



Chamois et mouflons sont-ils en compétition ?

Quelle gestion pour favoriser leur coexistence ?



Des chamois et des mouflons photographiés ensemble dans un pierrier des Bauges.

© M. Cornillon

Les communautés de grands herbivores sauvages sont soumises à des transformations majeures de leur environnement : fragmentation de l'habitat, dérangement humain, réchauffement climatique, introduction de nouvelles espèces sauvages et domestiques, évolution des plans de chasse... La coexistence entre espèces peut-elle être stable ? Comment s'effectuent les interrelations des espèces entre elles et avec leur habitat ? Les réponses à ces questions essentielles conditionnent les modalités de gestion.



**GAËLLE DARMON¹,
DANIEL MAILLARD²,
CLÉMENT CALENGE²,
JEAN-MICHEL JULLIEN²,
JEAN-FRANÇOIS LOPEZ³,
ANNE LOISON⁴**

¹ CNRS, Université Lyon 1,
69622 Villeurbanne.

² ONCFS, CNERA Faune de Montagne.

³ PNR du Massif des Bauges,
73630 Le Châtelard.

⁴ CNRS, Université de Savoie,
73011 Chambéry.

Les risques de compétition au sein des communautés d'herbivores en milieu tempéré

La saisonnalité des milieux tempérés impose aux herbivores des variations de disponibilité des ressources qu'ils partagent. Cette périodicité est d'autant plus marquée en zone de montagne, où les conditions sont souvent très rudes pour les grands herbivores et la durée d'accessibilité aux ressources, très courte. En hiver, la neige recouvre les zones utilisées et restreint les déplacements. Les espèces, confinées sur de petites aires refuges, sont contraintes de se partager une quantité limitée de ressources, induisant ainsi des risques de compétition interspécifique. Si l'hiver est rude, le printemps peut se révéler encore plus critique pour les grands herbivores dont les réserves grasses sont alors épuisées. De plus, la lactation soumet les femelles adultes à de forts coûts énergétiques. Pour satisfaire leurs besoins et ceux de leur(s) nouveau(x)-né(s), elles doivent absolument adapter leur utilisation de l'habitat en faisant un compromis entre les ressources les plus énergétiques (jeunes pousses végétales en particulier) et la sécurité face aux prédateurs ou aux sources de dérangement.

Encadré 1

Les chamois et les mouflons de la RNCFS des Bauges

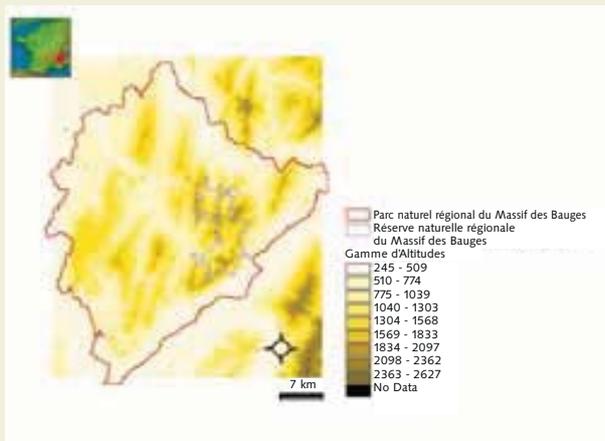


Figure 1 Localisation de la RNCFS du massif des Bauges.

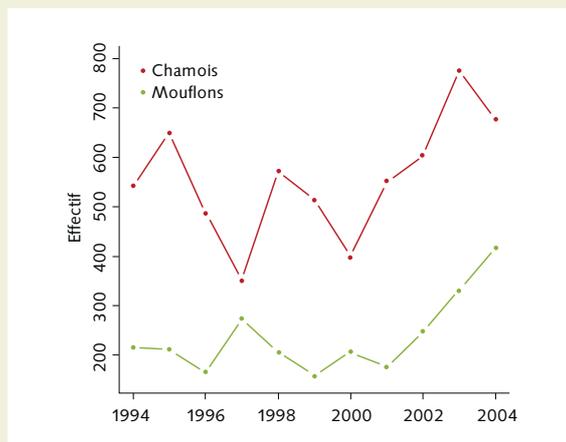


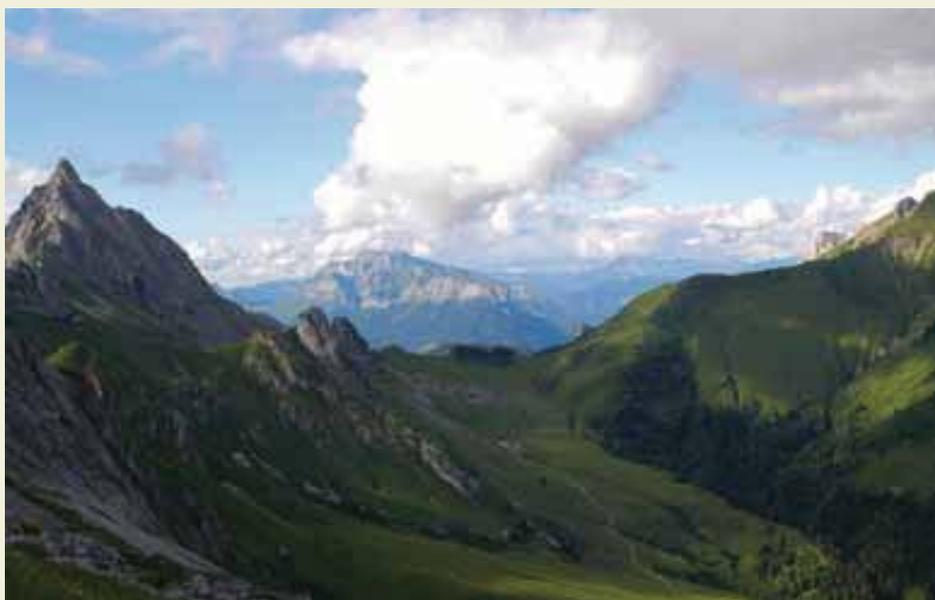
Figure 2 Évolution des effectifs de chamois et de mouflons recensés dans la RNCFS des Bauges entre 1994 et 2004.

Située à cheval entre les départements de la Savoie et de la Haute-Savoie (figure 1), la Réserve nationale de chasse et de faune sauvage des Bauges s'étend sur plus de 5 200 hectares et englobe les plus hauts sommets du massif des Bauges (maximum : l'Arcalod, 2 217 mètres). Sa diversité en grands herbivores est élevée : chamois, mouflons, cerfs et chevreuils y cohabitent, ainsi que vaches, chèvres et moutons pendant la période estivale.

Le mouflon a été introduit à deux reprises au cœur de la réserve, en 1954 et 1955, dans le but de diversifier les trophées de chasse. À cette époque, la population de chamois, soumise à une pression de chasse très importante au cours de la décennie précédente, se remet juste d'une diminution drastique de son effectif. Même si cette dernière espèce, autochtone, est plus représentée que le

mouflon et mieux adaptée à ce milieu montagnard, les deux populations vont se développer simultanément à partir des années 1950. Dès 1955, des observations sont effectuées régulièrement par des gardes-chasse pour contrôler leur dispersion au sein de la réserve (érigée alors en Réserve nationale de chasse).

Le chamois et le mouflon, les deux espèces actuellement les plus représentées dans la réserve, sont suivis depuis de nombreuses années (effectifs, figure 2), condition corporelle des individus, comportement, etc.). Les chamois occupent aujourd'hui l'ensemble de la réserve et sa périphérie, alors que les mouflons, qui ont colonisé l'espace très graduellement, se répartissent principalement sur cinq secteurs (Darmon, 2007 ; Jullien *et al.*, 2009).



Une vue de la réserve.
© M. Cornillon

D'autre part, le nombre d'espèces a augmenté en montagne ces dernières décennies, du fait de (ré)introductions d'ongulés sauvages (bouquetin, mouflon, cerf et chevreuil), de la colonisation par certaines populations autochtones (chamois) ou venant de la plaine (cerf, chevreuil et sanglier), et du retour en alpage de troupeaux domestiques à certaines périodes de l'année. Ainsi, des territoires peuvent accueillir quatre à six espèces d'ongulés sauvages et une à trois d'ongulés domestiques, complexifiant l'élaboration des plans de gestion.

Dans ce cadre, nous nous sommes intéressés à la coexistence entre chamois et mouflons au printemps, période clef en termes de dynamique des populations. L'objectif était de comprendre comment ces deux espèces se partagent l'habitat. Le site retenu a été la Réserve nationale de chasse et de faune sauvage (RNCFS) du massif des Bauges, où les deux espèces sont suivies depuis de nombreuses années (**encadré 1**), notamment à partir de recensements répétés annuellement selon la méthode dite du *pointage-flash*¹.

Chamois et mouflons, deux espèces aux besoins similaires

La corpulence du mouflon est très similaire à celle du chamois (25 à 50 kg). Les besoins énergétiques de ces deux espèces sont donc très semblables. Les mises-bas ont lieu aux mois d'avril chez le mouflon, de mai chez le chamois, à une période où la neige persiste souvent en montagne. Les mouflons suivent la repousse végétale et migrent graduellement aux altitudes les plus hautes, occupées par les chamois le plus clair de l'année. De plus, leur régime alimentaire de printemps est très semblable. On s'attend donc à ce que les deux espèces recherchent les mêmes habitats, ceux constitués des ressources les plus riches, à savoir les prairies d'altitude, accentuant ainsi les risques de compétition (Pfeffer & Settimo, 1973 ; Gonzalez, 1986 ; Resche-Rigon, 1987).

¹ La méthode dite du *pointage-flash* (Houssin *et al.*, 1994) consiste à faire parcourir des itinéraires à des équipes de deux observateurs. Dans la RNCFS des Bauges, vingt-quatre itinéraires répartis sur une zone de 9 000 hectares centrée sur la réserve sont effectués simultanément durant la première semaine de juin. Les observateurs décrivent et localisent sur carte tous les groupes de mouflons et de chamois qu'ils repèrent sur leur parcours.

Quels sont les mécanismes de la coexistence ?

Trois types d'interactions sont possibles entre les grands herbivores :

→ **les interactions « neutres »** quand les espèces ne présentent pas les mêmes besoins écologiques (niches écologiques différentes) ou si les ressources qu'elles consomment en commun sont assez disponibles pour les satisfaire toutes. Dans ce cas, on s'attend à ce qu'il n'y ait aucune influence des espèces les unes envers les autres ;

→ **les interactions positives, dites de « facilitation »**, quand l'action d'une espèce sur l'habitat améliore l'accès ou la qualité de la ressource pour les autres espèces. C'est le cas par exemple des chevaux ou des vaches, qui limitent la fermeture des milieux et favorisent le développement des graminées (Ménoni *et al.*, 2008) ;

→ **l'interaction négative, ou « compétition interspécifique »**, quand les espèces consomment les mêmes ressources dont la disponibilité (quantité et/ou qualité) est limitée. Elle peut avoir des conséquences à différents niveaux, comme sur la condition corporelle des individus ou l'effectif des populations. À l'extrême, elle peut même entraîner la disparition d'une espèce au niveau local (on parle alors « d'exclusion compétitive »).

Pour éviter la compétition, trois types de ségrégation sont possibles :

- géographique (distribution spatiale différente) ;
- écologique (différence dans l'utilisation des ressources) ;
- temporelle (utilisation des mêmes ressources mais à des moments différents).

Déterminer le type d'interaction entre espèces implique donc de déterminer au préalable l'existence d'un chevauchement entre les distributions spatiales de ces espèces et entre les niches écologiques (**encadré 2**).

En suivant la repousse végétale au printemps, les mouflons gagnent progressivement la haute altitude, royaume des chamois.

© D. Maillard/ONCFS



Encadré 2

La théorie de la niche écologique

La niche écologique est définie par toutes les conditions et ressources nécessaires à une espèce pour persister. Elle traduit la relation fonctionnelle qui existe entre une espèce et son écosystème. C'est un concept mathématique (**figure 3**) : théoriquement, elle représente un hypervolume dans un espace composé de n dimensions (chaque dimension représentant une ressource, définie au sens large, comme par exemple l'abondance d'une espèce végétale, une gamme d'altitude, etc.). En absence de compétiteur (ou de prédateur), l'espèce peut utiliser toutes ses ressources préférées. L'ensemble des ressources utilisables par l'espèce en l'absence de compétiteur définit la « niche fondamentale » de l'espèce (**figure 3A**). Si une autre espèce colonise le même habitat et utilise une partie des mêmes ressources, les niches écologiques des espèces coexistantes se superposent (**figure 3B**). Si les ressources sont limitantes, les espèces n'ont pas accès à toutes leurs ressources préférées (on parle alors de « niche réalisée », différente de la niche fondamentale). Une utilisation différente des ressources dans l'habitat sera alors primordiale pour permettre le déplacement de leur niche écologique réalisée, et par conséquent, limiter les risques de compétition.

Pour mieux comprendre les mécanismes de la coexistence entre espèces, il est donc important de pouvoir déterminer les ressources utilisées parmi celles disponibles pour chacune d'elles.

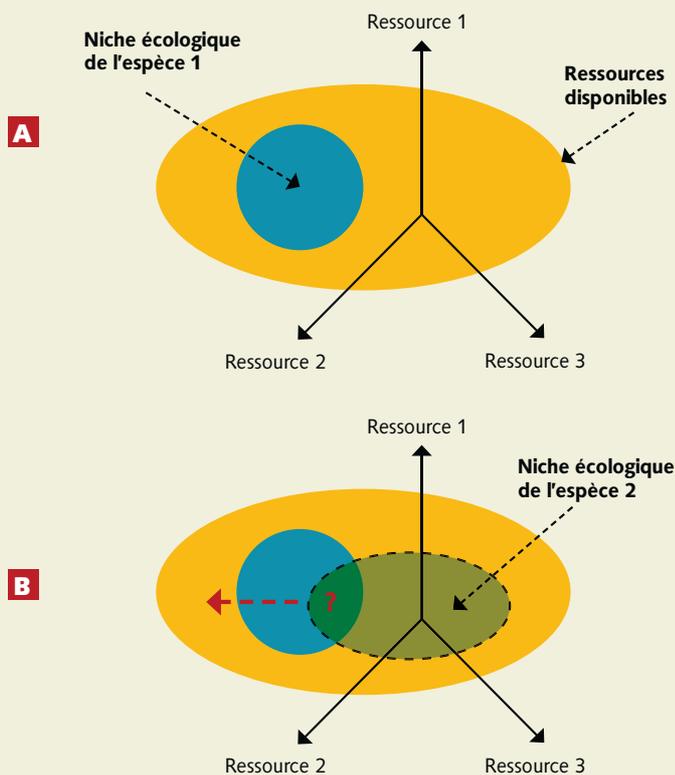


Figure 3 Le principe de la niche écologique.

L'espace dit « écologique » est représenté ici par trois dimensions.

A) L'espèce 1 établit sa niche écologique (en bleu) en fonction des ressources disponibles (en jaune).

B) En condition de sympatrie (cohabitation avec l'espèce 2), le chevauchement entre les deux niches traduit des besoins en partie similaires. La coexistence entre l'espèce 1 et l'espèce 2 dépendra de la disponibilité des ressources. Si les ressources sont limitantes (cas de la compétition interspécifique), la cohabitation nécessitera le déplacement de l'une ou des deux niches écologiques (modification de l'utilisation de l'habitat par les espèces).

Des distributions spatiales chevauchantes entre mouflons et chamois dans les Bauges

Au mois de juin, les mouflons ont quasiment tous migré aux plus hautes altitudes de la réserve, rejoignant les chamois qui y séjournent pratiquement tout au long de l'année. Dans ces alpages, les mouflons s'organisent en groupes de mâles (composés de 7 individus en moyenne) et en très grands groupes matriarcaux (27 individus en moyenne : femelles adultes, jeunes mâles et agneaux). Ces groupes se distribuent sur quelques zones restreintes, identiques d'année en année. Les chamois, au contraire, forment des petits groupes, plus instables et plus diffus sur la réserve. On distingue différents types de groupes : les mâles qui sont souvent solitaires, les groupes de jeunes (6 individus en moyenne) et les groupes matriarcaux (environ 11 individus). Le chevauchement spatial entre les zones préférentiellement occupées par les deux espèces est très fort (**figure 4**). C'est en effet aux plus hautes altitudes que se trouvent les ressources les plus riches.



Figure 4

Aires préférentiellement occupées, en juin, par les chamois (zones grises) et les mouflons (zones noires) dans les prairies d'altitude de la RNCFS des Bauges.





Le chamois est plus exigeant que le mouflon dans sa sélection alimentaire.

© D. Maillard/ONCFS

La niche écologique du chamois et du mouflon

Comme attendu, les niches écologiques des chamois et des mouflons sont très similaires. Les pierriers sont sélectionnés par les deux espèces, qui recherchent probablement dans ces espaces ouverts et situés en pied de falaises confort thermique et sécurité.

La niche du mouflon est plus large que celle du chamois. En effet, si ce dernier est relativement exigeant et se satisfait de quelques plantes bien définies, le mouflon est davantage opportuniste et consomme une gamme plus importante de plantes. Les deux espèces ont ainsi tendance à utiliser des ressources différentes : les pâturages à sesleries et laïches sempervirentes pour les chamois, ceux à laïches ferrugineuses pour les mouflons ; ces deux ressources étant très énergétiques.

Par ailleurs, l'un des déterminants majeurs de la présence du mouflon est l'éloignement des sentiers touristiques. Comme cela a été démontré sur d'autres massifs français (Martinetto *et al*, 1998), la présence humaine pourrait donc s'avérer très contraignante pour cette espèce.

“ Si le risque de compétition est bien réel, la disponibilité des ressources est suffisante pour permettre la coexistence. ”

La coexistence est-elle stable ?

Si le risque de compétition est bien réel, la disponibilité des ressources est suffisante pour permettre la coexistence. À l'échelle des populations, la ségrégation entre les niches écologiques suggère des divergences dans l'utilisation des ressources. Les deux espèces possèdent une physiologie digestive différente et présentent donc des besoins écologiques en partie différents. Alors que le chevauchement entre les niches écologiques laisse à penser que les deux espèces se tolèrent aisément à cette période de l'année, on peut émettre l'hypothèse que les deux espèces vont s'éviter. Il est fort possible que, lorsque les individus utilisent les mêmes ressources, ils le fassent à différents moments de la journée ; la

compétition serait ainsi évitée. Quoi qu'il en soit, la disponibilité des ressources communes paraît suffisante pour satisfaire les besoins des deux espèces aux niveaux actuels de densités des deux populations. En effet, c'est au printemps que la végétation est la plus appétante pour les grands herbivores (jeunes pousses très riches en protéines), et c'est aussi à cette période que sa croissance est rapide. La coexistence est donc possible à ce moment de l'année.

Vers une gestion globale des communautés d'ongulés et de l'habitat

Le chevauchement écologique mis en évidence entre les chamois et les mouflons de la RNCFS des Bauges montre que les deux espèces dépendent majoritaire-

ment des mêmes ressources. La stabilité de leur coexistence dépend alors de leur possibilité d'accéder durablement à ces ressources.

Plusieurs facteurs peuvent influencer l'accès des ongulés sauvages aux ressources énergétiques :

→ **leur densité**, surtout s'ils sont compétiteurs. À partir d'un certain seuil, cela peut créer des déséquilibres en faveur de l'une ou l'autre des espèces (et en défaveur de l'ensemble de la communauté), créant un effet de densité-dépendance (diminution de la qualité des animaux et donc de leur résistance, baisse de la reproduction, etc. – Marchandeu, 1992). La mise en place d'outils de gestion comme les « indices de changement écologique » ou ICE (Morellet, 2008) permettra de mettre en place une gestion adaptée prenant en compte chaque espèce au sein de la communauté ;

→ **la diminution potentielle des ressources**, qu'elle soit causée par une dégradation du milieu due à l'action de l'homme (fragmentation des habitats), par l'influence du climat (réchauffement climatique provoquant une expansion en altitude de la forêt), ou par une mauvaise gestion du pastoralisme (abandon ou au contraire, surexploitation). Cela peut conduire à une diminution sévère de la niche écologique des espèces et limiter les possibilités d'évitement de la compétition. Le plan de gestion pastorale devra donc être adapté aux caractéristiques environnementales des milieux. Dans les Bauges, il pourrait être plus judicieux de concentrer les troupeaux domestiques, limiter les espèces compétitrices du chamois, comme la chèvre, et favoriser les espèces dites « facilitatrices » comme la vache, mais cela avec un cahier des charges bien défini ;

→ **le dérangement touristique**. Mal géré, il peut modifier la distribution spatiale des espèces et aussi augmenter les coûts énergétiques liés aux fuites comme au temps passé à la vigilance aux dépens de l'alimentation. Dans le plan d'aménagement touristique, les sentiers de randonnée devraient éviter les zones fréquentées par les femelles allaitantes et leurs nouveau-nés, et des zones refuges devraient être conservées. De plus, il est très important de canaliser les flux de randonneurs en limitant, par réglementation, les nuisances sonores de même que celles liées à la randonnée hors-sentier (bivouac ou présence de chiens divagants). ■

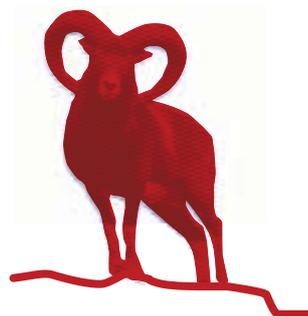
Bibliographie

- Darmon, G. 2007. Influence des interactions interspécifiques sur l'utilisation de l'habitat par les ongulés sauvages. Cas du chamois et du mouflon dans le massif des Bauges, France. Thèse Doct., Univ. Lyon 1.
- Gonzalez, G. 1986. Compétition interspécifique chez les ongulés sauvages : l'isard et le mouflon dans le massif du Carlit (Pyrénées-Orientales). *Bull. Mens. ONC* n° 100 : 35-39.
- Houssin, H., Loison, A., Gaillard, J.-M. & Jullien, J.-M. 1994. Validité d'une méthode d'estimation des effectifs de chamois dans un massif des préalpes du nord. *Gibier Faune Sauvage* n° 11 : 287-298.
- Jullien, J.-M., Maillard, D., Darmon, G., Calenge, C. & Loison, A. 2009. Le mouflon dans les Bauges : cinquante ans d'histoire. *Faune Sauvage* n° 285 : 4-9.
- Marchandeu, F. 1992. Faune sauvage et faune domestique en milieu pastoral : une synthèse bibliographique. *Gibier Faune Sauvage* n° 9 : 167-186.
- Martinetto, K., Cugnasse, J.-M. & Gilbert, Y. 1998. La cohabitation du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon x Ovis sp.*) et des touristes dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault). *Gibier Faune Sauvage* n° 15 : 905-919.
- Menoni, E., Maillard, D., Verheyden, H., Morellet, N., Larrieu, L., Constantin, E., Saint-Hilaire, K. & Dubreuil, D. 2008. Cerf, troupeaux domestiques : quels impacts sur l'habitat des galliformes de montagne ? *Faune sauvage* n° 281 : 32-39.
- Morellet, N. 2008. La gestion des grands herbivores par les indicateurs de changement écologique. *Faune sauvage* n° 282 : 9-18.
- Pfeffer, P. & Settimo, R. 1973. Déplacements saisonniers et compétition vitale entre mouflons, chamois et bouquetins dans la Réserve du Mercantour (Alpes-Maritimes). *Mammalia* n° 37 : 203-219.
- Resche-Rigon, F. 1987. Quelques aspects de la compétition entre ongulés sauvages et domestiques. Étude des relations entre chamois et moutons dans une vallée du Mercantour. Thèse Doct., Univ. J. Fourier, Grenoble.



La quiétude des animaux doit être prise en compte dans les plans d'aménagement touristique.

© L. Barbier/ONCFS



Remerciements

Nous remercions tous les bénévoles et professionnels de l'ONCFS, de l'ONF, du PNR des Bauges et les chasseurs du GIC des Bauges qui ont participé aux recensements annuels des chamois et des mouflons, et sans lesquels ces études n'auraient pas pu être réalisées.