

# Fécondité

## des femelles de Mouflon méditerranéen

S.-P. Babski / Stagiaire ONCFS



*L'autopsie de femelles de mouflons prélevées à la chasse dans trois populations des Alpes et du sud de la France a révélé une fécondité plus importante des femelles alpines. Les différences observées pourraient être dues à la fois aux conditions environnementales et à l'origine génétique des individus fondateurs de ces populations. Explications.*

**Jean-Marc Cugnasse<sup>1</sup>,  
Mathieu Garel<sup>1,2</sup>,  
Philippe Gibert<sup>1</sup>,  
Jean-Michel Jullien<sup>1</sup>,  
Philippe Douvre<sup>3</sup>,  
FDC de la Drôme<sup>3</sup>,  
Dominique Dubray<sup>1</sup>**

1 ONCFS, CNERA Faune de Montagne – Montpellier.

2 Université Claude Bernard Lyon 1, Unité Mixte de Recherche n° 5558 « Biométrie et Biologie Evolutive » – Bâtiment Gregor Mendel, 43 Boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex.

3 Fédération départementale des chasseurs de la Drôme – Immeuble le sud, 497 avenue Victor Hugo, 26000 Valence.

### État des connaissances

Chez les mouflons (*Ovis gmelini musimon*), les femelles sont considérées donner naissance à un seul jeune et être

sexuellement matures à partir de 1 an et demi (Pfeffer, 1967 ; Cugnasse *et al.*, 1985). Si des observations de femelles suivies de deux agneaux ont été rapportées par le passé, la gémellité relevait de l'anecdote sur le continent et n'était pas signalée dans les populations natives de Corse (Pfeffer, 1967, Cugnasse *et al.*, 1985). Récemment, des examens *post mortem* ont cependant confirmé cette capacité à produire des jumeaux, aussi bien chez des femelles vivant en nature, avec ou sans compléments alimentaires, que pour des populations en enclos (Briedermann, 1992 ; Boussès & Réale, 1998 ; Nahlik, 2001). Le taux de gémellité peut même être très élevé parfois : 33,8 % dans la population de mouflons implantée sur l'archipel des Kerguelen. Par ailleurs, des cas d'agnelles gestantes ont été rapportés dans certaines populations européennes (De Beaufort, 1970 ; Briedermann, 1992), suggérant la possi-

bilité d'une maturation sexuelle précoce des femelles.

### Contexte historique pour trois études de cas

Durant son introduction en Europe continentale, le Mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. (Cugnasse, 1994) a subi des croisements dirigés avec divers ovins domestiques et sauvages (Uloth, 1972). Or, les ovins domestiques sont connus pour être matures sexuellement dès leur première année et être plus féconds (production fréquente de jumeaux) que leurs congénères sauvages. En rapport avec cette histoire génétique complexe, nous avons étudié la variabilité des paramètres reproductifs de l'espèce, sur la base de tractus génitaux de femelles prélevées à la chasse dans trois populations introduites de mouflons.

Nous avons notamment fait l'hypothèse que le taux de gémellité serait plus élevé dans les deux populations alpines issues de mouflons hybridés (souche Chambord/ Bauges) que dans la population méditerranéenne, constituée pour partie de mouflons provenant de Corse et pour lesquels il n'y a aucune preuve de naissance gémellaire (Pfeffer, 1967 ; Dubray, 1988). Par ailleurs, la fécondité des femelles d'ongulés dépend étroitement de leur masse corporelle. Nous avons donc comparé le rapport de poids « agnelle/ femelle adulte » dans chacune des populations, pour vérifier si un rapport plus élevé était effectivement associé à des populations plus fécondes.



Quatre sommets dépassent les 2 000 m d'altitude dans la RNCFS des Bauges (ici au deuxième plan le Pécloz, culminant à 2 197 m).

## Méthode d'investigation

(cf. Garel et al. (2005) pour plus de détails)

### Les trois populations échantillonnées

Les données ont été recueillies dans trois populations de mouflons [les Bauges (BG), le Vercors drômois (VD) et le Caroux-Espinouse (CE)] qui diffèrent par leur origine génétique et les caractéristiques environnementales de leur habitat (tableau 1).

Les populations de BG et VD ont été constituées avec des mouflons de Chambord. Par contre, CE a principalement été fondée avec des individus originaires de Corse (*Ovis gmelini musimon* var. *corsicana*) – via le parc de Cadarache – introduits 4 ans avant d'autres individus en provenance de Tchécoslovaquie et de Chambord (tableau 1). Les souches Chambord et Tchécoslovaquie ont des ancêtres hybrides (Uloth, 1972 ; Cugnasse & Houssin, 1993). Par ailleurs, des croisements spontanés récents avec des ovins domestiques ne peuvent être écartés (Cugnasse et al., 1998) ni affirmés dans VD, où ces derniers sont très nombreux.

Dans BG et VD, les mouflons sont distribués à des altitudes et une latitude plus élevées que dans CE (tableau 1). Les animaux sont donc exposés à des températures ambiantes plus basses, un enneigement hivernal plus important et des saisons de végétation courtes (spécialement dans BG). Dans CE, le Mouflon est soumis à des étés chauds et secs, des automnes humides et des hivers où le manteau neigeux reste confiné sur les



D. Maillard/ONCFS

Une vue du Caroux-Espinouse.

hauteurs et limité à de courtes périodes. Ces trois populations sauvages ne reçoivent aucun apport alimentaire artificiel et sont chassées de septembre à février.

### Une étude fondée sur l'autopsie

Les données concernent des femelles prélevées durant la période de chasse (tableau 1). Les autopsies ont permis de déterminer pour chaque femelle : l'âge de première reproduction, le taux de gestation par classe d'âge, le taux de gémellité et la sex-ratio des fœtus. Les utérus ont été congelés à - 20 °C et les ovaires conservés dans de l'alcool à 70 %. Les femelles ont été classées « gestantes » lorsqu'il y avait au moins un fœtus. Les fœtus ont pu être sexés seulement après 45 jours et leur âge a pu être estimé à partir des courbes disponibles pour les ovins domestiques (Barone, 1978). Trois classes d'âge ont été distinguées chez les femelles autopsiées pour BG et CE : *agnelles* (aucune incisive permanente), *jeunes femelles* (1 an<sup>1/2</sup> – 2 incisives permanentes) et *femelles adultes* (plus de 1 an<sup>1/2</sup> – plus de 2 incisives permanentes) ; deux classes d'âge pour VD : *agnelles* et *femelles adultes*. Pour

Tableau 1 – Caractéristiques des sites d'étude et des jeux de données

Site d'étude	Caractéristiques environnementales				Origines des individus fondateurs de la population <sup>a</sup>	Performance reproductrice	
	Coordonnées	Altitude (mètres)	Climat	Végétation		Taille de l'échantillon	Nombre de saisons de chasse
Bauges (BG)	45°40'N 6°13'E	800-2 217	Montagnard	Conifères et hêtres jusqu'à 1 500 m ; Falaises et herbages entre 1 700-2 200 m	6 femelles et 10 mâles <sup>b</sup> (1954-55 ; Réserve nationale de Chambord)	43	9
Caroux-Espinouse (CE)	43°38'N 2°58'E	150-1 124	Influences méditerranéennes, océaniques et montagnardes	Mosaïque irrégulière de hêtres, châtaigniers, conifères, chênes verts avec des zones ouvertes dominées par des landes de bruyères et des landes de genêts à balai	2 femelles et 2 mâles (1956) et 2 femelles et 2 mâles (1959) (Cadarache) 3 femelles et 3 mâles (1960 ; Chambord) 3 femelles et 2 mâles (1960 ; Tchécoslovaquie)	201 <sup>c</sup>	18
Vercors Drômois (VD)	44°50'N 5°17'E	500-1 706	Influences montagnardes et océaniques	Hêtres jusqu'à 800 m ; mosaïque de falaises, d'herbages ouverts et forêt (conifères et hêtres) au-dessus	4 femelles et 4 mâles (1956 ; Chambord)	100	5

<sup>a</sup> – Les années des introductions et l'origine des fondateurs sont signalées entre parenthèses.  
<sup>b</sup> – Cinq mâles et 2 femelles sont morts durant l'hiver/printemps suivant leur introduction.  
<sup>c</sup> – Combiné avec les données de Cugnasse et al. (1985).



**Tableau 2 – Comparaisons des paramètres reproductifs de trois populations françaises de Mouflon méditerranéen**

Paramètres reproductifs	Populations		
	BG	VD	CE
Sex-ratio	0,50 (12 femelles/12 mâles)	0,59 (18 femelles/26 mâles)	0,44 (55 femelles/44 mâles)
Agnelles gestantes	41,7 % ; n = 12	41,7 % ; n = 12	0 % ; n = 39
Femelles 1 an <sup>1/2</sup> gestantes	100 % ; n = 6	-	81,3 % ; n = 16
Femelles > 1 an <sup>1/2</sup> gestantes	95,2 % ; n = 21	-	91,0 % ; n = 122
Femelles adultes (≥ 1 an <sup>1/2</sup> ) gestantes	96,3 % ; n = 27	83,3 % ; n = 72	89,9 % ; n = 138
Taux de gémellité chez les femelles adultes	20,7 % ; n = 29	10,8 % ; n = 74	2,5 % ; n = 198
Taux de gémellité chez les femelles > 1 an <sup>1/2</sup>	27,3 % ; n = 22	-	2,7 % ; n = 85

comparer la productivité des femelles adultes des trois populations, nous avons donc rassemblé les femelles âgées de 1 an<sup>1/2</sup> et celles de plus de 1 an<sup>1/2</sup> pour BG et CE (regroupées par la suite sous le terme *femelles adultes*).

Le poids des animaux a été mesuré à 0,5 kg près, après éviscération, sur des pas de temps différents pour chaque population : 25, 13 et 5 ans respectivement pour BG, CE et VD. Le statut reproducteur et la masse corporelle des femelles ayant été relevés indépendamment, nous n'avons pu relier au niveau individuel la performance reproductrice des femelles à leur condition physique.

La durée de la gestation est de 148-159 jours chez le Mouflon (Pfeffer, 1967). Dans CE, le rut se déroule de fin octobre à début janvier (date médiane entre le 7 et le 26 novembre) et la plupart des copulations interviennent avant le 15 décembre. Le taux de gestation a donc été établi avec les femelles chassées après le 15 décembre. Dans BG, les

observations de terrain situent la plupart des mises-bas dans la deuxième quinzaine d'avril. Nous avons donc également considéré que la plupart des saillies avaient eu lieu avant le 15 décembre. Dans VD, l'âge de la plupart des fœtus a été déterminé (93,8 %, n = 61), ce qui a permis de retracer la chronologie du rut.

## Résultats

### La période des accouplements dans VD

La date médiane des accouplements est estimée au 22 octobre ( $\pm$  16 jours) et 80 % d'entre eux sont compris entre le 6 juillet et le 4 novembre, sur 17 semaines (figure 1). La saillie la plus tardive a eu lieu le 7 janvier. Le taux de gestation a été calculé par la suite à partir des femelles prélevées après le 4 novembre.



D. Maillard / ONCFS

**Mouflons mâles et femelles dans le Caroux-Espinouse.**

### Comparaison des performances reproductrices (tableau 2)

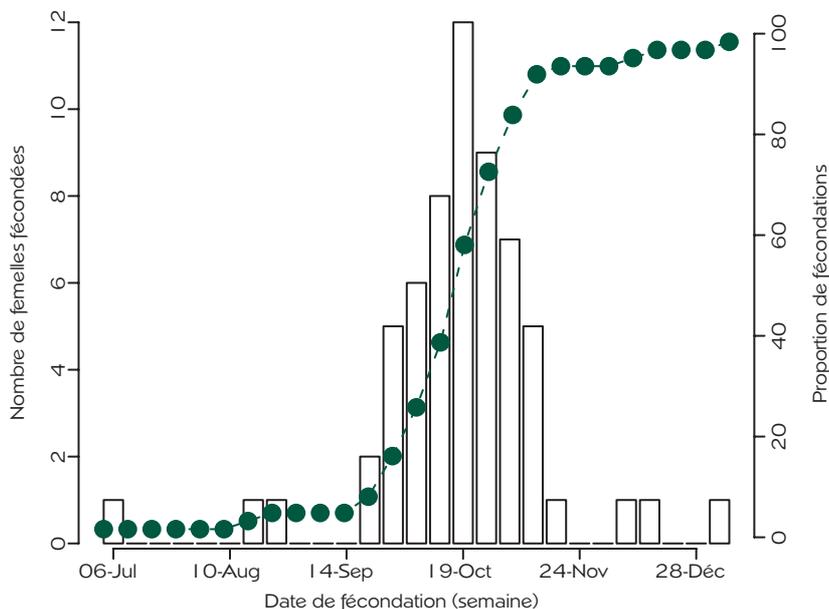
La sex-ratio des fœtus est équilibrée dans les trois populations : BG (Pvalue = 1), CE (P = 0,32) et VD (P = 0,29). Une proportion identique d'agnelles est gestante dans BG et dans VD ; aucune ne l'est dans CE.

Une proportion élevée et comparable (P = 0,53) de femelles de 1 an<sup>1/2</sup> est gestante à la fois dans BG et dans CE. Pour ces deux populations, plus de 90 % des femelles de plus de 1 an<sup>1/2</sup> sont gestantes. Parmi les femelles d'1 an<sup>1/2</sup> et plus, la proportion de femelles gestantes ne varie pas significativement selon les populations (G = 4,07 ; d.f. = 2 ; P = 0,13), bien que le taux estimé de gestation pour BG tende à être plus élevé que celui de VD (P = 0,11). Par opposition, le taux de gémellité est différent selon les populations (G = 14,83 ; d.f. = 2 ; P < 0,001) : la proportion de femelles adultes gémellipares est plus élevée dans VD que dans CE (P = 0,008), tout en restant comparable à celle de BG (P = 0,21). Aucune agnelle dans BG (n = 5) et dans VD (n = 5), et aucune femelle de 1 an<sup>1/2</sup> dans BG (n = 7) et dans CE (n = 13) ne portent de jumeaux. Enfin, le taux de gémellité chez les femelles de plus de 1 an<sup>1/2</sup> est plus fort dans BG que dans CE.

**Figure 1 – Dates de fécondation estimées à partir de l'âge des fœtus de 61 femelles prélevées entre 1996 et 2001 dans la population de mouflons du Vercors drômois (VD)**

La courbe montre le pourcentage cumulé des fécondations.

L'histogramme indique le nombre hebdomadaire de fécondations à partir du 6 juillet.



### Comparaison des masses corporelles (tableau 3)

La masse corporelle des femelles adultes ( $\geq 1$  an<sup>1/2</sup>) est similaire dans les trois populations ( $F = 0,12$  ; d.f. = 2, 318 ;  $P = 0,89$ ) et ne varie pas durant la période de chasse (effet date de tir :  $F = 0,38$  ; d.f. = 1, 318 ;  $P = 0,54$ ).

Au 30 novembre (date médiane du tir des femelles dans les trois populations), les agnelles sont plus lourdes dans les Alpes (BG, VD) que dans le CE.

## Discussion

### Comparaison avec d'autres populations d'ovins

Le cas d'agnelles gestantes avait déjà été rapporté *via* un examen *post mortem* de façon anecdotique dans BG (De Beaufort (1970) sur une femelle) et, dans des proportions comparables à nos populations alpines, en Allemagne (45 % et 60 % ;  $n = 38$  et  $n = 16$  respectivement – Briedermann, 1992). Chez les ovins, la maturité sexuelle est généralement atteinte à 1 an<sup>1/2</sup> (Valdez, 1976 ; Hoefs, 1978 ; Nichols, 1978 ; Berger, 1982 ; Hadjisterkotis & Bider, 1993 ; Festa-Bianchet *et al.*, 1995 ; Boussès & Réale, 1998). Une reproduction plus précoce n'avait été observée que chez des populations captives, nourries artificiellement (McCuthen, 1977 ; Berger, 1982), des populations férales (Clutton-Brock *et al.*, 1991 ; Réale *et al.*, 2000) et les souches domestiques (Land, 1978).

Excepté pour les populations de mouflons natives de Corse (36-59 % ;  $n = 54-205$  – Dubray (1988) sur la base du rapport du nombre de jeunes sur le nombre de femelles observés), le taux de reproduction est, comme nous l'avons mis en évidence, invariablement élevé chez les mouflons (populations en enclos : 87,5 % ;  $n = 75$  (Briedermann, 1992)/populations en nature : 91,3 % ;  $n = 396$  (Briedermann, 1992)/populations nourries artificiellement : 99 % ;  $n = 158$  (Nahlik, 2001)).

Les naissances gémeillaires sont quant à elles rares chez les mouflons d'Amérique du Nord (Spalding, 1966 ; Eccles & Shackleton, 1979), excepté chez des mouflons de Californie (*Ovis canadensis californiana* – Spalding, 1966 ; Eccles & Shackleton, 1979) à la fois à l'état sauvage (36,2 % ;  $n = 11$ ) et en captivité (12,5 % ;  $n = 16$ ). Elles sont par contre fréquentes chez certains mouflons d'Asie occidentale : 40 % et un cas de triplés chez *Ovis orientalis* ( $n = 120$  – Valdez, 1976) ; 70 % à partir d'observations par corps dans une population en enclos

**Tableau 3 – Comparaisons dans trois populations françaises du poids des femelles de Mouflon méditerranéen en fonction de l'âge**

Classe d'âge	Poids moyen des femelles/population		
	BG	VD	CE
Femelles adultes ( $\geq 1$ an <sup>1/2</sup> )	21,8 kg ( $\pm 0,3$ ) ; $n = 188$	21,7 kg ( $\pm 0,3$ ) ; $n = 79$	22,0 kg ( $\pm 0,5$ ) ; $n = 55$
Agnelles (au 30 novembre)	14,0 kg ( $\pm 0,4$ ) ; $n = 46$	15,5 kg ( $\pm 0,8$ ) ; $n = 12$	12,2 kg ( $\pm 0,5$ ) ; $n = 26$

chez *Ovis gmelini anatolica* (Arihan & Bilgin, 2001). Les taux de naissances gémeillaires dans BG et VD figurent parmi les taux les plus élevés relevés dans des populations de mouflons méditerranéens, aussi bien sauvages que captives (1-14 % ;  $n = 286$  (Briedermann, 1992)/8,2 % ;  $n = 158$  (Nahlik, 2001)). Seule la population sauvage introduite sur l'archipel des Kerguelen a un taux supérieur (33,8 % ;  $n = 71$  – Boussès & Réale, 1998), avec même l'observation d'un cas de triplés.

Aucune des agnelles et des femelles de 1 an<sup>1/2</sup> autopsiées dans les trois populations ne portait de jumeaux. Bien que basé sur un échantillon réduit, ce résultat est en accord avec ceux obtenus dans d'autres populations (Valdez, 1976 ; Eccles & Shackleton, 1979 ; Clutton-Brock *et al.*, 1991 ; Briedermann, 1992 ; Boussès & Réale, 1998 ; Nahlik, 2001). Comme pour les ongulés polytoce (plusieurs jeunes à la naissance), les femelles de Mouflon ont aussi une taille de portée plus réduite lors de leur première reproduction (Hewison & Gaillard, 2001).

### Des effets environnementaux et génétiques ?

Les populations des Alpes ont une maturité sexuelle plus précoce et un taux de gémeillité plus élevé que dans le sud de la France (CE). Le développement sexuel et la fécondité sont connus pour être fortement influencés chez les ongulés par le niveau et la qualité de la nourriture. La puberté et la performance reproductrice des femelles dépendent en effet étroitement du poids (Hewison, 1996). En accord avec ce schéma général, nos résultats montrent que les agnelles atteignent une masse corporelle plus élevée dans les Alpes que dans le CE, ce qui expliquerait que les femelles alpines participent à la reproduction dès leur première année. Cette prise de poids plus importante pourrait être associée à de meilleures conditions environnementales, sans qu'il soit toutefois possible d'écarter des différences de croissance, de stratégie de soin maternel ou des variations de la période des naissances.

Il a pourtant été admis que l'environnement alpin n'était pas un environnement de qualité pour le Mouflon (voir Gindre,

1979). On supposait en effet jusqu'ici que les habitats méditerranéens, tel que celui du CE, répondaient davantage aux exigences de l'espèce que ceux des Alpes, dans lesquels l'importance du manteau neigeux serait un facteur limitant pour l'accès à la nourriture. La réalité n'est probablement pas aussi simple, car la population du CE est confrontée à des sécheresses annuelles (printemps et été) qui limitent la disponibilité et la qualité de la nourriture durant la période de croissance des animaux. Au contraire, les herbages restent appétants durant cette période aux plus hautes altitudes dans les Alpes. En outre, la mortalité probablement plus importante dans les environnements alpins au moment des naissances (présence de neige) pourrait limiter les densités et permettre aux survivants de profiter d'un meilleur accès aux ressources. Ces différences environnementales pourraient tout à fait expliquer la maturation précoce des agnelles alpines.

Les caractéristiques de l'habitat ne sont cependant pas suffisantes pour expliquer le nombre de naissances gémeillaires observées dans les populations des Alpes. Chez le Mouflon de Dall, par exemple, les femelles ne produisent pas de jumeaux malgré un apport alimentaire durant l'ovulation (Hoefs, 1978). Chez le Mouton de Soay (Clutton-Brock *et al.*, 1991) et les mouflons présents sur l'archipel des Kerguelen (Boussès & Réale, 1998), le taux de gémeillité est au contraire très élevé (23 % et 33,8 % respectivement) malgré des pénuries alimentaires périodiques qui occasionnent la mort de plus de 50 % des individus. On sait par ailleurs que le potentiel reproductif chez le Mouton domestique est contrôlé à la fois par des facteurs environnementaux et génétiques. Les femelles étudiées pourraient donc avoir hérité leur capacité à produire des jumeaux de leurs ancêtres croisés avec des ovins domestiques et/ou sauvages (voir aussi Boussès & Réale 1998).



Une femelle (marquée) entourée de deux petits.

D. Maillard/ONCFS

Les jumeaux étant extrêmement rares dans les populations natives de Corse, de Chypre et de Sardaigne, les allèles responsables de la gémeilliparité de nos populations pourraient donc être liés à l'origine génétique des mouflons en provenance des souches de Chambord et de Tchécoslovaquie (tableau 1). La population du CE, qui s'est développée initialement à partir de mouflons natifs de Corse introduits 4 ans avant les souches hybrides, pourrait avoir conservé cette caractéristique reproductive à une fréquence relativement basse, à la différence des mouflons de BG et VD issus uniquement de la souche de Mouflon de Chambord (tableau 1).

L'origine génétique et les conditions environnementales ne sont pas indépendantes. Une attention particulière devrait donc être portée aux interactions entre ces deux facteurs. Les femelles du Mouton de Soay, par exemple, produisent leur premier agneau à l'âge d'un an malgré des conditions alimentaires limitantes, comme le prouvent les mortalités périodiques consécutives à des pics de densité. Le taux de gémeillité et la proportion d'agnelles reproductrices déclinent cependant avec la densité et la réduction de la disponibilité alimentaire qui lui est associée (Clutton-Brock *et al.*, 1991).

## En conclusion

La maturité sexuelle précoce ne peut donc être réduite à une aptitude intrinsèque ; elle est plutôt la résultante d'une interaction entre les origines génétiques et les caractéristiques environnementales (Berger, 1982). Ces deux facteurs pourraient avoir un effet réciproque sur l'âge de première reproduction et le taux de gémeillité des femelles du Mouflon méditerranéen : l'origine génétique confère une plasticité reproductive, les conditions de l'environnement influencent son expression. Cette plasticité est profitable au Mouflon méditerranéen dans d'autres traits de vie, comme son éclectisme alimentaire qui lui a permis une exceptionnelle adaptation à des habitats éloignés de ceux de sa *terra typica*.

## Remerciements

Les auteurs remercient les chasseurs qui ont collecté les utérus et les ovaires, notamment ceux du Groupement d'intérêt environnemental et cynégétique (GIEC) et de l'Office national des forêts (ONF) dans le Caroux-Espinouse, les Présidents des ACCA de Bouvante et de Saint-Julien-en-Quint et l'ONF de Lente

dans le Vercors/Royans drômois, l'ONF dans les Bauges, C. Vuiton, L. Calatayud et H. Houssin pour leur contribution sur le terrain. Remerciements aussi à l'équipe du laboratoire vétérinaire des Hautes-Alpes (Gap) pour leur hospitalité et à toutes les personnes qui ont participé aux analyses des tractus génitaux.

## Bibliographie

- Arihan, O. & Bilgin, C.C. 2001. Population biology and conservation of the Turkish mouflon (*Ovis gmelini anatolica* Valenciennes, 1856). In : *Proc. Third Intern. Symposium on Mouflon* : 31-36. Nahlik, A. & Uloth, W. (Eds). Sopron, Hungary.
- Barone, R. 1978. *Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome 3*. ENV Lyon.
- Berger, J. 1982. Female breeding age and lamb survival in desert bighorn sheep (*Ovis canadensis*). *Mammalia* 46 : 183-190.
- Boussès, P. & Réale, D. 1998. Biology of twinning and origin of an unusually high twinning rate in an insular mouflon population. *Z. Säugetierkd.* 63 : 147-153.
- Briedermann, L. 1992. Ergebnisse von Untersuchungen zur Reproduktion des Mufflons (*Ovis amon musimon*). *Z. Jagdwiss* 38 : 16-25.
- Clutton-Brock, T. H., Price, O. F., Albon, S. D. & Jewell, P. A. 1991. Persistent instability and population regulation in Soay sheep. *J. Anim. Ecol.* 60 : 593-608.
- Cugnasse, J.-M., Garcia, M. & Veyrac, T. 1985. Contribution à l'étude de la biologie de la reproduction du mouflon (*Ovis ammon musimon*), par examen post-mortem, dans le massif du Caroux-Espinouse. *Bull. Mens. ONC* 89 : 33-35.
- Cugnasse, J.-M. & Houssin, H. 1993. Acclimatation du mouflon en France : la contribution des réserves de l'ONC. *Bull. Mens. ONC* 183 : 26-37.
- Cugnasse, J.-M. (1994). Révision taxonomique des mouflons des îles méditerranéennes. *Mammalia* 3 : 507-512.
- Cugnasse, J.-M., Gibert, P. & Bouchet, J. 1998. Hybridation, en nature, de mouflons méditerranéens mâles avec des brebis domestiques. *Bull. Mens. ONC* 236 : 24-29.
- De Beaufort, F. 1970. Le mouflon des Bauges. Etude de la population. *Bull. Spec. Cons. Sup. Chass.* 14 : 37-59.
- Dubray, D. 1988. Abondance, structure et dynamique de la population de mouflons de Corse (*Ovis amon musimon* S.) du secteur est du massif du Cinto (Haute-Corse) et analyse du rôle de protection de la réserve de l'ONC d'Asco. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 19 : 439-450.

- Eccles, T. R. & Shackleton, D. M. 1979. Recent records of twinning in North American mountain sheep. *J. Wildl. Manag.* 43 : 974-976.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Lucherini, M. & Wishart, W.D. 1995. Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology* 76 : 871-881.
- Garel, M., Cugnasse, J.-M., Gaillard, J.-M., Loison, A., Gibert, P., Douvre, P. & Dubray, D. 2005. Reproductive output of female mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis sp.*) : a comparative analysis. *Journ. Zool.* 266 : 65-71.
- Gindre, R. 1979. Le mouflon en France. *Bull. Mens. ONC* 27 : 21-23.
- Hadjisterkotis, E.S. & Bider, J.R. 1993. Reproduction of Cyprus mouflon *Ovis gmelini ophion* in captivity and in the wild. *Int. Zoo Yearbook* 32 : 125-131.
- Hewison, A.J.M. 1996. Variation in the fecundity of roe deer in Britain : effects of age and body weight. *Acta Theriol.* 41 : 187-198.
- Hewison, A.J.M. & Gaillard, J.-M. 2001. Phenotypic quality and senescence affect different components of reproductive output in roe deer. *J. Anim. Ecol.* 70 : 600-608.
- Hoefs, M. 1978. Twinning in Dall Sheep. *Can. Field-Nat.* 92 : 292-293.
- Land, R.B. 1978. Reproduction in young sheep : some genetic and environmental sources of variation. *J. Reprod. Fert.* 52 : 427-436.
- McCuthen, H.E. 1977. A minimum breeding age for a desert bighorn ewe. *Southwest Nat.* 22 : 153-155.
- Nahlik, A. 2001. Fecundity and survival of mouflon and factors affecting them. In : *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon* : 22-30. Nahlik, A. & Uloth, W. (Eds). Sopron, Hungary.
- Nichols, L. 1978. Dall sheep reproduction. *J. Wildl. Manag.* 42 : 570-580.
- Pfeffer, P. 1967. Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782). Position systématique, écologie et éthologie comparées. *Mammalia, suppl.* 31 : 1-262.
- Réale, D., Boussès, P., Pisanu, B. & Chappuis, J.-L. 2000. Biannual reproductive cycle in the Kerguelen feral sheep population. *J. Mamm.* 81 : 169-178.
- Spalding, D.J. 1966. Twinning in bighorn sheep. *J. Wildl. Manag.* 30 : 207.
- Uloth, W. 1972. To the history of the distribution, introduction and cross-breeding on the tyrrhenis mouflon in Europe and over-sea. *Acta Theriol.* 17 : 412-413.
- Valdez, R. 1976. Fecundity of wild sheep (*Ovis orientalis*) in Iran. *J. Mamm.* 57 : 762-763. ■