



HAL
open science

**SYNDROME D'INSULARITÉ DANS UNE
POPULATION RÉCENTE DE MOUFLONS (OVIS
MUSIMON) DES ÎLES KERGUELEN** Insularity
syndrome in a récent population of mouflons (Ovis
musimon) in the Kerguelen Islands

P Boussès, D Reale

► **To cite this version:**

P Boussès, D Reale. SYNDROME D'INSULARITÉ DANS UNE POPULATION RÉCENTE DE MOUFLONS (OVIS MUSIMON) DES ÎLES KERGUELEN Insularity syndrome in a récent population of mouflons (Ovis musimon) in the Kerguelen Islands. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1996, pp.285-290. hal-03100702

HAL Id: hal-03100702

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03100702>

Submitted on 6 Jan 2021

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

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

SYNDROME D'INSULARITÉ DANS UNE POPULATION RÉCENTE DE MOUFLONS (*Ovis musimon*) DES ÎLES KERGUELEN

Insularity syndrome in a recent population of mouflons (Ovis musimon) in the Kerguelen Islands

P. BOUSSÈS, D. REALE

Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, Muséum National d'Histoire Naturelle, (UMR Ecobio, CNRS), 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris, France

OVIS MUSIMON
KERGUELEN
SYNDROME D'INSULARITÉ
DENSITÉ
BIOMÉTRIE

RÉSUMÉ. – La population de Mouflons (*Ovis musimon*) établie sur l'île Haute, dans l'archipel subantarctique de Kerguelen, est issue d'un couple introduit en 1957. Malgré son origine récente, cette population présente divers caractères révélateurs d'un syndrome d'insularité. On observe notamment un phénomène de compensation de densité (jusqu'à 100 ind./km²) et une grande instabilité démographique, des épisodes de mortalité massive succédant à des périodes de forte croissance. Par ailleurs, le Mouflon de l'île Haute se singularise par une moindre taille que ses congénères d'Europe continentale. Cette réduction de gabarit n'est intervenue qu'à la fin des années 70, excluant un effet fondateur, et semble traduire en grande partie une réponse immédiate à la dégradation des ressources trophiques après saturation du milieu. Bien que la plupart des particularités observées dans cette population soient probablement des réponses phénotypiques aux contraintes environnementales, l'instauration d'un cycle démographique a introduit une forte pression sélective sur les organismes, susceptible d'induire de rapides changements évolutifs.

OVIS MUSIMON
KERGUELEN
INSULARITY SYNDROME
DENSITY
BIOMETRY

ABSTRACT. – The île Haute population of mouflons (*Ovis musimon*), in the Kerguelen subantarctic archipelago, originated from a pair introduced in 1957. Despite a recent origin, this population presents several characteristics of the insularity syndrome. In particular, density compensation (up to 100 ind./km²) and demographic instability, with successive periods of rapid population growth and massive die-off, were observed. Morphometric changes were also noticed, this mouflon being smaller than its congeners from continental Europe. Size reduction occurred only after the 70's, and is probably a consequence of the degradation of food resources after habitat saturation. Though most of the peculiarities observed in this population are probably phenotypic responses to environmental constraints, the occurrence of a demographic cycle introduced a strong selective force susceptible to induce some rapid evolutionary changes.

INTRODUCTION

Les populations insulaires de Vertébrés diffèrent le plus souvent de leurs homologues continentales par un ensemble de traits d'histoire naturelle, ces particularités constituant le syndrome d'insularité (MacArthur *et al.* 1972). Ce syndrome se manifeste à différents niveaux et affecte notamment le fonctionnement des populations, l'organisation sociale et le comportement des animaux, les stratégies de reproduction ou encore la taille et la morphologie des individus (Adler et Levins 1994). De tels changements peuvent

correspondre à de simples variations d'expression phénotypique, sous l'action de contraintes immédiates, ou traduire des modifications plus profondes, au niveau du génome, par suite d'une pression sélective directionnelle. Par ailleurs, à la suite d'un effet fondateur, accompagné le plus souvent de dérive génétique, les populations insulaires ne possèdent qu'une part des allèles de la population mère. Il peut en résulter des particularités marquées, mais celles-ci n'interviennent pas *a priori* dans une direction déterminée et doivent être pour cela distinguées du syndrome d'insularité proprement dit.

Le syndrome d'insularité a été surtout étudié dans des populations isolées durant de longues périodes. Dans cet article, nous examinons si les phénomènes bien connus d'augmentation de la densité d'une part, de réduction de gabarit des espèces de grande taille d'autre part, s'expriment déjà dans une population de Mouflons fondée voici seulement 40 ans sur l'île Haute, dans l'archipel subantarctique de Kerguelen.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site et population d'étude

Le climat de l'archipel est caractérisé par des températures froides et une faible amplitude des moyennes mensuelles (min. : 1,9 °C; max. : 7,4 °C), des précipitations abondantes, et des vents fréquents et violents. L'île Haute (49°24'S, 69°56'E) couvre 6,5 km² et culmine à 321 m d'altitude. Elle est dominée par des zones rocheuses ou érodées (70% de l'aire totale), à côté desquelles on rencontre des tourbières (10%), des prairies à *Azorella selago* (13%) et quelques pelouses (7%). La végétation de Kerguelen se caractérise en outre par l'absence d'espèces arborescentes ou arbustives. Une description plus détaillée du milieu peut être trouvée dans Boussès *et al.* (1994).

La population étudiée a été fondée en 1957 à partir d'un couple de Mouflons provenant du zoo de Vincennes (Léssel 1967). Après une phase initiale de forte croissance démographique, un épisode de mortalité hivernale massive est intervenue à la fin des années 70 (Boussès *et al.* 1992). La population est depuis lors entrée dans un système de fluctuations cycliques de son effectif, des périodes de forte mortalité survenant tous les 2 à 5 ans (Boussès *et al.* 1992). Si le Mouflon a initialement cohabité avec une population de Rennes (*Rangifer tarandus*) fondée en 1956, ces derniers ont quitté l'île à la nage à la fin des années 70, et le Mouflon est désormais le seul Mammifère présent sur l'île (Chapuis et Boussès 1992).

Estimation de la densité

Un suivi intensif de la population de l'île Haute a été réalisé de 1989 à 1994. Une phase de mortalité massive, survenue durant l'hiver austral 1992, a été mise à profit pour estimer les nombres d'adultes présents avant et après le crash par la méthode de variation des ratios (Paulik et Robson 1969). Cette méthode permet d'estimer l'effectif d'une population dans laquelle 2 catégories sont distinguées (mâles et femelles par ex). Elle nécessite de connaître le nombre d'individus des 2 types retirés à un instant donné, et de disposer d'une estimation de la proportion des 2 formes avant et après cette opération. Cette méthode est particulièrement indiquée dans notre cas, le faible taux de survie des mâles de l'île Haute lors d'un crash entraînant de fortes variations de la sex-ratio (Boussès *et al.* 1994). De plus, la découverte de la plupart des cadavres

(28 individus sur 29 parmi les animaux marqués) permet, en première approximation, de considérer le nombre de cadavres trouvés comme une bonne estimation de la mortalité.

La sex-ratio parmi les animaux d'un an et plus (notés adultes dans cette analyse par commodité) a été mesurée de novembre à mai en 1991-92 et 1992-93 (de la fin du printemps à l'automne dans l'hémisphère austral). Cette période a été retenue du fait de l'absence de recrutement, et d'une mortalité estivale négligeable des adultes. Pendant la période d'étude, 4 itinéraires échantillons ont été réalisés en moyenne chaque mois sur l'ensemble de l'île. Plus de 73% de la surface de l'île est visible durant les itinéraires, permettant d'observer une forte proportion de la population. Les sexes sont aisément distingués à distance par la présence de cornes développées chez les mâles, et plus de 98% des adultes observés ont été classés en mâle ou femelle. Le nombre d'adultes observés et la proportion de mâles parmi ceux-ci ont été calculés pour chaque itinéraire, les valeurs moyennes pour chacune des 2 périodes étant ensuite utilisées pour calculer le nombre d'adultes présents avant le crash et l'écart-type appliqué à cette estimation (Paulik et Robson 1969).

Analyse biométrique

L'étude biométrique a été menée à partir de diverses sources. La population a été chassée à partir de 1970, le tableau de chasse étant noté, plus ou moins régulièrement selon les années, dans un registre ouvert à la base permanente de Port-aux-Français. Le sexe, l'âge et le poids entier et (ou) éviscéré des animaux ont été indiqués dans certains cas. Par ailleurs, dans le cadre de notre suivi à long terme de la population, les cadavres ont été systématiquement recherchés et mesurés de 1989 à 1995. Enfin, 13 individus ont été prélevés au fusil durant les étés 1989 et 1995, et 81 femelles durant l'hiver 1994.

Seules les femelles ayant plus de 3 ans (8 incisives définitives) ont été considérées pour cette analyse, la taille adulte étant alors atteinte (Pfeffer 1967). L'âge des mâles a été déterminé d'après le nombre de stries d'interruption de croissance sur les cornes (Geist 1966). La longueur corporelle et la hauteur au garrot ont été relevées à 0,5 cm près selon les procédures standard pour les grands Mammifères (Riney 1982), et le poids éviscéré est compris avec cœur, poumons et foie en place. Seules les données obtenues en été et en automne (de janvier à juin) ont été utilisées pour les analyses pondérales. Pour les mâles, la longueur des cornes et la croissance durant la première année ont été mesurées le long de la plus grande courbure.

RÉSULTATS

Estimation de la densité

Le pourcentage de mâles parmi les adultes (\pm erreur type) est passé de $39,6 \pm 0,9\%$ ($n = 26$ itinéraires) avant le crash de 1992 à $17,5 \pm 0,5\%$

Tabl. I. – Comparaisons biométriques entre Mouflons adultes (≥ 4 ans), mâles et femelles, de l'île Haute (cette étude), Gap Chaudun (Alpes, Chauvière 1978), et les valeurs rapportées par l'Office National de la Chasse (O.N.C., 1993). Les valeurs de l'île Haute correspondent aux moyennes \pm l'erreur type. La taille des échantillons est indiquée entre parenthèses.

Biometric comparisons of male and female adult mouflons (≥ 4 ans) from Ile Haute (this study), Gap Chaudun (Alpes, Chauvière 1978), and values reported by the Office National de la Chasse (O.N.C., 1993). Ile Haute values are means \pm s.e.. Sample size is indicated between brackets.

	Kerguelen	Gap Chaudun	O.N.C.
MALES			
longueur corporelle (cm)	127,6 \pm 1,2 (39)	136 (43)	130 - 140
hauteur au garrot (cm)	68,6 \pm 0,8 (31)	79 (43)	75 - 80
poids éviscéré (kg)	28,7 \pm 0,9 (17)	38,8 (46)	35 - 50
FEMELLES			
longueur corporelle (cm)	117,9 \pm 0,5 (101)	121 (37)	120 - 130
hauteur au garrot (cm)	63,7 \pm 0,5 (80)	72 (37)	70 - 75
poids éviscéré (kg)	19,8 \pm 0,7 (17)	26 (37)	25 - 40

Tabl. II. – Poids éviscérés (kg \pm erreur type) de Mouflons adultes (≥ 4 ans) prélevés sur l'île Haute avant et après 1978. La taille des échantillons est indiquée entre parenthèses.

Paunched weight (kg \pm s.e.) of adult mouflons (≥ 4 ans) collected on Ile Haute up to and after 1978. Sample size is indicated between brackets.

	mâles	femelles
phase de croissance démographique (jusqu'en 1978)	35,9 \pm 1,3 (17)	22,8 \pm 0,7 (12)
phase à cycle démographique (après 1978)	28,7 \pm 0,9 (17)	19,5 \pm 0,7 (17)
t de Student P	4,67 < 0,001	3,15 < 0,005

ne permettent pas de tests statistiques, les mensurations des Mouflons présents actuellement sur l'île Haute semblent néanmoins très inférieures aux valeurs relevées dans diverses populations (Tabl. I). Chez les mâles, la taille des cornes est également plus faible que celle observée dans diverses populations d'Europe continentale (Fig. 1).

(n = 35) après. En moyenne, 350 \pm 8 adultes ont été observés par itinéraire en période pré-crash, et 220 \pm 5 en période post-crash. Entre ces 2 périodes, les cadavres de 143 mâles, 75 femelles et 169 agneaux ont été trouvés. La survie des agneaux a été extrêmement faible : d'après les caractéristiques du pelage et des cornes, nous avons établi à 4 le nombre d'agneaux mâles ayant survécu et à une dizaine celui des agneaux femelles. Ces individus ayant été recrutés dans la population adulte, nous avons admis qu'un déficit de 139 mâles et 65 femelles expliquait les variations de sex-ratio observées. Ces divers paramètres permettent d'estimer à 476 \pm 64 (\pm écart type) le nombre d'adultes présents avant le crash ce qui, avec les 169 cadavres d'agneaux trouvés, donne une population totale de 645 individus, soit une densité de 99 ind./km². Environ 258 adultes ont survécu, la densité ayant alors chuté à 40 ind./km² en fin d'hiver.

Caractéristiques biométriques

Peu de données biométriques sont disponibles pour cette espèce. Bien que les données publiées

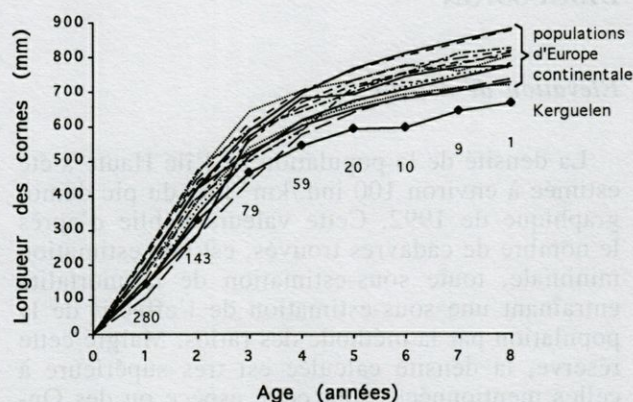


Fig. 1. – Croissance des cornes des Mouflons mâles dans la population de l'île Haute (cette étude) et dans diverses populations d'Europe continentale (Chauvière 1978, Hoefs 1982, Nahlik 1989 a, b). Le nombre d'individus observés sur l'île Haute pour chaque classe d'âge est indiqué sous la courbe.

Male horn growth in the Ile Haute population (this study) and several populations from continental Europe (Chauvière 1978, Hoefs 1982, Nahlik 1989 a, b). Ile Haute sample size are indicated under the curve for each age class.

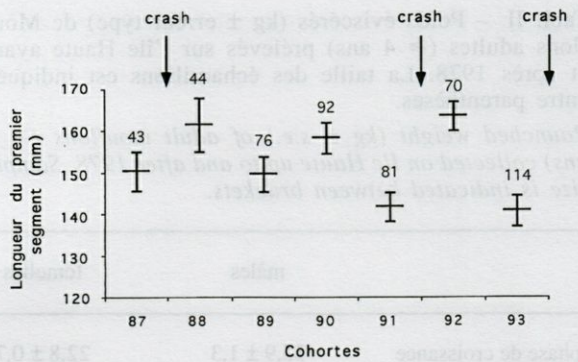


Fig. 2. – Croissance moyenne des cornes (\pm erreur type) durant la première année de vie des Mouflons mâles de l'île Haute, en fonction de la cohorte. Les flèches signalent l'existence d'une mortalité massive dans la population entre deux cohortes.

Comparison between cohorts of the mean first year horn growth (\pm s.e.) of males from the Ile Haute population. Arrows indicate the occurrence of a die-off between two cohorts.

Par ailleurs, entre la période initiale de croissance démographique et la période cyclique actuelle, le poids éviscéré des adultes a chuté de 19 % pour les mâles et de 13 % pour les femelles (Tabl. II). Enfin, la croissance des cornes durant la première année de vie est réduite au pic de densité, avant un crash, et plus importante les années suivant un crash ($F_{6,513} = 5,37$; $P < 0,001$; Fig. 2).

DISCUSSION

Élévation de densité

La densité de la population de l'île Haute a été estimée à environ 100 ind./km² lors du pic démographique de 1992. Cette valeur, établie d'après le nombre de cadavres trouvés, est une estimation minimale, toute sous-estimation de la mortalité entraînant une sous-estimation de l'effectif de la population par la méthode des ratios. Malgré cette réserve, la densité calculée est très supérieure à celles mentionnées, pour cette espèce ou des Ongulés de taille voisine, dans les populations d'Europe continentale, où elle excède rarement 10 ind./km² (Nahlik 1992, Cugnasse 1993). Ce point est d'autant plus remarquable que seulement 30 % de la superficie de l'île offre des ressources trophiques conséquentes. Par ailleurs, la biomasse en Mouflons a été estimée entre 2 500 et 2 900 kg/km² durant l'été 1992 (données non publiées), soit une biomasse supérieure à celles généralement observées pour des peuplements d'herbivores dans des biomes comparables (Dajoz

1975). Plus qu'une exacte compensation de densité (MacArthur *et al.* 1972), la population présente donc un excès de compensation de densité (Case *et al.* 1979), la biomasse totale étant supérieure à celle formée par une guilda plus complète d'herbivores dans des écosystèmes continentaux comparables. Ce phénomène semble ici principalement dû à l'impossibilité de dispersion en milieu insulaire, renforcé par l'absence de prédation et une fécondité élevée (Boussès *et al.* 1992). Ce système apparaît toutefois incapable d'une autorégulation « douce » et aboutit à des déséquilibres périodiques, traduits par des phases de mortalité massive. Bien que les populations insulaires d'Ongulés soient encore peu étudiées, une telle instabilité semble prédominer sur les îles de petite taille (Klein 1968, Valdez et Alamia 1977, Takatsuki *et al.* 1994), avec parfois instauration d'un cycle démographique régulier (Clutton-Brock *et al.* 1991, Boussès *et al.* 1992). La tendance est donc opposée à celle qui prévaut chez les micro-mammifères, pour lesquels les populations insulaires sont au contraire souvent plus stables (Adler et Levins 1994).

Origines possibles à la réduction de taille

Les Ongulés, et plus généralement les Mammifères de grande taille, présentent très souvent une réduction de gabarit en milieu insulaire (Foster 1964, Thaler 1973, Case 1978). Malgré une origine récente, cette tendance est aussi manifeste dans la population de Mouflons de Kerguelen. Par exemple, le poids éviscéré des mâles adultes à Kerguelen est inférieur de 25 % à celui des mâles de Gap Chaudun. Plusieurs facteurs peuvent avoir contribué à cette réduction de gabarit.

Compte tenu du faible nombre d'individus introduits, un effet fondateur doit être tout d'abord évoqué. La confrontation des tableaux I et II indique que, durant les années 70, le poids des Mouflons de l'île Haute était déjà relativement faible pour l'espèce, ce qui pourrait éventuellement être lié à un effet de fondation. Toutefois, le poids moyen des animaux a encore diminué par la suite, indiquant l'intervention d'autres facteurs.

Une réduction d'hétérozygotie au sein d'une population est également susceptible d'entraîner une diminution du gabarit des individus (Falconer 1981). Une telle perte d'hétérozygotie pourrait avoir opéré dans la population de l'île Haute, notamment à la suite d'un effet de consanguinité, nécessairement élevée dans une population issue d'un seul couple, ou du fait des goulets d'étranglement successifs traversés par la population lors des crash hivernaux. Toutefois, si la perte d'hétérozygotie se traduit souvent par une diminution de taille, elle s'accompagne généralement d'une baisse de la fécondité et de la viabilité des

jeunes (Ralls *et al.* 1979, Falconer 1981). Or, la population de Kerguelen présente au contraire une fécondité très supérieure à celle observée dans les autres populations de Mouflons et, en dehors des pics de densité, la survie précoce des jeunes est comparable (Boussès *et al.* 1992). Ceci pourrait être dû à l'élimination des éventuels allèles récessifs délétères, comme cela peut survenir dans des groupes maintenus en étroite consanguinité (Smith 1978, Falconer 1981). Un tel effet de purge pourrait être intervenu dans la harde conservée au zoo de Vincennes, qui n'a bénéficiée d'aucun apport extérieur pendant plusieurs générations (d'après les fichiers du zoo) avant la sélection des individus introduits sur l'île Haute. Par ailleurs, il est possible que l'hétérozygotie initiale réduite du fait du faible nombre de fondateurs, issus de plus d'une population déjà consanguine, ait offert finalement peu de prises à une perte supplémentaire d'hétérozygotie.

Chez les mâles, la croissance des cornes est plus importante les années suivant un crash, quand les ressources trophiques sont relativement abondantes. Par ailleurs, la réduction de gabarit des adultes coïncide avec la première période de forte mortalité, survenue à la fin des années 70 alors que l'île Haute était fortement dégradée à la suite d'un intense surpâturage (Chapuis *et al.* 1994). L'ensemble de ces observations suggère que, bien qu'on ne puisse exclure une action au niveau du génome, les ressources trophiques ont exercé un effet direct important sur le développement des individus.

CONCLUSIONS

Malgré l'origine récente de la population de Mouflons de l'île Haute, différents traits révélateurs d'un syndrome d'insularité ont été mis en évidence. Une forte réduction de gabarit a été observée. La croissance des Ongulés étant fortement affectée par la qualité des ressources trophiques, cette réduction de taille pourrait être liée en grande partie à la dégradation des conditions environnementales après saturation du milieu à la fin des années 70. Par ailleurs, la dynamique particulière de cette population, et notamment l'excès de compensation de densité, est la résultante directe du fonctionnement de la population dans un système simplifié. De telles variations ne nécessitent pas de modifications du génome et sont donc susceptibles d'apparaître très rapidement dans les populations insulaires nouvellement établies.

Par contre, l'instauration d'un cycle démographique régulier introduit une pression sélective nouvelle sur les organismes, et il est probable que

les individus qui périssent lors d'un crash ne constituent pas un échantillon aléatoire de la population. Les traits d'histoire naturelle favorisés dans une telle dynamique cyclique peuvent non seulement différer de ceux avantagés durant la phase de colonisation, mais encore varier selon les périodes du cycle. Ceci a été récemment démontré dans la population de Moutons de Soay (*Ovis aries*) établie sur l'île Hirta (Hébrides extérieures), qui constitue la seule autre population de Mammifères de grande taille ayant un cycle démographique comparable (Clutton-Brock *et al.* 1991). Dans ce cas, la présence d'un cycle a affecté l'évolution de divers caractères, notamment la morphologie et divers traits phénotypiques des individus (Illius *et al.* 1995, Moorcroft *et al.* 1996), les stratégies de reproduction (Stevenson et Bancroft 1995, Marrow *et al.* 1996) et les équilibres alléliques (Bancroft *et al.* 1996). Du fait de la forte pression sélective constituée par les phases de mortalité massive, ces rares populations à cycle démographique représentent de précieux modèles biologiques pour analyser les facteurs responsables de rapides changements évolutifs.

REMERCIEMENTS – Ce travail s'inscrit dans les programmes de recherche développés dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises par J.-L. Chapuis, et est soutenu financièrement par l'Institut Français pour la Recherche et la Technologie Polaire (programme n° 276) et l'Office National de la Chasse (convention Muséum/O.N.C. n° 94.47.2). Nous remercions également très chaleureusement les volontaires à l'Aide Technique ayant contribué sur le terrain à la réalisation de ce programme.

BIBLIOGRAPHIE

- ADLER G.H. et R. LEVINS, 1994. The island syndrome in rodent populations. *Quart. Rev. Biol.* **69** : 473-490.
- BANCROFT D.R., J.M. PEMBERTON, S.D. ALBON, A. ROBERTSON, A.D.C. MCCOLL, J.A. SMITH, I.R. STEVENSON et T.H. CLUTTON-BROCK, 1995. Molecular genetic variation and individual survival during population crashes of an unmanaged ungulate population. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **347** : 263-273.
- BOUSSÈS P., B. BARBANSON et J.-L. CHAPUIS, 1992. The Corsican mouflon (*Ovis ammon musimon*) on Kerguelen archipelago : structure and dynamics of the population. In : Symposium « Ongulés/Ungulates 91 », Toulouse (France), September 2-6, 1991. Edité par F. Spitz, G. Janeau, G. Gonzalez et S. Aulagnier. S.F.E.P.M.-I.R.G.M., Paris, Toulouse, 317-320.
- BOUSSÈS P., D. RÉALE et J.-L. CHAPUIS, 1994. Mortalité hivernale massive dans la population de Mouflons de Corse (*Ovis musimon*) de l'archipel

- subantarctique de Kerguelen. *Mammalia* **58** : 211-223.
- CASE T.J., 1978. A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology* **59** : 1-18.
- CASE T.J., M.E. GILPIN ET J.M. DIAMOND, 1979. Overexploitation, interference competition, and excess density compensation in insular faunas. *Am. Nat.* **113** : 843-854.
- CHAPUIS J.-L. et P. BOUSSÈS, 1992. Des moutons, des mouflons et des rennes dans l'archipel des Kerguelen. *Le Courrier de la Nature* **135** : 29-35.
- CHAPUIS J.-L., P. BOUSSÈS et G. BARNAUD, 1994. Alien mammals, impact and management in the French subantarctic islands. *Biol. Cons.* **67** : 97-104.
- CHAUVIÈRE M., 1978. Le Mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*). Etude de la population implantée dans le massif de Chaudun (Hautes-Alpes). Mém. Ecole Nationale Ingénieurs Eaux et Forêts, 84 p.
- CLUTTON-BROCK T.H., O.F. PRICE, S.D. ALBON et P.A. JEWELL, 1991. Persistent instability and population regulation in Soay sheep. *J. Anim. Ecol.* **60** : 593-608.
- CUGNASSE J.M., 1993. Résultats de l'enquête sur le Mouflon de Corse en France : statut et perspectives d'avenir. *Bull. Mens. O.N.C.* **182** : 8-17.
- DAJOZ R., 1975. Précis d'écologie, 3^e édition. Dunod, Gauthier-Villars, Paris.
- FALCONER D.S., 1981. Introduction to quantitative genetics. Longman, Londres.
- FOSTER J.B., 1964. Evolution of mammals on islands. *Nature* **202** : 234-235.
- GEIST V., 1966. Validity of horn segment counts in aging bighorn sheep. *J. Wildl. Manage.* **30** : 634-635.
- HOEFS M., 1982. Beitrag zur Morphometrie und Wachstumsdynamik der Schnecke des Muffelwidders (*Ovis ammon musimon*, Schreber 1782). *Z. Jagdwiss.* **28** : 145-162.
- ILLIUS A.W., S.D. ALBON, J.M. PEMBERTON, I.J. GORDON et T.H. CLUTTON-BROCK, 1995. Selection for foraging efficiency during a population crash in Soay sheep. *J. Anim. Ecol.* **64** : 481-492.
- KLEIN D.R., 1968. The introduction, increase and crash of reindeer on St. Matthew island. *J. Wildl. Manage.* **32** : 350-367.
- LÉSEL R., 1967. Contribution à l'étude écologique de quelques mammifères importés aux îles Kerguelen. *T.A.A.F.* **38** : 3-40.
- McARTHUR R.H., J.M. DIAMOND et J.R. KARR, 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology* **53** : 330-342.
- MARROW P., J. MCNAMARA, A.I. HOUSTON, I.R. STEVENSON et T.H. CLUTTON-BROCK, 1996. State-dependent life history evolution in Soay sheep : dynamic modelling of reproductive scheduling. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **351** : 17-32.
- MOORCROFT P.R., S.D. ALBON, J.M. PEMBERTON, I.R. STEVENSON et T.H. CLUTTON-BROCK, 1996. Density-dependent selection in a fluctuating ungulate population. *Proc. R. Soc. Lond. B* **263** : 31-38.
- NAHLIK A., 1989a. A dunantuli-középhegység néhány újabb muflontelepítésének értékelése a trofeak adatai alapján. *Vadbiologia* **3** : 102-115.
- NAHLIK A., 1989b. Néhány nagyobb hazai muflonpopulációnk trofeadatainak értékelése. *Erdészeti és Faipari Tudományos Közlemények* **1** : 145-186.
- NAHLIK A., 1992. Some ecological aspects of Mouflon management in Hungary. In : Symposium « Ongulés/Ungulates 91 ». Toulouse (France), September 2-6, 1991. Edité par F. Spitz, G. Janeau, G. Gonzalez et S. Aulagnier. S.F.E.P.M.-I.R.G.M., Paris, Toulouse, 531-534.
- OFFICE NATIONAL DE LA CHASSE, 1993. Le Mouflon de Corse. Notes techniques, fiche n° 23. *Bull. Mens. O.N.C.* **185** : 4 p.
- PAULIK G.J. et ROBSON D.S., 1969. Statistical calculations for change-in-ratio estimators of population parameters. *J. Wildl. Manage.* **33** : 1-27.
- PFEFFER P., 1967. Le Mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782) : position systématique, écologie et éthologie comparées. *Mammalia*, suppl. **31** : 1-262.
- RALLS K., K. BRUGGER et J. BALLOU, 1979. Inbreeding and juvenile mortality in small populations of ungulates. *Science* **206** : 1101-1103.
- RINEY T., 1982. Study and management of large mammals. John Wiley and Sons, Chichester.
- SMITH R.H., 1979. On selection for inbreeding in polygynous animals. *Heredity* **43** : 205-211.
- STEVENSON I.R. et D.R. BANCROFT, 1995. Fluctuating trade-offs favour precocial maturity in male Soay sheep. *Proc. R. Soc. Lond. B* **262** : 267-275.
- TAKATSUKI S., K. SUZUKI et I. SUZUKI, 1994. A mass-mortality of sika deer on Kinkazan island, northern Japan. *Ecological Research* **9** : 215-223.
- THALER L., 1973. Nanisme et gigantisme insulaires. *La Recherche* **37** : 741-751.
- VALDEZ R. et L.V. ALAMIA, 1977. Population decline of an insular population of Armenian wild sheep in Iran. *J. Wildl. Manage.* **41** : 720-725.

Reçu le 30 avril 1996 ; received April 30, 1996

Accepté le 14 mai 1996 ; accepted May 14, 1996