée d'un an (Guinness et al. 1979 ; Hutchins 1984 ; Green et al. 1989). Dans notre population, **cependant**, les agneaux d'un an s'associaient aux brebis ayant mis bas récemment, mais pas aux brebis stériles. Deux raisons peuvent expliquer cette différence : soit les brebis stériles étaient incapables de s'occuper de

leurs agneaux d'un an en raison de leur très mauvais état corporel, soit les agneaux d'un an ne s'associaient pas à des mères incapables de leur fournir du lait.

Au début de l'été, les brebis ayant mis bas récemment étaient plus légères que les brebis allaitantes et semblaient plus lourdes que les brebis stériles. **Cependant**, toutes les brebis stériles n'étaient pas particulièrement petites au début de l'été, et les brebis qui s'associaient à leurs agneaux d'un an ne semblaient pas subir de coût en termes de croissance corporelle. Nos données suggèrent que les associations prolongées constituent une forme de soins maternels et non d'investissement maternel, contrairement à la prédiction selon laquelle, en présence d'une concurrence alimentaire, l'association avec une progéniture sevrée serait coûteuse pour les femelles (Clutton-Brock et al., 1981).

Notre étude apporte un éclairage sur les résultats contradictoires de différentes études portant sur l'association mère-progéniture chez les ovidés. Lawrence (1991) et Rowell (1991) ont suggéré que la variabilité de l'organisation sociale était liée à des facteurs tels que l'espace disponible et le risque de prédation. Nous suggérons que les facteurs environnementaux les plus importants influençant l'association mère-progéniture sont la disponibilité des ressources et la démographie. Dans la plupart des cas, il ne semble pas y avoir de liens prolongés après le sevrage entre les brebis et leur progéniture (Festa-Bianchet 1991 ; Lawrence 1991), **car ces liens ne semblent profiter ni à la mère ni à la progéniture. À forte densité de population, cependant, les agneaux d'un an peuvent rester avec leur mère, en particulier si les agneaux nouveau-nés présentent un certain taux de mortalité.**

La présence ou l'absence de liens post-sevrage chez les ovins semble constituer un trait comportemental plastique dépendant de l'environnement. Il est nécessaire de poursuivre l'étude des variations de l'organisation sociale au sein de différentes populations et à différentes densités de population afin d'évaluer les conséquences à long terme de ces variations sur la croissance, la survie et le succès reproductif des individus.

REFERENCES

- Albon, S. D., Staines, H. J., Guinness, F. E. & Clutton-Brock, T. H. 1992. Density-dependent changes in the spacing behaviour of female kin in red deer. *J. Anim. Ecol.*, **61**, 131–137.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49**, 227–267.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. & Guinness, F. E. 1981. Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals. *Nature, Lond.*, **289**, 487–489.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. 1982. *Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes*. Chicago: University of Chicago Press.
- Eisenberg, J. F. 1966. The social organization of mammals. *Handb. Zool.*, **10**, 1–92.
- Ewer, R. F. 1968. *Ethology of Mammals*. New York: Plenum Press.
- Festa-Bianchet, M. 1986. Seasonal dispersion of overlapping mountain sheep ewe groups. *J. Wildl. Mgmt*, **50**, 325–330.

- Festa-Bianchet, M. 1988. Nursing behaviour of sheep: correlates of ewe age, parasitism, lamb age, birthdate and sex. *Anim. Behav.*, **36**, 1445–1454.
- Festa-Bianchet, M. 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav.*, **42**, 71–82.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J. T. & Wishart, W. D. 1994. Early weaning in bighorn sheep, *Ovis canadensis*, affects growth of males but not of females. *Behav. Ecol.*, **51**, 21–27.
- Geist, V. 1971. *Mountain Sheep*. Chicago: University of Chicago Press.
- Gouzoules, S. & Gouzoules, H. 1987. Kinship. In: *Primate Societies* (Ed. by B. B. Smuts, R. W. Wrangham, D. L. Cheney, T. T. Struhsaker & R. M. Seyfarth), pp. 229–305. Chicago: University of Chicago Press.
- Green, W. C. H., Griswold, J. G. & Rothstein, A. 1989. Post-weaning associations among bison mothers and daughters. *Anim. Behav.*, **38**, 847–858.
- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.*, **28**, 1140–1162.
- Guinness, F. E., Hall, M. J. & Cockerill, R. A. 1979. Mother-offspring association in red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. *Anim. Behav.*, **27**, 536–544.
- Hinch, G. N., Lynch, J. J., Elwin, R. L. & Green, G. C. 1990. Long-term associations between Merino ewes and their offspring. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **27**, 93–103.
- Hutchins, M. 1984. The mother-offspring relationship in mountain goats (*Oreamnos americanus*). Ph.D. thesis, University of Washington, Seattle.
- Johnson, C. N. 1986. Philopatry, reproductive success of females, and maternal investment in the red-necked wallaby. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **19**, 143–150.
- Jorgenson, J. T., Festa-Bianchet, M. & Wishart, W. D. 1993. Harvesting bighorn ewes: consequences for population size and trophy ram production. *J. Wildl. Mgmt.*, **57**, 429–435.
- Lawrence, A. B. 1990. Mother-daughter and peer relationships of Scottish hill sheep. *Anim. Behav.*, **39**, 481–486.
- Lawrence, A. B. 1991. Mother-daughter bonds in sheep. *Anim. Behav.*, **42**, 683–685.
- Lawrence, A. B. & Wood-Gush, D. G. M. 1988. Home range behaviour and social organisation of Scottish blackface sheep. *J. appl. Ecol.*, **25**, 25–40.
- Lent, P. C. 1966. Calving and related social behaviour in the barren-ground caribou. *Z. Tierpsychol.*, **23**, 701–756.
- Owen-Smith, N. 1979. Assessing the foraging efficiency of a large herbivore, the kudu. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, **9**, 102–110.
- Ozoga, J. J. & Verme, L. J. 1984. Effect of family-bond deprivation on reproductive performance in female white-tailed deer. *J. Wildl. Mgmt.*, **48**, 1326–1334.
- Reinhardt, V. & Reinhardt, A. 1981. Cohesive relationships in a cattle herd (*Bos indicus*). *Behaviour*, **77**, 121–151.
- Rowell, T. E. 1991. Till death us do part: long-lasting bonds between ewes and their daughters. *Anim. Behav.*, **42**, 681–682.
- Sinclair, A. R. E. 1977. *The African Buffalo: A Study of Resource Limitation of Populations*. Chicago: University of Chicago Press.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. 2nd edn. San Francisco: W. H. Freeman.
- Stevens, D. R. & Goodson, N. J. 1993. Assessing effects of removals for transplanting on a high-elevation bighorn sheep population. *Conserv. Biol.*, **7**, 908–915.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool.*, **14**, 249–264.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press.