



Quand thermorégulation et dérangement anthropique contraignent la distribution estivale des mouflons de Corse

Contribution d'un protocole de type présence/absence à une meilleure gestion des populations d'ongulés sauvages

**FRÉDÉRIC SANCHIS¹,
MATHIEU GAREL^{2*},
PASCAL MARCHAND^{2**},
AURÉLIEN BESNARD³**

¹ ONCFS, Délégation interrégionale Provence-Alpes-Côte d'Azur et Corse, Cellule technique Corse – Moltifao.

² ONCFS, Direction de la recherche et de l'expertise, Unité Ongulés sauvages – Gières*, Juvignac**.

³ CEFE/CNRS UMR 5175 – EPHE – Montpellier.

Contact : Frederic.sanchis@oncfs.gouv.fr

Après être passé tout près de l'extinction au milieu du xx^e siècle, le mouflon de Corse reste aujourd'hui en sursis. Les informations dont nous disposons sur sa démographie interrogent quant à son avenir, dans un contexte où réchauffement climatique et dérangement anthropique s'intensifient. Comment l'espèce compose-t-elle avec ces facteurs en été, lorsque leur pression est maximale ? Début de réponse grâce à la mise en place inédite chez un ongulé sauvage d'un protocole de type site occupancy¹.

1. Méthode qui permet d'estimer la probabilité de présence d'une espèce sur un site en prenant en compte sa détectabilité.

Changement climatique et intensification des activités récréatives : les écosystèmes méditerranéens en première ligne

Au cours des dernières décennies, l'homme a été à l'origine d'une véritable érosion de la biodiversité (Venter *et al.*, 2016). Si le réchauffement climatique est en passe de devenir le principal facteur responsable de cette érosion (Sala *et al.*, 2000 ; Dirzo *et al.*, 2014), d'autres facteurs liés aux activités humaines, comme le dérangement occasionné par les activités de pleine nature (Balmford *et al.*, 2009), sont aussi pointés du doigt. Face à ces changements, les écosystèmes méditerranéens sont en première ligne car ils concentrent l'ensemble des facteurs à l'origine de la perte de biodiversité (Sala *et al.*, 2000). Ils sont notamment particulièrement sensibles aux effets du réchauffement climatique, et les épisodes de sécheresse caractéristiques de ces écosystèmes devraient augmenter en fréquence et en intensité dans les années à venir (Paeth & Hense, 2005). Ils accueillent par ailleurs un nombre croissant de visiteurs. La combinaison de ces pressions soulève de manière générale de nombreuses questions quant à la capacité des espèces sauvages occupant ces milieux à faire face aux changements en cours et à venir.

Une histoire de compromis...

Cette augmentation attendue des températures estivales peut engendrer un stress thermique important chez les homéothermes. En comparaison des mécanismes de thermorégulation autonome (e.g. transpiration), la thermorégulation comportementale est moins coûteuse et peut être maintenue plus longtemps. Elle constitue donc la principale solution adoptée par les animaux

faisant face à des températures trop élevées (Terrien *et al.*, 2011). Elle se manifeste en général par une réduction des activités produisant de la chaleur (déplacements, rumination chez les grands herbivores par exemple) et une sélection d'habitats offrant un couvert thermique (Van Beest *et al.*, 2012). Les animaux ont aussi la possibilité d'adapter leur rythme d'activité journalier en utilisant les zones d'alimentation aux heures les plus fraîches (Aublet *et al.*, 2009).

Face à la présence humaine, même constat : quelle que soit l'activité pratiquée, les animaux vont bien souvent répondre à la présence de l'homme en modifiant leur comportement (Frid & Dill, 2002). Si la réponse la plus connue est la fuite, des réponses moins immédiates peuvent aussi être mises en place, comme un report des activités aux heures ou dans les habitats les moins exposés à ce qui est perçu par l'animal comme un danger potentiel (Miller *et al.*, 2001 ; Knight & Gutzwiller, 2013 ; Marchand *et al.*, 2015a). Qu'il s'agisse de limiter le risque de rencontre avec les humains ou de réduire les coûts de thermorégulation, les animaux sont donc en permanence confrontés à des choix difficiles : se protéger (contre les « prédateurs », contre la chaleur) ou s'alimenter (*food/cover trade-off* – Lima & Dill, 1990 ; Myrsterud & Østbye, 1999).

... qu'il reste à écrire pour le mouflon de Corse

Ces choix sont particulièrement critiques chez les paisseurs (les mangeurs d'herbes) comme le mouflon de Corse, pour lequel les grands espaces ouverts d'altitude sont des zones d'alimentation privilégiées en été, mais aussi des espaces exposés aux températures élevées et de surcroît soumis à la pratique de plus en plus intense de la randonnée. On sait pourtant très peu de chose sur les choix

faits par cette espèce, notamment en période estivale, alors que les contraintes thermiques et la fréquentation humaine sont à leur maximum.

Avec une augmentation de température moyenne de + 1,5 °C sur ces 50 dernières années et une fréquentation des sentiers de randonnée en hausse constante, la Corse est au cœur des changements globaux qui touchent les écosystèmes méditerranéens. L'île de beauté constitue à ce titre un territoire d'étude privilégié pour mieux comprendre les effets de ces changements sur la faune sauvage, et le mouflon de Corse s'y impose comme un modèle d'étude de choix. En effet, plus de 30 000 personnes parcourent chaque année le GR 20, qui se situe au cœur de l'aire de distribution Nord de la population de mouflons. Par ailleurs, des travaux montrent que les récentes canicules ont obligé les mouflons de populations continentales à modifier leur utilisation de l'espace et leur rythme d'activité, avec des conséquences en cascade sur leur croissance et même sur la survie de leur jeune (Garel *et al.*, 2004 ; Bourgoin *et al.*, 2011 ; Marchand *et al.*, 2015b). Ces éléments interrogent, notamment au regard de la faible dynamique démographique des populations insulaires. Les indices de reproduction enregistrés sur l'île sont en effet parmi les plus faibles (0,2-0,4) qui ont pu être observés pour l'espèce (Benedetti *et al.*, non pub. ; Ciuti *et al.*, 2009). Ceci a d'ailleurs valu au mouflon de Corse d'être classé par l'IUCN sur la liste rouge des espèces vulnérables, sans pour autant que les causes de cette faible productivité soient clairement identifiées. Enfin, la valeur patrimoniale de ces populations, qui ont conservé un ensemble de gènes rares, véritables vestiges des populations originelles dont elles sont issues (Chessa *et al.*, 2009), a récemment justifié de modifier le statut de protection du mouflon de Corse au niveau français (**encadré 1**).

► Encadré 1 • Un nouveau statut réglementaire pour le mouflon de Corse

Depuis le 1^{er} mars 2019, le mouflon de Corse est inscrit sur la liste des espèces protégées au niveau national (arrêté du 1^{er} mars 2019 relatif au statut du mouflon en collectivité de Corse – J.O. du 16 mars 2019). Avec cet arrêté, le législateur traduit dans le droit français la distinction qui existe sur le plan génétique entre les populations de mouflons de Corse (*Ovis gmelini musimon* var. *corsicana*) et les populations de mouflons d'Europe continentale, dénommés mouflons méditerranéens (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.), qui peuvent présenter des niveaux d'hybridation variables avec d'autres *Ovis* sauvages et domestiques.



▲ Mouflon de Corse mâle.

C'est donc à la fois pour des questions de gestion et de conservation des populations, et parce que le mouflon de Corse est attendu être particulièrement sensible et/ou exposé aux effets des activités humaines, qu'une étude a été lancée en 2016. Parmi les différents objectifs poursuivis, il apparaissait notamment important de mieux comprendre les conséquences du dérangement anthropique et des contraintes thermiques sur la distribution de cette espèce.

Protocole de type présence/absence à large échelle : une première sur des ongulés en France

Un protocole de type *site occupancy* (Mac Kenzie *et al.*, 2002) a été utilisé pour quantifier et expliquer la probabilité de présence des mouflons en fonction de différentes variables d'habitats. Cette déclinaison des modèles de présence/absence sur des ongulés sauvages est inédite à notre connaissance, au moins en France. Les données ont été collectées sur la population du Cinto au cours de l'été 2016 : chaque site échantillonné a été observé à distance au cours de trois passages successifs pour déterminer la présence ou l'absence d'individus (*figure 1*).

Les données obtenues ont permis d'estimer à la fois la probabilité qu'un site soit occupé par l'espèce, et la probabilité de la détecter sachant qu'elle est présente sur un site. Différentes co-variables, environnementales ou anthropiques, ont ensuite été testées dans des modèles statistiques pour expliquer les variations observées dans les probabilités de détection et d'occupation. Pour fournir des résultats non biaisés, ces analyses ont été soumises à plusieurs hypothèses. Il faut notamment que chaque site soit fermé démographiquement (i. e. le statut d'occupation d'un site ne change pas entre le premier et le dernier passage). Les observations de terrain ont donc eu lieu sur des sites suffisamment grands (500 x 500 m), situés en zones ouvertes d'altitude (> 800 m) dans lesquelles les animaux concentrent leurs déplacements en période estivale, et où les conditions sont compatibles avec une approche par observation à distance (*figure 2*). Les trois passages sur un site étaient également relativement rapprochés dans le temps pour satisfaire à l'hypothèse de population fermée.

En zone de montagne, un nombre indéterminé de sites potentiellement disponibles ne sont pas visibles à distance, en raison du nombre limité d'accès (sentiers, pistes, routes) et du relief. Pour contourner ce problème, nous avons élaboré un

protocole d'échantillonnage original, en plusieurs étapes, qui repose non pas sur un tirage aléatoire des sites, mais sur un tirage aléatoire des accès qui rendent visibles les sites à distance (Sanchis, 2018). Grâce à cette méthode, 190 sites répartis de façon aléatoire au sein de l'aire de répartition de la population de mouflons du Cinto ont été échantillonnés (*figure 2*).

La présence de mouflons dépend des refuges thermiques...

La température a une influence négative directe sur la probabilité de détection des mouflons (*figure 3a*). Lorsqu'ils sont présents sur un site, il y a environ deux fois plus de chances de les observer par une température de 10 °C que par une température de 30 °C. Ce résultat s'explique

Les aulnaies seraient recherchées par les mouflons en période estivale pour leur fonction de refuge thermique.



Figure 1 Protocole de type *site occupancy* utilisé pour estimer les probabilités d'occupation et de détection des mouflons, en fonction de différentes co-variables environnementales et anthropiques. Dans cet exemple, 4 sites sont observés trois fois.

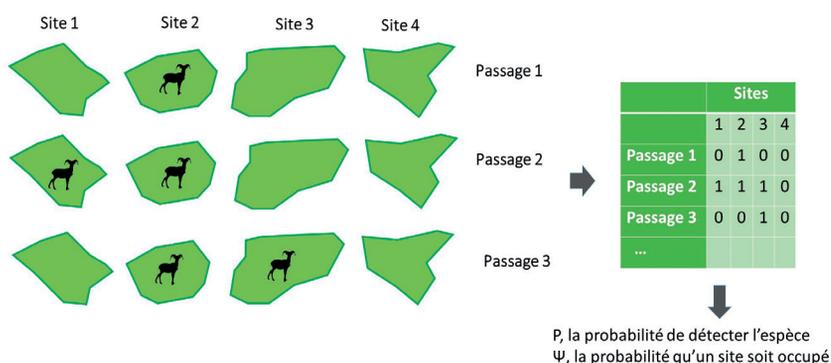
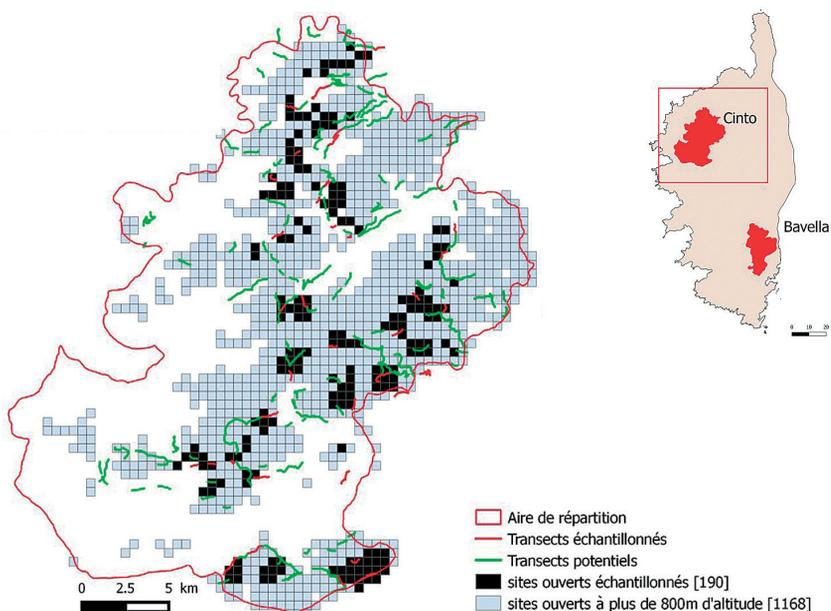


Figure 2 Transects et sites échantillonnés au sein de l'aire de répartition du Cinto. Les sites correspondent à des quadrats de 500 x 500 m, en zone ouverte d'altitude (> 800 m). Les transects correspondent à tous les accès (routes, pistes, sentiers), redécoupés en tronçons de taille égale, permettant des observations à distance sur la base du relief local.





par une diminution de l'activité et des mouvements des animaux lorsque les températures augmentent, et par une utilisation accrue des refuges thermiques (cf. ci-dessous), ce qui les rend plus difficilement détectables à distance (Bourgoin *et al.*, 2011 ; Cazau *et al.*, 2011 ; Marchand *et al.*, 2015b).

Les deux variables environnementales les plus importantes pour expliquer la présence de mouflons sur les sites échantillonnés, liées à la contrainte thermique, sont la surface d'aulnaie et la durée de l'enneigement annuel. La probabilité d'occupation d'un site augmente ainsi avec la surface d'aulnaie (figure 3b) et la durée de l'enneigement (figure 3c), avec un effet bien plus marqué de ce dernier facteur. Ces deux variables d'habitats sont caractéristiques des secteurs frais d'altitude, qui offrent un couvert thermique aux mouflons en période estivale. Les sites où prédomine l'aulnaie odorante (*Alnus alnobetula* subsp. *suaveolens*), qui forme une strate arbustive très dense, pourraient

aussi offrir une protection face aux insectes piqueurs en journée. Cette recherche de couverts thermiques en période estivale a aussi été identifiée chez d'autres ongulés des régions montagneuses ou boréales (bouquetin (Aublet *et al.*, 2009) ; élan (Van Beest *et al.*, 2012)) et chez le mouflon méditerranéen (Marchand *et al.*, 2015b).

... et du dérangement

Le dérangement lié aux activités humaines a lui aussi un impact direct sur la probabilité d'occupation d'un site : toutes choses étant égales par ailleurs, les sites situés à plus de 500 m des sentiers et routes les plus fréquentés par l'homme (proximité = 0) ont plus d'une chance sur deux d'être occupés par les mouflons en été, contre moins de 20 % pour les sites localisés à leur proximité immédiate (proximité = 1 - figure 4). Cet évitement a été observé chez d'autres espèces de

Figure 3 Influence du facteur thermique sur les probabilités de détection (a) et d'occupation des sites par les mouflons, qui se manifeste à travers la surface d'aulnaie (b) et le nombre annuel moyen d'images satellitaires où le site est enneigé (c).

Données issues des images MOD10A1 du satellite MODIS TERRA, résolution temporelle 8 jours (c). Les aires colorées en rouge correspondent aux intervalles de confiance à 95 %.

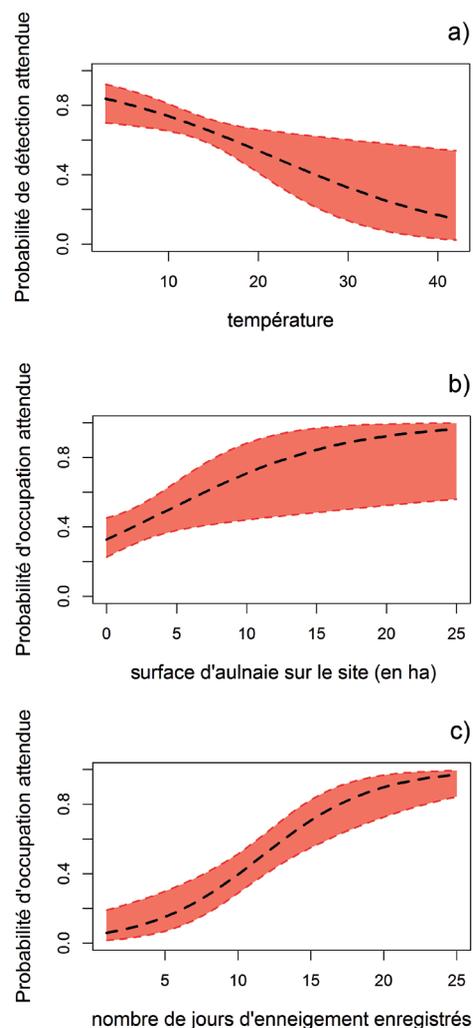
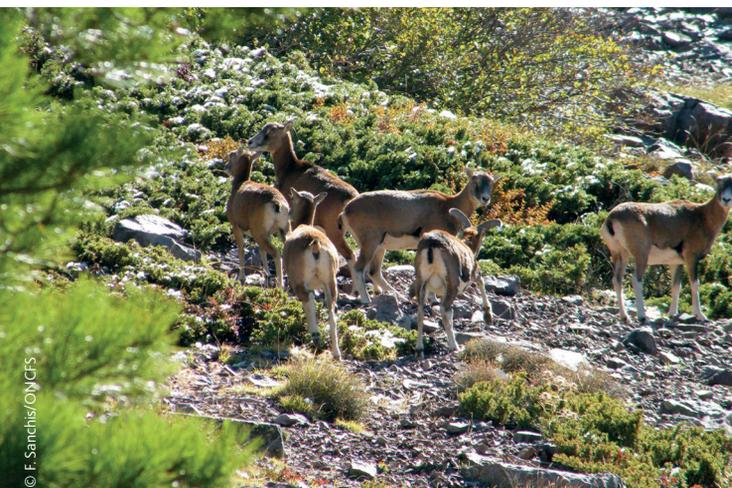
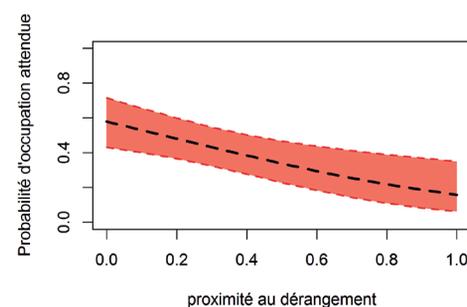


Figure 4 Influence du dérangement anthropique sur la probabilité d'occupation des sites échantillonnés par le mouflon.

Le risque représenté par les humains est probablement perçu par les mouflons comme maximal à proximité immédiate des sites les plus fréquentés par l'homme et devrait décroître à mesure que l'on s'en éloigne pour devenir négligeable au-delà d'une certaine distance. Afin d'intégrer cette perception probablement non linéaire que l'animal a du dérangement anthropique, nous avons fixé à 500 m le seuil au-delà duquel le dérangement tel que perçu par les mouflons est supposé nul.



◀ Les sites situés à plus de 500 m des sentiers et routes les plus fréquentés par l'homme ont plus de 50 % de chances d'être occupés par les mouflons en été, contre moins de 20 % pour les sites localisés à leur proximité immédiate.

mouflons (Pelletier, 2014), et notamment chez le mouflon méditerranéen (Marchand *et al.*, 2015a). Elle peut aussi se manifester à l'échelle individuelle par une modification du rythme circadien, les mouflons étant capables de moduler leur utilisation des habitats fréquentés par les humains en fonction des heures de la journée où le dérangement est le plus fort (*cf.* Marchand *et al.* (2015a) pour le mouflon méditerranéen et Ohashi *et al.* (2013) pour le sanglier. Pour le mouflon de Corse, voir l'**encadré 2**).

Application directe pour la définition de futures zones de réintroduction

Les résultats obtenus soulignent l'importance pour les mouflons d'être loin de sources de dérangement anthropique et de pouvoir évoluer dans des habitats leur offrant un couvert thermique en été. Dans le contexte des changements globaux évoqué précédemment, il apparaît indispensable de prendre en compte ces facteurs anthropiques et thermiques lorsqu'il s'agit d'évaluer la qualité d'un habitat pour les mouflons de Corse en période estivale. Ces connaissances ont nourri la réflexion concernant la définition d'un programme de réintroduction dont fait l'objet la population de Bavella, au sud de l'île. Cette population forme avec celle du Cinto le second noyau insulaire de mouflons en Corse (**figure 2**). Dès la fin de l'année 2019, une réintroduction de mouflons qui avaient été prélevés *in natura* pour être élevés en enclos est prévue en périphérie de l'aire de répartition de cette population de Bavella. Ce programme est piloté par le Parc naturel régional de Corse, et

l'ONCFS a été missionné pour définir des zones écologiquement favorables pour les futurs relâchers. L'étude qui a été mise en œuvre s'appuie sur différentes méthodes (Charrier *et al.*, 2018), et intègre entre autres les prédictions des modèles d'occupation de sites présentés ici pour la population du Cinto. Ces modèles ont permis de prédire des zones d'habitats estivaux à priori favorables au sein des zones ouvertes d'altitude, sur cinq massifs sélectionnés au préalable (**figure 6**). Un

classement des zones écologiques les plus favorables a pu être proposé, en calculant le pourcentage de surface où la probabilité d'occupation prédite par le modèle *occupancy* est supérieure à 75 % (**figure 7**). Ces travaux ont ainsi trouvé une application directe, en apportant aux instances décisionnaires des éléments permettant de choisir le site de relâcher qui présentera le meilleur compromis entre écologie, acceptation locale et moyens humains et matériels.



▲ Femelle équipée d'un collier VHF dans le cadre du programme régional de recherche et de développement sur le mouflon de Corse.

► Encadré 2 • Adaptation du mouflon de Corse au dérangement humain à l'échelle journalière

Entre 2011 et 2015, 18 mouflons de la population d'Asco ont été équipés de colliers GPS. Pour une partie d'entre eux, le domaine vital d'été est traversé par le GR 20. Les analyses préliminaires réalisées sur les localisations enregistrées à l'échelle circadienne ont montré que la distance moyenne des animaux aux sentiers évoluait au cours de la journée, avec une nette augmentation aux heures où la fréquentation par les randonneurs était la plus forte (5 h 00-18 h 00 UTC, soit 7 h 00-20 h 00 heure locale – **figure 5**).

Figure 5 Évolution de la distance moyenne aux sentiers sur un cycle de 24 heures, de juillet à septembre, pour les mouflons dont le domaine vital est traversé par le GR 20.

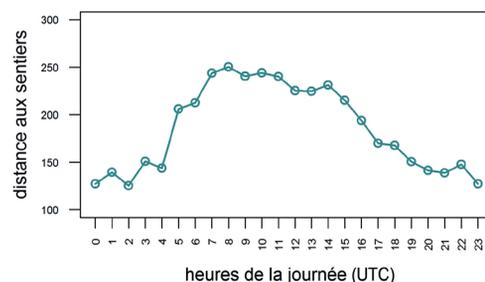


Figure 6 Exemple de carte produite sur une des zones présélectionnées (Massif du Renosu, délimité en rouge) pour les futurs relâchers en périphérie de l'aire de répartition de la population de mouflons de Bavella. Le site est considéré comme favorable (en bleu sur la carte) pour la période estivale lorsque sa probabilité d'occupation prédite par l'approche *occupancy* est supérieure à 75 %.

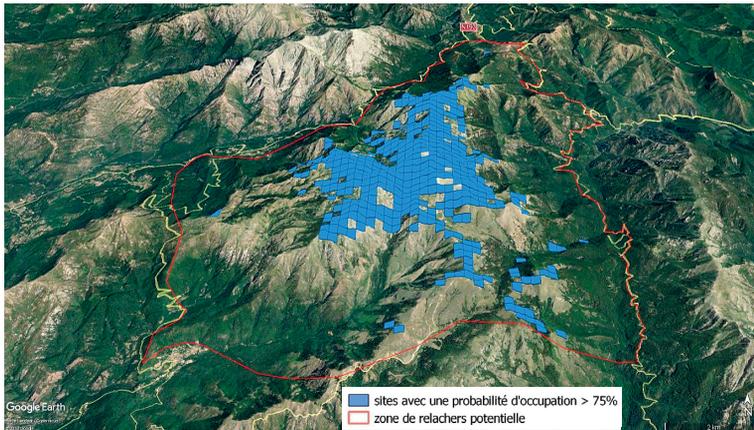
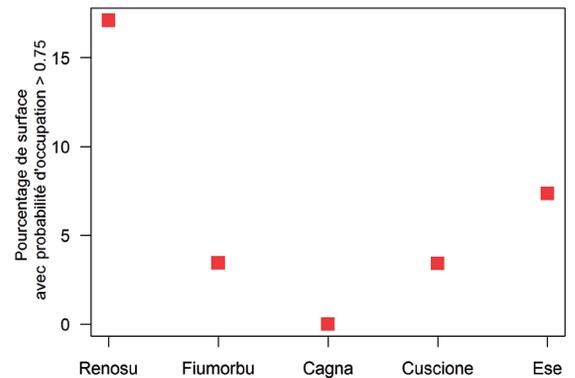


Figure 7 Pourcentage de surface pour chaque zone de relâcher présélectionnée présentant une probabilité d'occupation par les mouflons supérieure à 75 %.



Quel bilan des modèles de présence/absence

Ces protocoles de type occupation de sites peuvent apparaître plus lourds à mettre en place que des protocoles de type présence seule, pour lesquels la collecte de données peut être plus aisée (ex : données GPS). Ils offrent cependant un grand nombre d'avantages, comme celui de fournir des prédictions plus précises et moins soumises aux biais spatiaux dans les efforts de prospection, ou encore de pouvoir modéliser explicitement les facteurs impactant la détection et donc de corriger ces sources de biais potentiels.

Ces protocoles peuvent également être répétés dans le temps pour modéliser des changements de distribution tout en anticipant sur les efforts à produire pour obtenir une précision donnée en s'appuyant sur des tests de puissance. Développées depuis maintenant presque vingt ans et très utilisées sur de nombreux taxons, ces approches ont été peu appliquées aux ongulés mais pourraient se révéler particulièrement adaptées à ces espèces, comme le suggère le travail présenté ici.

Un volet alimentaire qu'il reste à explorer

Si nos résultats permettent de mieux caractériser un habitat favorable au mouflon en période estivale pour l'aspect refuge (thermique ou vis-à-vis du dérangement), il est plus difficile de se prononcer sur la partie alimentation. En effet, aucune des variables environnementales supposées favorables à l'espèce en termes de ressources alimentaires n'a permis d'expliquer la probabilité qu'un site soit plus ou moins occupé (voir Sanchis, 2018). Affaire de compromis ? Ce paaisseur, qui

consomme majoritairement des graminées ou d'autres espèces herbacées (en moyenne 60 % selon Marchand *et al.*, 2013), fréquente des habitats ouverts qui sont probablement aussi les plus exposés à la chaleur et au dérangement, et peut-être qu'en été sa priorité reste la recherche d'un refuge. Mais ce résultat pourrait aussi illustrer une autre réalité : la quasi-absence de ressources herbacées. Moins de 3 % des habitats sont par exemple classés en pelouse sur la zone d'étude. Quand l'herbe devient trop difficile à trouver, les animaux se reportent alors sur des ressources de moins bonne qualité mais plus abondantes. Ce phénomène est particulièrement vrai chez le mouflon, dont la morpho-physiologie lui permet de digérer des végétaux de moins bonne qualité, riches en cellulose. Qualité et quantité des ressources disponibles pourraient d'ailleurs contribuer à la faible dynamique démographique des populations du mouflon de Corse (Ciuti *et al.*, 2009). Ces résultats soulignent l'intérêt d'en apprendre plus sur ce qui compose son régime alimentaire et influence ses choix d'utilisation et de sélection de l'habitat au cours de différentes saisons, en fonction d'autres contraintes qui lui sont propres.

Remerciements

Nous remercions chaleureusement Pierre Benedetti et Jessica Charrier (ONCFS), qui ont participé activement à la mise en œuvre du protocole de terrain, ainsi que les agents des établissements partenaires (PNRC et ONF). Un grand merci également au Conservatoire botanique de Corse, pour son appui et son expertise dans la constitution des cartes de végétation utilisées dans cette étude. ●



◀ Cette étude a trouvé une application directe en apportant aux instances décisionnaires des éléments d'aide à la décision dans le choix du futur site de relâcher qui présentera le meilleur compromis entre exigences écologiques du mouflon, acceptation locale et faisabilité technique.

Pour en savoir plus

► Sanchis, F. 2018. *Étude de l'utilisation et de la sélection de l'habitat chez le mouflon de Corse à différentes échelles spatiales et temporelles*. Mémoire diplôme EPHE. 103 p. + annexes.

► La faiblesse de la ressource alimentaire, tant sur le plan quantitatif que qualitatif, pourrait contribuer à la faible dynamique démographique observée chez le mouflon de Corse.



© M. Beck

Bibliographie

- Aublet, J.-F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D. & Bassano, B. 2009. Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia* 159: 237-247.
- Balmford, A., Beresford, J., Green, J., Naidoo, R., Walpole, M. & Manica, A. 2009. A Global Perspective on Trends in Nature-Based Tourism. *PLoS Biology* 7: e1000144.
- Benedetti, P., Sanchis, F. & Garel, M. (Non pub.). *Programme régional de recherche et de développement sur le mouflon de Corse – 2011/2015*. ONCFS.
- Bourgoïn, G., Garel, M., Blanchard, P., Dubray, D., Maillard, D. & Gaillard, J.-M. 2011. Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) activity to summer climatic conditions. *Canadian Journal of Zoology* 89: 765-773.
- Cazau, M., Garel, M. & Maillard, D. 2011. Responses of heather moorland and mediterranean mouflon foraging to prescribed-burning and cutting. *Journal of Wildlife Management* 75: 967-972.
- Charrier, J., Benedetti, P., Sanchis, F. & Garel, M. 2018. *Étude permettant de choisir un site de relâcher pour les mouflons issus de l'enclos de Quenza*. ONCFS.
- Chessa, B., Pereira, F., Arnaud, F., Amorim, A., Goyache, F., Mainland, I., et al. 2009. Revealing the History of Sheep Domestication Using Retrovirus Integrations. *Science* 324: 532-536. <https://doi.org/10.1126/science.1170587>
- Ciuti, S., Pipia, A., Grignolio, S., Ghiandai, F. & Apollonio, M. 2009. Space use, habitat selection and activity patterns of female Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*) during the lambing season. *European Journal of Wildlife Research* 55: 589-595.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B. & Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401-406.
- Frid, A. & Dill, L. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6 (1): 11. <http://www.consecol.org/vol6/iss1/art11/>
- Garel, M., Loison, A., Gaillard, J.-M., Cugnasse, J.-M. & Maillard, D. 2004. The effects of a severe drought on mouflon lamb survival. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271: S471-S473.
- Knight, R.L. & Gutzwiller, K. (Eds). 2013. *Wildlife and Recreationists: Coexistence Through Management And Research*. Island Press, Washington DC. 389 p.
- Lima, S.L. & Dill, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Andrew Royle, J. & Langtimm, C.A. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83: 2248-2255.
- Marchand, P., Redjadj, C., Garel, M., Cugnasse, J.-M., Maillard, D. & Loison, A. 2013. Are mouflon *Ovis gmelini musimon* really grazers? A review of variation in diet composition. *Mammal Review* 4: 275-291.
- Marchand, P., Itty, C., Duhayer, J., Garel, M., Bourgoïn, G. & Dubray, D. 2015a. Dérangements par le tourisme et la chasse : quelles réponses du mouflon ? Bilan de suivis par colliers GPS dans le massif du Caroux-Espinouse (34). *Faune sauvage* n° 306 : 4-9. http://www.oncfs.gouv.fr/IMG/file/relation-faune-milieu-homme/FS_306_derangements_mouflon.pdf.
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. 2015b. Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. *Behavioral Ecology* 26: 472-482.
- Miller, S.G., Knight, R.L. & Miller, C.K. 2001. Wildlife Responses to Pedestrians and Dogs. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 29: 124-132.
- Mysterud, A. & Østbye, E. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 27: 385-394.
- Ohashi, H., Saito, M., Horie, R., Tsunoda, H., Noba, H., Ishii, H., Kuwabara, T., Hiroshige, Y., Koike, S., Hoshino, Y., Toda, H. & Kaji, K. 2013. Differences in the activity pattern of the wild boar *Sus scrofa* related to human disturbance. *European Journal of Wildlife Research* 59 (2): 167-177. <https://doi.org/10.1007/s10344-012-0661-z>.
- Paeth, H. & Hense, A. 2005. Mean versus extreme climate in the Mediterranean region and its sensitivity to future global warming conditions. *Meteorologische Zeitschrift*: 329-347.
- Pelletier, F. 2014. Effects of tourist activities on ungulate behaviour in a mountain protected area. *Journal of Mountain Ecology* 8: 15-19.
- Sala, O.E., Chapin, F.S. 3rd, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., LeRoy Poff, N., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. & Wall, D.H. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287: 1770-1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>.
- Sanchis, F. 2018. *Étude de l'utilisation et de la sélection de l'habitat chez le mouflon de Corse à différentes échelles spatiales et temporelles*. Mémoire diplôme EPHE. 103 p. + annexes.
- Terrien, J., Perret, M. & Aujard, F. 2011. Behavioral thermoregulation in mammals: a review. *Frontiers in Bioscience* 16: 1428-1444. <https://doi.org/10.2741/3797>.
- Van Beest, F.M., Van Moorter, B. & Milner, J.M. 2012. Temperature-mediated habitat use and selection by a heat-sensitive northern ungulate. *Animal Behaviour* 84: 723-735.
- Venter, O., Sanderson, E.W., Magrath, A., Allan, J.R., Beher, J., Jones, K.R., Possingham, H.P., Laurance, F.W., Wood, P., Fekete, B.M., Levy, M.A. & Watson, J.E.M. 2016. Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nature Communications* 7: 12558.