

DYNAMIQUE COMPARÉE DES POPULATIONS DE  
BOUQUETIN DES ALPES (*CAPRA IBEX IBEX*) ET  
IMPLICATION POUR LE SUIVI DE CES POPULATIONS

par

Émilie Largo

Thèse présentée aux  
UNIVERSITÉS CLAUDE BERNARD - LYON 1 et SHERBROOKE  
en vue de l'obtention du grade de docteur ès sciences (Ph.D.)

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, janvier 2008

LABORATOIRE DE BIOMÉTRIE ET BIOLOGIE ÉVOLUTIVE  
UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD – LYON1

Villeurbanne, France, janvier 2008

III-1813



Library and  
Archives Canada

Bibliothèque et  
Archives Canada

Published Heritage  
Branch

Direction du  
Patrimoine de l'édition

395 Wellington Street  
Ottawa ON K1A 0N4  
Canada

395, rue Wellington  
Ottawa ON K1A 0N4  
Canada

*Your file* *Votre référence*

*ISBN: 978-0-494-42628-9*

*Our file* *Notre référence*

*ISBN: 978-0-494-42628-9*

**NOTICE:**

The author has granted a non-exclusive license allowing Library and Archives Canada to reproduce, publish, archive, preserve, conserve, communicate to the public by telecommunication or on the Internet, loan, distribute and sell theses worldwide, for commercial or non-commercial purposes, in microform, paper, electronic and/or any other formats.

The author retains copyright ownership and moral rights in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

**AVIS:**

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque et Archives Canada de reproduire, publier, archiver, sauvegarder, conserver, transmettre au public par télécommunication ou par l'Internet, prêter, distribuer et vendre des thèses partout dans le monde, à des fins commerciales ou autres, sur support microforme, papier, électronique et/ou autres formats.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

---

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms may have been removed from this thesis.

Conformément à la loi canadienne sur la protection de la vie privée, quelques formulaires secondaires ont été enlevés de cette thèse.

While these forms may be included in the document page count, their removal does not represent any loss of content from the thesis.

Bien que ces formulaires aient inclus dans la pagination, il n'y aura aucun contenu manquant.



**Canada**

Le 22 février 2008

*le jury a accepté la thèse de Mme Emilie Largo dans sa version finale.*

*Membres du jury*

M. Marco Festa-Bianchet  
Directeur  
Département de biologie

M. Jean-Michel Gaillard  
Codirecteur  
Université Claude Bernard LYON 1

M. William Shipley  
Président-rapporteur  
Département de biologie

M. Dominique Allainé  
Membre externe  
Université Claude Bernard LYON 1

M. Gilles Yoccoz  
Membre externe  
University of Troms

M. Michael Schaub  
Membre externe  
University of Bern

Mme Carole Toïgo  
Membre externe  
Office Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage

## RÉSUMÉ

Nous avons étudié la dynamique de neuf populations de Bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) dans cinq espaces protégés. Nous avons trouvé un fort effet de l'âge sur les paramètres démographiques avec en particulier une diminution de la survie après 10-12 ans. Nous avons aussi montré une forte variabilité de la reproduction des vieilles femelles entre les populations. Contrairement à ce qui était attendu pour une espèce très dimorphique, la survie des individus des deux sexes était similaire, sauf pour les plus âgés. La sévérité hivernale a un effet négatif sur la survie des vieux individus mais pas sur la reproduction et sur la survie des plus jeunes. Nous concluons que les bouquetins adoptent une stratégie d'histoire de vie très conservatrice par rapport aux autres ongulés étudiés jusque-là.

D'un point de vue appliqué, nous avons aussi montré que sous certaines conditions, les comptages sont un outil satisfaisant pour suivre les tendances des populations de bouquetins.

Mots-clés : Bouquetin des Alpes, *Capra ibex ibex*, ongulés, patrons de survie, sénescence, reproduction, capture marquage recapture, densité dépendance, climat, taux de multiplication, comptages, tactiques d'histoire de vie.

## ABSTRACT

We studied the dynamic of nine populations of Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) in five protected areas. We showed a strong effect of age on demographic parameters, with a marked decrease of survival after 10-12 years of age. We also found a high variability of old females' reproduction between populations. Contrary to what is expected for a highly dimorphic species like ibex, males survived as well as females except for old individuals. Winter harshness had a negative impact on survival of old individuals but not on reproduction and survival of young. We conclude that ibex have evolved a highly conservative life-history tactic compared to other ungulates studied to now.

From a management viewpoint we also showed that under some circumstances ground counts might provide reliable estimates of ibex population trends.

Keywords: Alpine ibex, *Capra ibex ibex*, ungulates, survival patterns, senescence, reproduction, capture recapture, density dependence, climate, multiplication rate, counts, life history tactics

## REMERCIEMENTS

Je tiens en premier lieu à adresser mes plus sincères remerciements à mes deux directeurs Marco Festa-Bianchet et Jean-Michel Gaillard sans qui ce travail n'aurait pas vu le jour. Merci pour votre soutien constant et le partage de vos connaissances.

Merci Marco pour ta gentillesse, ta patience, ta disponibilité, ton aide et tes critiques et plans diaboliques qui ont toujours su me ramener à mon modèle biologique et m'empêcher de me perdre dans les méandres des statistiques... merci d'ailleurs de ne pas m'avoir perdue à ski dans les forêts québécoises !

Merci Jean-Michel pour ton enthousiasme sans faille, ta confiance à toute épreuve, les « brainstormings » certains après-midi, tes corrections fulgurantes et toutes tes connaissances bibliographiques partagées qui me laissaient sans voix...et enfin ta conduite sportive qui me laissait sans jambes !

Je tiens ensuite à adresser mes remerciements à l'ensemble des membres de mon jury pour avoir accepté de s'intéresser à mon travail :

Mr Michael Schaub et Mr Gilles Yoccoz qui ont bien voulu jugé mon travail

Mr Dominique Allainé pour avoir accepté d'être membre de mon jury, après m'avoir encadrée pour mon DEA et ainsi m'avoir mis le pied à l'étrier

Mme Carole Toïgo qui a suivi mon travail depuis son commencement et dont les connaissances sur le bouquetin et la montagne m'ont éclairée pendant ces 3 années

Mr Bill Shipley qui a donné son accord pour être président rapporteur.

Mes sincères remerciements aux Parcs Nationaux qui ont financé ce projet et sans qui cette thèse n'aurait jamais vu le jour. Merci à H. Cortot, G. Farny, I. Girard, J.-P. Martinot, M. Delorme, B. Lequette, B. Bassano, A. Von Hardenberg, et D. Gauthier pour leur implication dans ce projet, leur enthousiasme et qui m'ont fait confiance tout au long de ces trois années. Merci de vous être occupé de toute la logistique et de la transmission de toutes les données et informations nécessaires à ce travail.

Un merci tout particulier à tous les agents de terrain des parcs qui, par leur travail, mais surtout leur passion et leur ténacité ont permis la récolte de toutes les données concernant les bouquetins.

En particulier je tiens à exprimer mes plus sincères remerciements à Bernard Thomas et Sylvie, Patrick Ormea, Jean Sigaud, Sébastien Brégeon, Dario, Céline Richomme et Alain Roy pour leurs accueils dans les parcs si chaleureux à chaque fois, pour leur gentillesse, pour avoir partagé leurs connaissances sur le bouquetin et la montagne avec moi, et surtout pour m'avoir attendue malgré mon « pas d'âne de Provence » !

J'ai une pensée toute particulière pour Rodolphe Jouillerot, jeune agent du parc du Mercantour tragiquement disparu au cours d'une opération de terrain.

Je remercie également l'office Nationale de la Chasse et de Faune Sauvage (ONCFS) qui m'ont gracieusement fourni toutes les données sur les bouquetins du Massif de

Belledonne. Merci à Carole Toïgo qui a été mon lien avec l'ONCFS tout au long de ma thèse, et a toujours été prête à m'aider et répondre à mes questions.

Je tiens aussi à remercier toute l'équipe de Lyon pour m'avoir accueillie en son sein. Merci à Dominique Pontier, Anne Loison, Dominique Allainé, Emmanuelle Fromont et Franck Sauvage. Merci à Vladimir et Anne pour m'avoir aidé à apprivoiser M-Surge et ses secrets. Un grand merci à mes sauveurs en cas de crises informatiques en tous genres: Stéphane, Lionel et Bruno qui ont toujours répondu présent. Pour les milliers de services rendus, leur patience, leur gentillesse et leurs sourires, un grand merci à Misou, Nathalie, Agnès, Isabelle et Annie.

Un grand merci à mes camarades de la salle 60 pour leur bonne humeur et leurs conseils, en particulier Eve, Marie et Micheline pour leur amitié, leur soutien et leur aide : merci les filles ! Un merci particulier à mon coach Pat pour son soutien indéfectible ! Merci aussi aux deux globes trotteuses Gaëlle et Stéphanie pour m'avoir aidé à passer au travers de notre expérience indienne. Un grand merci à Bram pour nos conversations si stimulantes au labo, sur msn, en voiture, ou à l'escalde et pour ta disponibilité et tes relectures. Merci aussi à ceux qui n'étaient pas dans la salle 60 mais jamais très loin pour m'apporté leur aide en particulier Mathieu Basille, Mathieu Garel, Gilles, Alexis et Hugues.

Je remercie le laboratoire de Sherbrooke pour m'avoir accueillie si gentilement à chacun de mes passages. Merci à Don, Bill, Danny, Robert et Marc pour nos conversations et nos échanges lors des journals club, des comités, des séminaires ou des réunions. Grâce à vous mes séjours se sont passés en douceur, sans accrocs et toujours avec un sourire et un mot gentil alors merci à Francine Viel, Lorraine Gagnon, Lucie Dionne, Lucie Morin-Jacques et Lise Charbonneau.

Parce que les hivers québécois m'ont paru bien plus doux en votre compagnie merci Julien, Pat & Pat, Fannie, Marie-France, JF, Chiara et Wendy. Et le comble : merci d'avoir fait découvrir à une française les soirées « vins et fromages » ! Merci à Marie-Claude, Mélody, Claudie et Samuel pour les soirées swing endiablées ! Un merci tout particulier à mes deux colloqs Dallas et Pam qui entre autres choses m'ont permis de perfectionner mon anglais et chose incroyable, comprenaient mon français ! Vraiment Pam je ne sais pas ce que j'aurais fait sans toi ! Merci à ma « famille » québécoise : Phil, Diane et Marie-Hélène j'avais vraiment l'impression d'être chez moi avec vous !

Je remercie ma famille, Yannick et mes amis pour leur soutien quotidien, leurs encouragements, leur patience et leur confiance.

Enfin un grand merci aux bouquetins des Alpes pour m'avoir fait passer de si beaux moments au cours de ces trois dernières années !

## TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	i
ABSTRACT .....	ii
REMERCIEMENTS.....	iii
TABLE DES MATIÈRES .....	v
Liste des tableaux.....	ix
Liste des figures .....	xiv
<b>PARTIE I - INTRODUCTION GÉNÉRALE .....</b>	<b>1</b>
<b>CHAPITRE 1 - CONCEPTS ET PRINCIPES FONDAMENTAUX DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS .....</b>	<b>2</b>
I.1.1- Introduction.....	2
I.1.2- Dynamique des populations des grands herbivores .....	4
I.1.2.1- Elasticité et variation temporelle des paramètres démographiques .....	5
I.1.2.2- Facteurs responsables des variations des paramètres démographiques .....	6
<i>I.1.2.2.1- Influence du sexe sur les paramètres démographiques .....</i>	<i>6</i>
<i>I.1.2.2.2- Influence de l'âge sur les paramètres démographiques .....</i>	<i>7</i>
<i>I.1.2.2.3- Influence du contexte écologique sur les paramètres démographiques .....</i>	<i>9</i>
<b>CHAPITRE 2 - PRÉSENTATION GÉNÉRALE DE L'ÉTUDE .....</b>	<b>13</b>
I.2.1- Introduction.....	13
I.2.2- Intérêt du projet.....	14
I.2.3- Hypothèses.....	16
I.2.3.1- Variations du succès d'élevage.....	16
<i>I.2.3.1.1- Succès d'élevage et âge .....</i>	<i>16</i>
<i>I.2.3.1.2- Sensibilité du succès d'élevage, perturbations écologiques et statut       démographique des populations.....</i>	<i>16</i>
I.2.3.2- Effet du climat et de la densité sur la survie .....	18
I.2.3.3- Patrons de survie mâles/femelles et statut démographique des populations....	19
I.2.3.4- Patrons de sénescence .....	20
I.2.3.5- Les changements d'effectifs de la population : variation de survie adulte ou variation du recrutement? .....	20

<b>PARTIE II - ESPÈCE, SITES ET POPULATIONS, RÉCOLTE DES DONNÉES .....</b>	<b>22</b>
<b>CHAPITRE 1 - LE BOUQUETIN DES ALPES .....</b>	<b>23</b>
II.1.1- Systématique du genre Capra .....	23
II.1.2- Historique .....	23
II.1.3- Distribution géographique .....	24
II.1.4- Biologie .....	25
<b>CHAPITRE 2 - AIRES D'ÉTUDE ET POPULATIONS .....</b>	<b>29</b>
II.2.1- Populations du Parc National des Ecrins .....	29
II.2.1.1- Population du Champsaur .....	29
II.2.1.2- Population du Valbonnais .....	31
II.2.2- Populations du Parc National du Mercantour .....	32
II.2.2.1- Population du Nord-Ouest .....	32
II.2.2.2- Population de Font Sancte-St Ours .....	33
II.2.3- Populations du Parc National de la Vanoise .....	34
II.2.3.1- Population de Maurienne .....	34
II.2.3.2- Population de Prariond-Sassière .....	36
II.2.4- Populations du Parc National du Grand Paradis .....	36
II.2.4.1- Population du Léviönaz .....	37
II.2.4.2- Population du Parc National du Grand Paradis (PNGP) .....	38
II.2.5- Population de la Réserve de Chasse et de Faune Sauvage de Belledonne-Sept-Laux .....	39
II.2.5.1- Population de Belledonne .....	39
<b>CHAPITRE 3 - RÉCOLTE DES DONNÉES .....</b>	<b>41</b>
II.3.1- Le suivi général des populations : comptages globaux .....	41
II.3.2- Captures, marquages et observation .....	43
II.3.2.1- Captures et marquage .....	43
II.3.2.2- Observations .....	44
II.3.3- Variables climatiques .....	45
<b>PARTIE III - DYNAMIQUE DES POPULATIONS.....</b>	<b>50</b>
<b>INTRODUCTION .....</b>	<b>51</b>
<b>CHAPITRE 1 - CINÉTIQUE DES POPULATIONS .....</b>	<b>53</b>
Introduction .....	53
III.1.1- Méthode.....	54
III.1.2- Résultats .....	56

III.1.3- Discussion .....	58
<b>Résumé.....</b>	<b>63</b>
<b>CHAPITRE 2 - PARAMÈTRES DE REPRODUCTION .....</b>	<b>64</b>
Introduction .....	64
III.2.1- Méthode.....	67
III.2.1.1- Les données .....	67
III.2.1.2- Méthode d'analyse statistique .....	69
<i>III.2.1.2.1- Effet de l'âge et des conditions environnementales .....</i>	<i>69</i>
<i>III.2.1.2.2- Coût de la reproduction .....</i>	<i>73</i>
III.2.2- Estimation des paramètres de reproduction au niveau de la population .....	75
III.2.2.1- Résultats .....	75
III.2.2.2- Discussion : effet du statut démographique .....	76
III.2.3- Effet de l'âge sur les paramètres de reproduction.....	80
III.2.3.1- Résultats .....	80
<i>III.2.3.1.1- Âge de la mère et productivité.....</i>	<i>80</i>
<i>III.2.3.1.2- Âge de la mère et survie des cabris.....</i>	<i>85</i>
<i>III.2.3.1.3- Âge de la mère et succès d'élevage.....</i>	<i>89</i>
III.2.3.2-Discussion : effets de l'âge.....	93
III.2.4- Influence des conditions environnementales sur les paramètres de reproduction	97
III.2.4.1- Résultats .....	97
<i>III.2.4.1.1- Conditions environnementales et productivité.....</i>	<i>97</i>
<i>III.2.4.1.2- Conditions environnementales et survie des cabris .....</i>	<i>107</i>
<i>III.2.4.1.3- Conditions environnementales et succès d'élevage .....</i>	<i>112</i>
III.2.4.2-Discussion : impact des fluctuations climatiques et de la densité.....	115
III.2.5- Coût de la reproduction sur la reproduction suivante .....	118
III.2.5.1- Résultats .....	118
III.2.5.2- Discussion : coût à la reproduction .....	120
<b>Résumé.....</b>	<b>124</b>
<b>CHAPITRE 3 - SURVIE ADULTE.....</b>	<b>125</b>
Introduction .....	125
III. 3.1- Méthode.....	127
III.3.1.1- Les données .....	127
III.3.1.2- Méthode d'analyse et sélection des modèles.....	129
III.3.2- Résultats .....	132
III.3.2.1- Patrons de survie sexe- et âge-spécifique des bouquetins de la population de Belledonne .....	132
III.3.2.2- Ajustement du modèle de CJS .....	136
III.3.2.3- Effet de l'année sur les probabilités de survie et de capture .....	137
III.3.2.4- Effet du sexe sur les patrons de survie .....	139
III.3.2.5- Effet de l'âge sur la survie.....	141
III.3.2.6- Effet de la densité et du climat sur les patrons de survie .....	149
III.3.3- Discussion .....	155

<b>Résumé.....</b>	<b>165</b>
<b>CHAPITRE 4 - BILAN DÉMOGRAPHIQUE.....</b>	<b>166</b>
Introduction .....	166
III.4.1- Méthode.....	167
III.4.2- Résultats .....	171
III.4.3- Discussion .....	172
<b>Résumé.....</b>	<b>176</b>
<b>CHAPITRE 5 - RÉFLEXION SUR LES COMPTAGES DANS LES PARCS NATIONAUX.....</b>	<b>177</b>
Introduction .....	177
III.5.1- Méthode et résultats .....	179
III.5.2- Discussion .....	185
<b>Résumé.....</b>	<b>189</b>
<b>NOUVELLES CONTRIBUTIONS APPORTÉES PAR CE TRAVAIL...190</b>	
<b>PARTIE IV - DISCUSSION GÉNÉRALE.....</b>	<b>192</b>
IV.1- Synthèse des résultats .....	193
IV.2- Le bouquetin : un ongulé pas tout à fait comme les autres... ..	194
IV.3- Limites et perspectives de l'étude.....	197
IV.3.1- Suivi de la reproduction dans les populations de bouquetins .....	197
IV.3.2- Etude des patrons de survie.....	198
IV.3.3- Principaux facteurs influençant les variations des populations de Bouquetin200	
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>202</b>

## LISTE DES TABLEAUX

<b>Tableau 1.</b>	Récapitulatif des hypothèses de l'étude.....	21
<b>Tableau 2.</b>	Saison et années de comptages des différentes populations de bouquetins.....	43
<b>Tableau 3.</b>	Type de variable et années disponibles pour les données neige pour chaque population.....	46
<b>Tableau 4 .</b>	Estimations à partir des comptages annuels de $\lambda$ ( $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \lambda_4$ et l'intervalle de confiance à 95% (IC)) dans 6 populations de bouquetins des Alpes dans les Parcs Nationaux français.....	58
<b>Tableau 5.</b>	Nombre d'années femelles, nombre de femelles différentes suivies, et âges aux premières années des suivis pour chacune des populations de bouquetins étudiées .....	68
<b>Tableau 6.</b>	Nombre moyen d'observations par femelle de Bouquetin marquée (donc de répétitions) pour chaque paramètre de reproduction étudié dans chaque population. ....	70
<b>Tableau 7.</b>	Estimations des paramètres de reproduction des femelles Bouquetin au niveau de la population par deux approches statistiques : les GEE et les GLM. Les estimations des paramètres de reproduction sont indiquées avec leur écart-type ( $\pm se$ ). ....	75
<b>Tableau 8.</b>	Taux moyen de cabris par femelle et par an selon la population (issu de Girard, 2000). En gras les résultats de notre étude. ....	77
<b>Tableau 9.</b>	Sélection des différents modèles utilisés pour tester l'effet de l'âge en interaction avec la population sur la productivité des femelles. Le modèle retenu est indiqué en gras.....	80
<b>Tableau 10.</b>	AIC des différents modèles utilisés pour tester l'effet de l'âge sur la productivité des femelles dans les différentes populations de bouquetins. Le modèle retenu est indiqué en gras.....	81
<b>Tableau 11.</b>	Sélection des différents modèles utilisés pour tester l'effet de l'âge de la mère en interaction avec la population sur la survie des cabris (SC). Le modèle retenu est indiqué en gras. ....	86

<b>Tableau 12.</b>	Sélection des différents modèles utilisés pour tester l'effet de l'âge de la mère sur la survie des cabris dans les différentes populations de bouquetins. Le modèle retenu est indiqué en gras.....	86
<b>Tableau 13.</b>	Sélection des différents modèles utilisés pour tester l'effet de l'âge en interaction avec la population sur le succès d'élevage (SE) des femelles. Le modèle retenu est indiqué en gras.....	89
<b>Tableau 14.</b>	AIC et sélection des différents modèles utilisés pour tester l'effet de l'âge sur le succès d'élevage des femelles dans les différentes populations de bouquetins. Le modèle retenu est indiqué en gras. ....	89
<b>Tableau 15.</b>	Sélection des différents modèles testant les effets des conditions environnementales sur la productivité des femelles pour les différentes populations étudiées. En gras italique et souligné le modèle retenu. Dans le Champsaur et le Nord-Ouest, comme nous ne disposions pas des données concernant la densité pour toutes les années d'études, les fichiers utilisés pour tester les effets de la densité étaient plus restreints que ceux utilisés pour tester les autres effets de l'environnement. De ce fait les AIC ne sont pas comparables entre eux. Pour ces jeux de données réduits nous avons recalculé le modèle nul (prod~1) et le modèle avec l'âge (prod~âge) et marqué la séparation avec les autres modèles d'un trait en gras. Il en va de même pour le Valbonnais en ce qui concerne les données de neige. Pour toutes les autres populations c'est le même jeu de donnée qui a servi pour tester les différents effets de l'environnement. Dans ces analyses l'âge est une variable discrète (2 ans, 3 ans, 4 à 10 ans et plus de 10 ans).....	98
<b>Tableau 16.</b>	Sélection des différents modèles testant les effets des conditions environnementales sur la survie des cabris (SC) pour les différentes populations étudiées. En gras italique et souligné le modèle retenu. Dans le Champsaur comme nous ne disposions pas des données concernant la densité pour toutes les années d'études, le fichier utilisé pour tester les effets de la densité était plus restreint que celui utilisé pour tester les autres effets de l'environnement. De ce fait les AIC ne sont pas comparables entre eux. Pour ce jeux de données réduit nous avons recalculé le modèle nul (SC~1) et le modèle avec l'âge (SC~âge) et marqué la séparation avec les autres modèles d'un trait en gras. Pour toutes les autres populations c'est le même jeu de donnée qui a servi pour tester les différents effets de l'environnement. Dans ces analyses l'âge est une variable discrète (2 ans, 3 ans, 4 à 10 ans et plus de 10 ans).....	107

<b>Tableau 17.</b>	Sélection des différents modèles testant les effets des conditions environnementales sur le succès d'élevage (SE) des femelles pour les différentes populations étudiées. En gras italique et souligné le modèle retenu. Dans le Champsaur comme nous ne disposions pas des données concernant la densité pour toutes les années d'études, le fichier utilisé pour tester les effets de la densité était plus restreint que celui utilisé pour tester les autres effets de l'environnement. De ce fait les AIC ne sont pas comparables entre eux. Pour ce jeu de données réduit nous avons recalculé le modèle nul (SE~1) et le modèle avec l'âge (SE~âge) et marqué la séparation avec les autres modèles d'un trait en gras. Dans ces analyses l'âge est une variable discrète (2 ans, 3 ans, 4 à 10 ans et plus de 10 ans).....	112
<b>Tableau 18.</b>	Taille d'échantillon, durée des suivis et âge de première capture pour chacune des populations étudiées. ....	128
<b>Tableau 19.</b>	Estimations de la survie, écart-type ( $\Phi \pm se$ ) et résultats des tests de Wald comparant la survie pour deux périodes de performance de la population pour chaque classe d'âge pour les mâles et les femelles .....	135
<b>Tableau 20.</b>	Modèles testant l'effet du temps sur la survie et la probabilité de capture et leurs AIC pour les mâles et les femelles des populations de bouquetins étudiées. Les modèles retenus sont indiqués en gras. ....	138
<b>Tableau 21.</b>	Estimation de la survie des bouquetins adultes pour le modèle constant ( $\Phi \pm se$ ) et résultats du test de Wald comparant la survie entre les deux sexes. En gris, les sexes pour lesquels le modèle constant n'est pas le meilleur modèle et où l'on a trouvé un effet de l'âge sur la survie. ....	141
<b>Tableau 22.</b>	Nombre de paramètres (ddl), déviance et AIC des modèles testant les effets de l'âge sur la survie des mâles et des femelles Bouquetin. Les modèles avec les plus petits AIC sont en gras et ceux retenus sont en gras et en italique. ....	142
<b>Tableau 23.</b>	Estimation chez les mâles et les femelles Bouquetin de la mortalité initiale et du taux de sénescence à partir du modèle de Gompertz à 8 ans pour les femelles de Belledonne et les femelles du PNGP et à partir du modèle de Gompertz à 2 ans pour les deux sexes pour toutes les autres populations étudiées. En gris les populations pour lesquelles l'âge n'a pas d'effet structurant sur la survie pour un des deux sexes, ici présentées à titre indicatif afin de pouvoir comparer avec les résultats trouvés pour l'autre sexe. ....	146

<b>Tableau 24.</b>	Nombre de paramètres (ddl), déviance (dev) et AIC des modèles testant les effets du climat hivernal sur la survie des mâles et des femelles dans 3 des populations de bouquetins étudiées. Les modèles avec les plus petits AIC sont en gras et ceux retenus sont en gras et en italique. Afin de faciliter la comparaison avec le modèle sans effets du climat ( $\Phi$ (2-10,10)), nous l'avons souligné.....	154
<b>Tableau 25.</b>	Mortalité initiale et taux de sénescence issus du modèle de Gompertz à partir de 2 ans chez les mâles et les femelles de mouflon d'Amérique et de chevreuil (issus de Gaillard <i>et al.</i> , 2004). En gras les résultats de notre étude sur le bouquetin. ....	157
<b>Tableau 26.</b>	Taux de survie et succès d'élevage des femelles (issus de glmmML), estimés pour différentes classes d'âge dans les populations étudiées. ....	170
<b>Tableau 27.</b>	Productivité des femelles estimée pour différentes classes d'âge (issue de glmmL) dans les deux populations du parc du Mercantour.....	170
<b>Tableau 28.</b>	Estimation de la survie juvénile (Sj), du recrutement et de la productivité dans 4 populations de bouquetins dans des Parcs Nationaux français.....	170
<b>Tableau 29.</b>	Taux de multiplication ( $\lambda$ ), durée de génération (TB), pourcentage d'individus de 1 ans et de plus de 13 ans dans la population (%1an, % 13+) et élasticité aux différents paramètres démographiques pour 6 populations de bouquetins. e r : élasticité au recrutement, e y : élasticité à la survie des individus de 1ans, e pa : élasticité à la survie 'prime-age', e sen1 : élasticité à la survie des individus de 8 à 12 ans et e sen2 : élasticité à la survie des individus de 13 ans et plus. ....	171
<b>Tableau 30.</b>	Ratios entre l'élasticité à la survie adulte et l'élasticité à la survie juvénile pour différentes espèces d'ongulés (Tiré de Gaillard <i>et al.</i> , 2003b).....	173
<b>Tableau 31.</b>	Estimations de $\lambda$ à partir des comptages ( $\lambda_1$ , $\lambda_2$ , $\lambda_3$ , $\lambda_4$ et leur intervalle de confiance à 95% (IC)) ou avec des modèles démographiques ( $\lambda$ Leslie) à partir d'estimations de CMR basées sur des individus marqués dans 6 populations de bouquetins. Pour les populations du parc du Mercantour aucune mesure de survie juvénile n'était disponible. Pour calculer le succès d'élevage, nous avons utilisé 3 scénarios (survie juvénile de 0,66, 0,92, 1) basées sur la survie juvénile observée dans d'autres populations de bouquetins. En gras les valeurs de $\lambda$ obtenues en considérant une survie juvénile de 0,66, en	

	italique lorsque la survie juvénile était de 0,92 et en gras italique avec une survie juvénile de 1. ....	180
<b>Tableau 32.</b>	Changement dans le temps des $\lambda_{3t}$ dans la population de bouquetins de Prariond-Sassière. Chaque valeur de $\lambda_{3t}$ correspond au rapport de l'effectif de l'année t+1 sur l'effectif de l'année t.....	185

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1.</b>	Répartition des populations de Bouquetin des Alpes en France. Carte réalisée à partir des données du Réseau Ongulés Sauvages-ONCFS/FNC/FDC (Janvier 2008) .....	25
<b>Figure 2.</b>	Cycle biologique annuel du Bouquetin des Alpes (dessin : Robert Corti)	27
<b>Figure 3.</b>	Carte du Parc National des Ecrins et localisation des différentes populations de bouquetins dans le parc.....	30
<b>Figure 4.</b>	Carte du Parc National du Mercantour avec la répartition spatiale du bouquetin dans le parc. ....	33
<b>Figure 5.</b>	Carte du Parc National de la Vanoise : localisation des différentes populations et représentation des quartiers saisonniers des bouquetins dans ce parc. ....	35
<b>Figure 6.</b>	Carte du Parc National du Grand Paradis en Italie.....	38
<b>Figure 7.</b>	Localisation du Massif de Belledonne .....	40
<b>Figure 8.</b>	Fiche bouquetin type utilisée lors des comptages. ....	42
<b>Figure 9.</b>	Variations dans le temps des variables météo standardisées (centrées et réduites sur la période d'étude de chaque population) pour les différentes populations étudiées: la ligne pointillée représente le NAO, la ligne pleine avec les cercles ouverts représente la neige. Notons que le NAO montre par définition la même cinétique dans toutes les populations. ....	48
<b>Figure 10.</b>	Corrélation entre la neige standardisée et le NAO standardisé de 1985 à 2004 dans le Belledonne, de 1991 à 2004 en Maurienne, de 1995 à 2005 dans le Champsaur, de 1990 à 2005 dans le Valbonnais et de 1999 à 2006 dans le Lévionaz. La variable neige correspond au cumul de neige fraîche de décembre à mars en Maurienne et dans le Champsaur, à la moyenne de l'enneigement de décembre à mars dans le Valbonnais et à la hauteur moyenne de neige de décembre à mars dans le Belledonne et de novembre à mai dans le Lévionaz. ....	49
<b>Figure 11.</b>	Cinétique des différentes populations de bouquetins. ....	57

<b>Figure 12.</b>	Graphique remplaçant les paramètres de reproduction étudiés sur deux années consécutives.....	69
<b>Figure 13.</b>	Représentation de l'effet de l'hiver sur les paramètres de reproduction. Les flèches bleues indiquent l'effet de quel hiver nous nous sommes servis suivant le paramètre considéré : pour l'effet de la sévérité hivernale sur la productivité nous avons utilisé les données de l'hiver précédent les naissances (avant juin) alors que pour l'effet de la sévérité hivernale sur la survie des cabris et le succès d'élevage nous avons utilisé les données de l'hiver suivant les naissances (après juin)...	72
<b>Figure 14.</b>	Variation de la productivité des femelles avec l'âge dans les différentes populations. Les courbes représentent les prédictions du modèle quadratique ( $prod \sim pop * age \text{ quad}$ ) et les points représentent les observations à chaque âge indiqués avec leur écart type. Pour les tailles d'échantillon à chaque âge voir figure 15.....	82
<b>Figure 15.</b>	Histogramme du nombre de femelles de chaque âge dans les différentes populations. ....	83
<b>Figure 16.</b>	Productivité observée en fonction de l'âge de la mère dans les différentes populations de bouquetins étudiées. Les lignes verticales indiquent les écart-types. Pour les tailles d'échantillon à chaque âge voir figure 15. ....	85
<b>Figure 17.</b>	Variation de la survie des cabris avec l'âge de la mère dans les populations des Parcs de la Vanoise et des Ecrins. Les courbes représentent les prédictions du modèle linéaire ( $SC \sim pop * age$ ) et les points représentent les observations à chaque âge indiqués avec leur écart type. Pour les tailles d'échantillon à chaque âge voir figure 18. ....	87
<b>Figure 18.</b>	Histogramme du nombre de femelles de chaque âge dans les différentes populations. ....	88
<b>Figure 19.</b>	Variation du succès d'élevage de la mère avec l'âge dans les populations des parcs de la Vanoise et des Ecrins. Les courbes représentent les prédictions du modèle quadratique ( $SE \sim pop * age \text{ quad.}$ ) et les points représentent les observations à chaque âge indiqués avec leur écart type. Pour les tailles d'échantillon à chaque âge voir figure 21.....	90
<b>Figure 20.</b>	Succès d'élevage moyen en fonction de l'âge de la mère dans 4 des populations de bouquetins étudiées. Les lignes verticales indiquent les écart-types. Pour les tailles d'échantillon, voir figure 21. ....	92

<b>Figure 21.</b>	Histogramme du nombre de femelles de chaque âge dans les différentes populations. ....	92
<b>Figure 22.</b>	Variation de la productivité des femelles en fonction de la densité (nombre de bouquetins comptés) dans la population du Nord-Ouest. La courbe représente les prédictions du modèle linéaire (prod~densité). Les points représentent les observations de la productivité des femelles pour différentes densités. A titre indicatif nous avons indiqué à quelles classes d'âge correspondait chaque observation. Les observations sont indiquées avec leur écart-type. ....	100
<b>Figure 23.</b>	Variation de la productivité des femelles en fonction de la hauteur de neige et de leur âge dans la population du Champsaur. Les courbes représentent les prédictions du modèle linéaire additif (prod~neige + classe âge) et les points représentent les observations pour différentes hauteurs de neige et différentes classes d'âge. Les observations sont représentées avec leur écart-type. ....	101
<b>Figure 24.</b>	Variation de la productivité des femelles en fonction de la hauteur de neige et de leur âge dans la population de Maurienne. Les courbes représentent les prédictions du modèle linéaire additif (prod~neige + classe âge) et les points représentent les observations pour différentes hauteurs de neige et différentes classes d'âge. Les observations sont représentées avec leur écart-type. ....	103
<b>Figure 25.</b>	Variation de la productivité des femelles bouquetin en fonction des variations du NAO et de leur âge dans la population du Valbonnais. Les courbes représentent les prédictions du modèle prod~NAO*classe âge et les points représentent les observations de la productivité des femelles de différentes classes d'âge pour différentes valeurs de NAO. Les observations sont représentées avec leur écart-type. ....	104
<b>Figure 26.</b>	Variation de la productivité des femelles Bouquetin en fonction des variations du NAO et de leur âge dans la population de Prariond-Sassière. Les courbes représentent les prédictions du modèle linéaire additif (prod~NAO+classe âge) et les points représentent les observations de la productivité des femelles de différentes classes d'âge pour différentes valeurs de NAO. Les observations sont représentées avec leur écart-type. ....	106
<b>Figure 27.</b>	Variation de la survie des cabris en fonction du NAO dans la population de Maurienne. La courbe représente les prédictions du modèle SC~NAO <sup>2</sup> . Les points représentent les observations de la	

	survie des cabris pour différentes classes d'âge des mères et pour différentes valeurs de NAO. Les observations sont représentées avec leur écart-type. ....	109
<b>Figure 28.</b>	Variation de la survie des cabris en fonction du NAO dans la population de Prariond-Sassière. La courbe représente les prédictions du modèle SC~NAO. Les points représentent les observations de la survie des cabris pour différentes valeurs de NAO. Les observations sont représentées avec leur écart-type. ....	110
<b>Figure 29.</b>	Variation de la survie des cabris en fonction du NAO et de l'âge de la mère dans la population du Champsaur. Les courbes représentent les prédictions du modèle SC~NAO+classe âge. Les points représentent les observations de la survie des cabris pour des mères de différentes classes d'âge et pour différentes valeurs de NAO. Les observations sont représentées avec leur écart-type. ....	111
<b>Figure 30.</b>	Variation du succès d'élevage des femelles en fonction du NAO dans la population de Maurienne. Les courbes représentent les prédictions du modèle SE~NAO <sup>2</sup> +classe âge pour les différentes classes d'âge. Les points représentent les observations de la survie des cabris pour différentes classes d'âge des mères et pour différentes valeurs de NAO. Les observations sont représentées avec leur écart-type.....	114
<b>Figure 31.</b>	Proportion de femelles se reproduisant ou non à l'année t+1 (Reproduction l'année t+1) en fonction de la reproduction l'année précédente (oui : un cabri produit, non : pas de cabri). Les tailles d'échantillon des femelles s'étant reproduites ou non l'année t sont indiquées entre parenthèses sous l'axe des abscisses. ....	119
<b>Figure 32.</b>	Modélisation de la survie des bouquetins de la population de Belledonne en fonction de l'âge avec la survie spécifique à chaque âge ( $\Phi_a \pm IC 95\%$ , points) et le modèle de Gompertz (courbes) pour a) les mâles et b) les femelles. Le modèle de Gompertz pour les mâles est ajusté à partir de 2 ans alors que pour les femelles il est ajusté à partir de 8 ans. ....	134
<b>Figure 33.</b>	Estimation de la survie des mâles et des femelles bouquetins pour différentes classes d'âge dans 9 populations. ....	140
<b>Figure 34.</b>	Modélisation de la survie des femelles Bouquetin en fonction de l'âge avec le modèle de survie spécifique à chaque âge ( $\Phi_a \pm IC 95\%$ , carrés pleins) et le modèle de Gompertz (courbes). ....	147

<b>Figure 35.</b>	Modélisation de la survie des mâles Bouquetin en fonction de l'âge avec le modèle de survie spécifique à chaque âge ( $\Phi_a \pm$ IC 95%, carrés pleins) et le modèle de Gompertz (courbes).....	148
<b>Figure 36.</b>	Pentes ( $\pm$ erreur standard) issues des modèles sélectionnés pour décrire les effets du climat hivernal sur la survie dans les différentes populations de bouquetins. ....	151
<b>Figure 37.</b>	Pentes issues des modèles $\Phi(2-10,10)*nao$ (en haut) et $\Phi(2-10,10)*neige$ (en bas) pour la survie des femelles (en rouge) et des mâles (en bleu) Bouquetin 'prime age' et sénescents.....	152
<b>Figure 38.</b>	Cycle de vie des femelles bouquetins. 1, 2, 3,...,13 :classes d'âge; SE 2 : succès d'élevage des femelles de 2 ans ; SE 3 : succès d'élevage des femelles de 3 ans ; SE ad : succès d'élevage des femelles adultes (4 à 10 ans), SE séne : succès d'élevage des femelles sénescents (11 ans et plus) ; Sj : survie juvénile ; Sy : survie des yearlings ; Sad survie adulte : survie annuelle des femelles entre 2 et 8 ans ; Svieux : survie annuelle des femelles entre 8 et 13 ans, S séne : survie annuelle des femelles de 13 ans et plus.....	169
<b>Figure 39.</b>	Relation allométrique entre la durée de génération (ln TB) et la masse corporelle (ln poids) en fonction du régime alimentaire (cueilleurs, brouteurs, mixte) pour 27 espèces d'ongulés dont le bouquetin .....	175
<b>Figure 40.</b>	Distribution des $\lambda_{3t}$ estimés à partir des comptages annuels de bouquetins (la barre noire indique la valeur de $\lambda$ estimée à partir des modèles démographiques).....	181
<b>Figure 41.</b>	Distribution des $\lambda_{3t}$ estimés à partir des comptages de bouquetin après avoir enlevé les valeurs surestimées de $\lambda$ (i. e., $>1,35$ , la valeur maximale pour un ongulé monotoque) dans les deux populations du Parc National des Ecrins. La ligne en pointillés est la moyenne des $\lambda_{3t}$ et la ligne pleine est $\lambda$ estimé avec les modèles démographiques. ....	182
<b>Figure 42.</b>	Distribution des $\lambda_{3t}$ estimés à partir des comptages après avoir corrigé pour les animaux ré-introduits dans les deux populations de bouquetins du Parc National du Mercantour. Les différentes lignes verticales correspondent à $\lambda_3$ (la moyenne des $\lambda_{3t}$ ) et aux différentes valeurs de $\lambda$ estimées avec les modèles démographiques pour différentes valeurs de survie juvénile ( $S_j=0,66$ , $S_j=0,92$ , $S_j=1$ ). ....	183
<b>Figure 43.</b>	Distribution des $\lambda_{3t}$ estimés à partir des comptages annuels de bouquetins avant et après 1990 à Prariond-sassière. La ligne en	

pointillés est la moyenne des  $\lambda_{3t}$  pour la période considérée (avant ou après 1990), la ligne pleine est le  $\lambda$  estimé avec le modèle démographique. La survie des femelles à Prariond-Sassière ne dépendant pas du temps, nous avons supposé que la survie des différentes classes d'âge était la même avant et après 1990, mais comme nous ne disposions du succès d'élevage qu'après 1998 pour cette population, nous avons seulement pu comparer le  $\lambda$  estimé avec le modèle démographique avec la moyenne des  $\lambda_{3t}$  après 1990. ....

184

---

# **PARTIE I**

## **INTRODUCTION GÉNÉRALE**

---

Un des objectifs de l'étude de la dynamique des populations est de comprendre comment et pourquoi les effectifs des populations animales fluctuent à travers le temps. Ceci est important pour des disciplines allant de la conservation à la biologie évolutive. Au préalable il est nécessaire de comprendre pourquoi et comment les individus qui composent cette population varient (phénotypiquement, morphologiquement, comportementalement, et génétiquement), en particulier dans les populations d'espèces longévives à forte durée de génération dans lesquelles le devenir de chaque individu reproducteur influence le fonctionnement de la population à cause d'un taux de renouvellement des individus très faible (Stearns 1992) puisqu'en effet il existe une relation directe entre la durée de génération (TB) et le taux de renouvellement (TO) avec  $TB=1/TO$ .

---

# CHAPITRE 1

## CONCEPTS ET PRINCIPES

### FONDAMENTAUX DE LA DYNAMIQUE

### DES POPULATIONS

---

#### I.1.1- Introduction

---

Les changements d'effectif des populations sont le fruit de l'influence combinée de processus densité dépendants et densité indépendants ainsi que de leurs interactions. Ces facteurs affectent directement les paramètres démographiques et l'asymétrie des réponses de ces

derniers se traduisent par de fortes variations des structures en sexe et en âge de la population, qui influencent à leur tour le taux de croissance des populations (Coulson *et al.*, 2000; Gaillard *et al.*, 1998a; Gaillard *et al.*, 1997; Milner *et al.*, 1999; Portier *et al.*, 1998; Saether, 1997). La détermination de l'importance relative des facteurs densité dépendants et densité indépendants sur les fluctuations des effectifs des populations a fait l'objet de nombreux débats et travaux (e.g. Nicholson (1933) versus Andrewartha et Birch (1954)).

Il est important de connaître et de prendre en compte la structure démographique d'une population pour comprendre les mécanismes régissant ses fluctuations d'effectif (Coulson *et al.*, 2001). En effet, les animaux de différentes classes d'âge et de sexe réagissent de façon inégale à la densité et au climat (Coulson *et al.*, 2001; Festa-Bianchet *et al.*, 2003) et ne vont pas contribuer dans les mêmes proportions à la variation de la croissance de la population (Albon *et al.*, 2000). Ainsi, pour une même espèce et pour un même effectif de population, des différences de structure d'âge et de sexe vont avoir des effets importants sur la dynamique de population (Coulson *et al.*, 2001; Coulson *et al.*, 2005; Gaillard *et al.*, 1998a).

Tous les paramètres démographiques n'interviennent pas dans la variance du taux d'accroissement des populations dans des proportions similaires (Gaillard *et al.*, 1998a; Gaillard *et al.*, 2000). Deux choses sont importantes dans les analyses démographiques : les variations temporelles des paramètres démographiques et l'élasticité du taux d'accroissement de la population à un paramètre démographique (de Kroon *et al.*, 1986). L'élasticité mesure de combien un même changement d'un des différents paramètres démographiques va faire varier le taux d'accroissement. Si l'élasticité du taux d'accroissement à un certain paramètre démographique est grande, c'est qu'un changement de ce paramètre entraînera une grande variation du taux d'accroissement. Cependant, le calcul de l'élasticité du taux d'accroissement à un paramètre démographique ne renseigne pas sur la variabilité temporelle de ce paramètre. Il est donc important de déterminer quels paramètres démographiques sont les plus variables (patrons de variabilité temporelle) et ceux qui seraient les plus susceptibles d'influencer les changements d'effectif des populations pour un niveau donné de variabilité (patrons d'élasticité) (Gaillard *et al.*, 1998a). Ce ne sont pas forcément les paramètres démographiques qui varient le plus qui contribuent le plus à la variation de croissance d'une population (Albon *et al.*, 2000; Coulson *et al.*, 2005), car ces traits pourraient avoir une faible élasticité. De

même, les paramètres avec une forte élasticité n'auront pas un effet important sur la dynamique de population s'ils ne varient pas à travers le temps. Gaillard *et al.*(2000) ont émis l'hypothèse que chez les ongulés, il y aurait un compromis entre l'importance potentielle d'un changement d'un paramètre démographique sur les changements du taux de croissance d'une population (son élasticité) et le degré de variation temporelle observé de ce paramètre démographique (son coefficient de variation) (Gaillard *et al.*, 2000; Gaillard et Yoccoz, 2003). Pfister (1998) avait émis une hypothèse similaire appelée « buffering effect ». Donc l'élasticité seule ne permet pas de mesurer la contribution des différents paramètres démographiques aux changements annuels de l'effectif d'une population. Aux estimations théoriques de ce qui peut arriver (mesurées par l'élasticité), il devient nécessaire de joindre les estimations empiriques de ce qui arrive (mesurées par la variabilité à long terme) (Gaillard *et al.*, 1998a; Gaillard *et al.*, 2003b).

Ainsi l'étude de la dynamique des populations peut être considérée comme l'estimation des paramètres démographiques des populations afin de se pencher sur trois questions (i) la contribution relative de chaque paramètre démographique à la variabilité du taux d'accroissement d'une population, (ii) la variabilité temporelle de chaque paramètre démographique, (iii) les mécanismes responsables des variations de chaque paramètre démographique (Caswell, 2000).

### **I.1.2- Dynamique des populations des grands herbivores**

---

Des études à long terme de plusieurs populations d'ongulés (voir les revues de Gaillard *et al.*, 1998a, 2000) basées sur le suivi d'individus marqués d'âge connu, ont permis d'obtenir des estimations précises des paramètres démographiques grâce aux nouvelles méthodes de Capture Marquage Recapture (CMR) (Lebreton *et al.*, 1992). Les ongulés sont en effet des espèces adaptées à ce type d'études de par leur longévité qui permet le suivi d'individus particuliers sur une longue période. Ils contribuent ainsi de façon importante à notre compréhension des dynamiques des populations avec une structure d'âge complexe.

### I.1.2.1- Elasticité et variation temporelle des paramètres démographiques

Plusieurs études des caractéristiques des histoires de vie des grands herbivores ont permis d'établir que la survie adulte a une plus forte élasticité (donc un plus grand impact potentiel sur le taux de croissance de la population) que la fécondité ou la survie juvénile. Le taux de croissance d'une population de grands herbivores est donc plus sensible à un changement relatif de la survie adulte qu'à la même variation relative d'un autre composant de la valeur sélective (fitness) (Gaillard *et al.*, 2000). La plupart des études montrent le patron inverse pour les variations temporelles : une faible variation annuelle de la survie adulte, une variation modérée de la fécondité des femelles adultes et des taux de survie des jeunes d'un an, et une forte variation annuelle de la survie juvénile et de la fécondité des jeunes femelles (Gaillard *et al.*, 2000). Ainsi les paramètres de recrutement (fécondité, taille de portée et survie juvénile), combinent une faible élasticité avec une forte variation temporelle, alors que la survie adulte a une forte élasticité et une faible variation temporelle.

En se basant sur une analyse rétrospective, qui consiste en une décomposition de la variance du taux d'accroissement de la population en contributions de la variance des différents paramètres démographiques, Gaillard *et al.* (2000) montrent que le stade juvénile, malgré sa faible élasticité comparativement au stade adulte, peut être un composant critique de la dynamique des populations de la plupart des grands herbivores, car sa faible élasticité serait souvent compensée par de fortes variations temporelles. Cependant Gaillard *et al.* (2000) n'ont pas pris en compte la covariation entre les différents paramètres démographiques dans leur analyse alors que ces covariations peuvent expliquer 1/3, voir la moitié, de la variation du taux d'accroissement (Coulson *et al.*, 2005). Il a été montré que lorsque ces covariations sont prises en compte il n'est plus évident d'effectuer une généralisation quant au paramètre démographique qui a le plus d'influence sur le taux d'accroissement, puisque Coulson *et al.* (2005) montre que cette influence dépend du contexte : différents paramètres vont influencer différents moments de la distribution du taux d'accroissement (Coulson *et al.*, 2005).

Il est également nécessaire de comprendre les mécanismes responsables des variations des paramètres démographiques.

### **I.1.2.- Facteurs responsables des variations des paramètres démographiques**

#### *I.1.2.2.1- Influence du sexe sur les paramètres démographiques*

Chez les ongulés, la survie adulte est remarquablement constante face aux facteurs limitants et pour un âge donné, le sexe apparaît comme étant la principale source de variation en termes de survie. Ainsi chez la plupart des espèces, les mâles ont une survie inférieure à celle des femelles. La survie des mâles est aussi plus sensible et donc plus variable face à des conditions écologiques défavorables (Bonenfant *et al.*, 2002; Clutton-Brock *et al.*, 1982; Gaillard *et al.*, 1993; Jorgenson *et al.*, 1997; Rose *et al.*, 1998; Toïgo et Gaillard, 2003).

Ces différences sont souvent attribuées à la compétition entre mâles pendant le rut et à de plus grands besoins énergétiques liés à leur plus grande taille corporelle, ce qui entraînerait une plus forte sensibilité des mâles face à un stress nutritionnel et à la prédation (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Toïgo et Gaillard, 2003). Ces conditions favoriseraient donc une survie biaisée en faveur des femelles pendant l'hiver, car en milieu tempéré, les mâles entrent dans la période hivernale avec moins de réserves de graisse que les femelles du fait d'une diminution du temps passé à manger pendant le rut, qui est généralement en automne. Cette différence de survie entre les sexes a donc souvent été interprétée comme une conséquence de la sélection sexuelle, puisqu'une sex-ratio biaisée en faveur des femelles est souvent corrélée positivement à l'intensité du dimorphisme sexuel de taille (Promislow, 1992).

Toutefois, Berger et Gompper (1999) montrent que les relations entre le dimorphisme sexuel et les biais de sex-ratio ne sont pas aussi simples que ce que l'on peut présumer, et Toïgo et Gaillard (2003) suggèrent que chez les grands mammifères herbivores, le biais de mortalité vers les mâles n'est pas corrélé avec le niveau de polygynie ou avec le dimorphisme sexuel.

Ces auteurs montrent pour 18 espèces d'ongulés, que le dimorphisme sexuel de taille n'explique pas à lui seul la mortalité biaisée en faveur des mâles. Les différences de mortalité selon le sexe seraient plutôt reliées aux conditions environnementales. Dans un environnement défavorable, la survie des mâles par rapport à celle des femelles est plus basse que dans un environnement favorable, suggérant un coût de la grande taille des mâles seulement lors des mauvaises conditions environnementales. Cependant, Toïgo et Gaillard (2003) montrent que la survie des mâles par rapport aux femelles augmente avec le dimorphisme sexuel pour de bonnes conditions environnementales, une grande taille étant alors dans ce cas, profitable pour les mâles.

Toutefois, le sexe seul n'explique pas toutes les différences entre individus, et l'âge est une des principales sources de variation des paramètres démographiques, en particulier pour la survie (Caughley, 1966).

#### *1.1.2.2- Influence de l'âge sur les paramètres démographiques*

Chez les grands mammifères, la survie juvénile est généralement plus faible et plus variable que la survie des individus 'prime-age' (en âge de se reproduire et non sénescents, généralement de 2 à 7 ans (Gaillard *et al.*, 1993), parfois de 2 à 10 ans pour les espèces de plus grande taille corporelle (Garrott *et al.*, 2003)), qui est élevée et résistante aux variations environnementales.

Cependant, les théories de l'évolution des histoires de vie prédisent une diminution de la performance avec l'âge (Rose, 1991). Ce phénomène, appelé sénescence, est supposé être présent dans toutes les populations avec une structure d'âge. En effet la théorie de l'évolution de la sénescence suppose que les pressions de sélection diminuent avec l'âge (Stearns, 1992). Par exemple, la survie immédiate et la reproduction précoce contribuent plus à la valeur sélective d'un individu que la survie et la reproduction future. Or, toute pression sélective qui augmente les performances les premières années de la vie d'un organisme va être sélectionnée

même si elle implique une détérioration des composants de la valeur sélective plus tard dans la vie, donc une diminution de la survie et de la reproduction avec l'âge (Stearns, 1992).

Plusieurs études se sont penchées sur la sénescence, définie comme une diminution de la survie et de la fécondité avec une augmentation de l'âge. Parmi les populations d'animaux sauvages, il a été suggéré que peu d'individus atteignent l'âge auquel leur capacité à survivre et se reproduire diminue à cause de la sénescence, car ils subissent une forte mortalité indépendante de l'âge à travers des facteurs extrinsèques tels que la prédation, les maladies ou la limitation des ressources alimentaires, ce qui ne leur laisserait pas la possibilité de survivre jusqu'à un âge avancé (Comfort, 1979). En conséquence, l'existence de la sénescence dans les populations naturelles a longtemps été sujette à discussions car elle est difficile à étudier dans la nature puisqu'elle nécessite le suivi d'individus marqués de leur naissance à leur mort.

Récemment, l'augmentation du nombre d'études basées sur le suivi à long terme d'individus marqués d'âge connu, couplée aux techniques de capture marquage recapture (Lebreton *et al.*, 1992), permettant d'estimer avec justesse les survies âge-spécifiques, ont permis de montrer que la sénescence existe dans les populations naturelles de mammifères (Gaillard *et al.*, 2004; Gaillard *et al.*, 2003a; Loison *et al.*, 1999a). Une analyse de sénescence de la survie dans les populations de grands mammifères herbivores montre que la mortalité croît de façon exponentielle avec l'âge suivant le modèle de Gompertz chez les deux sexes (donc il y a sénescence), et que les femelles survivent généralement plus longtemps que les mâles (Gaillard *et al.*, 2003a; Loison *et al.*, 1999a).

Il n'est pas évident de définir quand la sénescence commence. La théorie de l'évolution de la sénescence suppose qu'elle commence à l'âge de première reproduction (Hamilton, 1966). La sénescence peut avoir différentes causes biologiques. D'abord la mortalité peut augmenter avec l'âge du fait d'une plus grande vulnérabilité des vieux individus aux mêmes causes extrinsèques de mortalité subies par les individus de tous les âges (la prédation, le manque de nourriture, les maladies infectieuses, le stress climatique) (Ricklefs et Scheuerlein, 2001). Cependant, une augmentation de la mortalité avec l'âge peut aussi refléter des causes intrinsèques de mortalité, comme les maladies vasculaires, les maladies auto-immunes ou encore les cancers, qui augmentent avec l'âge et tuent en plus des facteurs extrinsèques de mortalité (Ricklefs et Scheuerlein, 2001). Cependant, dans la nature, il est difficile de

différencier ces deux types de sources de mortalité, celles-ci covariant. De plus, si nous avons beaucoup de quantification de la mortalité en milieu naturel, nous possédons peu de connaissances sur ses causes surtout chez les vieux individus.

Chez les grands herbivores, les paramètres démographiques sont influencés aussi bien par les changements de densité que par les facteurs climatiques.

### *I.1.2.2.3- Influence du contexte écologique sur les paramètres démographiques*

#### *I.1.2.2.3.1- Effet de la densité*

Les paramètres démographiques montrent différentes sensibilités aux changements de densité dans les populations de grands mammifères (Eberhardt, 1977; Fowler, 1987; Gaillard *et al.*, 1998a; Gaillard *et al.*, 2000) dans un ordre prévisible lorsque la densité augmente. La survie juvénile est le premier paramètre à varier avec les changements en densité, suivi de l'âge de première reproduction, puis le taux de reproduction des vieilles femelles, suivi du taux de reproduction des individus 'prime-age', et enfin de la survie adulte (prime-age), qui est le paramètre le moins variable (Eberhardt, 2002). En conséquence, les effets négatifs d'une augmentation de la densité sur la croissance de la population sont souvent détectés d'abord pour les paramètres démographiques qui influencent le recrutement, en particulier la survie juvénile. Ces effets sont moins fréquemment trouvés pour la survie adulte, qui semble protégée contre les effets de la densité ainsi que de la variabilité climatique (Fowler, 1987; Sinclair, 1989).

Gaillard *et al.* (2000) ont généralisé l'hypothèse d'Eberhardt (1977) à toutes les sources de variations temporelles et pas seulement à la densité. Ils suggèrent cependant que chez les herbivores pesant plus de 50kg, la fécondité des jeunes femelles serait plus sensible aux variations environnementales que la survie juvénile. De plus, comme nous l'avons souligné, la

forte variabilité annuelle de la survie juvénile, comparée à la survie adulte constante, pourrait jouer un rôle prépondérant dans la dynamique des populations. Cependant Gaillard *et al.* (1998a) ont suggéré que comme la survie adulte a une grande élasticité, si elle variait dans le temps, elle aurait une plus forte influence sur le taux de croissance d'une population qu'un même changement de la survie juvénile, qui présente une faible élasticité. La forte survie adulte, et donc sa grande élasticité, fait que dans les populations non chassées d'ongulés, la majorité des animaux se retrouvent dans cette classe d'âge. En effet, Festa-Bianchet *et al.* (2003) ont mis en évidence une densité dépendance de la structure d'âge. Parce que dans les populations non chassées, le recrutement diminue quand la densité augmente, la proportion de vieux adultes devrait augmenter avec la densité. De ce fait, la mortalité calculée sur l'ensemble des adultes peut augmenter de façon substantielle simplement à cause de la croissance de la proportion des sénescents qui subissent une plus forte mortalité à cause de leur âge. Cette augmentation de la mortalité 'adulte' pourrait avoir un fort impact sur la croissance d'une population.

Une attention croissante est portée à l'importance de la stochasticité environnementale (Crampe *et al.*, 2002; Garel *et al.*, 2004; Loe *et al.*, 2005; Loison et Langvatn, 1998; Saether, 1997). En effet des facteurs densité indépendants, principalement le climat, peuvent fortement influencer sur la dynamique des populations d'ongulés (Saether 1997).

#### I.1.2.2.3.2- Effet des variations climatiques

Le climat est susceptible d'influencer les individus et la démographie d'une population de différentes façons. Il peut affecter les classes d'âge et de sexe de façons distinctes puisque les jeunes et les vieux individus sont souvent les plus sensibles aux conditions défavorables (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Jorgenson *et al.*, 1997; Klein et Olson, 1960). De même les paramètres de survie et de reproduction peuvent être plus ou moins sensibles aux conditions climatiques selon les différentes saisons. En effet une forte relation entre le climat hivernal et le taux de mortalité annuel a été trouvée chez plusieurs espèces d'ongulés (Clutton-Brock et Albon, 1982; Gaillard *et al.*, 1993; Weladji *et al.*, 2002). Cependant la mortalité juvénile est

aussi parfois liée aux conditions estivales et printanières. Le climat au printemps influence la survie hivernale des agneaux du mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) (Portier *et al.*, 1998) et la survie estivale des faons chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) (Gaillard *et al.*, 1997).

Le climat peut influencer les individus de manière directe en modifiant les coûts en thermorégulation et de locomotion, ou en limitant l'accès à la végétation, ou indirecte à travers son impact sur la végétation et donc sur la qualité et la quantité des ressources (Mysterud *et al.*, 2001) et de façon immédiate ou retardée (Steinheim *et al.*, 2004).

Le climat est indépendant de la densité, mais il existe des interactions complexes entre les effets du climat et de la densité (Gaillard *et al.*, 2000; Portier *et al.*, 1998). Typiquement, l'impact des facteurs tel que le mauvais temps sur la croissance de la population, augmente avec la densité (Albon *et al.*, 2000; Gaillard *et al.*, 2000). En fait, on s'attend à ce que l'effet du climat devienne plus prononcé à mesure que l'on approche de la capacité limite du milieu (Sinclair, 1989). Cependant, il est difficile de tester les hypothèses concernant les interactions entre le climat et la densité pour les mammifères sauvages, car cela nécessite des données prises lors d'années avec de bonnes et de mauvaises conditions climatiques à faible et forte densité de population (Portier *et al.*, 1998). Enfin, même si les effets du climat sur la dynamique des populations d'ongulés ne sont que très superficiellement compris, quelques patrons généraux ont émergé montrant que le recrutement est plus affecté que la survie adulte (Gaillard *et al.*, 1998a; Gaillard *et al.*, 2000; Saether, 1997; Weladji *et al.*, 2002).

#### I.1.2.2.3.3- Stochasticité démographique

La dynamique des populations d'ongulés est donc influencée à la fois par les variations de densité et de l'environnement mais aussi par la stochasticité démographique qui fait référence à une variation aléatoire entre les individus dans leur contribution à la croissance de la population. La stochasticité démographique est définie comme des événements indépendants aléatoires de naissance et de mort d'individus dans une population (Sæther *et al.*, 2002). Ces événements basiques tels que la reproduction et la survie ne peuvent pas être prédits au niveau individuel (Engen *et al.*, 1998). Ainsi, la variabilité dans la survie et la fécondité entre les

individus va entraîner une stochasticité démographique dans les fluctuations annuelles de l'effectif de la population, qui va affecter son taux d'accroissement de façon inversement densité dépendante (Lande, 1998). La stochasticité démographique est un problème propre aux petites populations (Caswell, 2001) puisqu'elle opérerait de façon plus importante sur les populations de faible taille, et que son influence deviendrait minime quand l'effectif d'une population augmente (Engen *et al.*, 1998). Il semblerait que même si la plupart des populations sont affectées par de la stochasticité environnementale, la stochasticité démographique soit une composante majeure uniquement quand l'effectif de la population est faible (Lande, 1993). Une étude de cas récente illustre parfaitement ces prédictions puisque dans la petite population très productive d'élan de l'île de Vega, la majeure partie de la variation observée du taux de croissance de la population a été attribuée à la stochasticité démographique (Saether *et al.*, 2007a).

---

## CHAPITRE 2

# PRÉSENTATION GÉNÉRALE DE L'ÉTUDE

---

### I.2.1- Introduction

---

Ce travail porte principalement sur une analyse comparative des changements démographiques de populations de bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex*), de statuts démographiques différents et réparties sur quatre Parcs Nationaux en France et en Italie et une Réserve de Chasse et de Faune Sauvage en France.

Le bouquetin des Alpes représente un sujet d'étude idéal dans notre cas, car il est le seul ongulé non chassé en France et en Italie, localisé pour la majeure partie dans des espaces protégés (que ce soit des réserves naturelles, des parcs régionaux ou nationaux). Qui plus est, le bouquetin des Alpes ne subit presque pas pour l'instant de pression de prédation sur les adultes. En effet, même si les grands prédateurs (loups (*Canis lupus*) et lynx (*Lynx lynx*)) font leur retour sur les Alpes (Breitenmoser, 1998; Espuno, 2004), la prédation elle, s'avère faible. Ainsi les changements observés dans ces populations reflètent directement l'interaction de l'espèce avec son milieu sans intervention humaine.

De plus, les ongulés sont un modèle d'étude privilégié pour l'étude des relations espèce-milieu de par leur longévité qui permet le suivi d'individus marqués sur une longue période. Les sexes sont facilement identifiables sur le terrain et nous avons à notre disposition un jeu de données très important. Les suivis de 9 populations de bouquetins s'étendent sur plusieurs années (26 ans pour le plus long suivi et 7 ans pour le plus court) ce qui représente en tout le

suivi de plus de 1000 individus marqués sur une longue période de leur vie, dans la plupart des cas jusqu'à leur mort. Cette grande taille d'échantillon, associée à la longévité du bouquetin et à une probabilité de recapture entre 80 et 100% dans toutes nos populations, nous permet d'estimer avec justesse et précision les taux de survie âge- et sexe-spécifiques des individus des différentes populations étudiées et donc d'étudier les patrons de sénescence pour toutes ces populations et plus particulièrement le rôle des variations environnementales (impact de la densité et des précipitations neigeuses) sur les patrons de survie des individus sénescents.

### **I.2.2- Intérêt du projet**

---

La mise au point de mesures appropriées de gestion et de conservation des espèces et de leur habitat requiert avant toute chose la possibilité de prévoir et de modéliser leur cinétique future en fonction des variations de leur habitat, y compris les variations en climat, densité et structure de sexe et d'âge des populations. Cela ne peut se faire sans la connaissance au préalable du fonctionnement des populations dans leur milieu naturel. Toutefois, comprendre les mécanismes impliqués dans les modifications démographiques et spatiales des populations, tout en tenant compte des contraintes environnementales, nécessite la prise en compte de nombreux facteurs en interaction.

Ce travail sur le bouquetin devrait donc nous permettre de mieux comprendre le fonctionnement des populations étudiées et les mécanismes responsables des fluctuations de leur effectif. Cependant, au delà des connaissances apportées dans le cadre de cette espèce l'étude d'un ongulé aussi particulier que le bouquetin peut mettre en évidence de nouveaux aspects de la dynamique des populations. En effet, nos précédents travaux sur la population de bouquetin du massif de Belledonne ont montré qu'il n'y a pas de différences sexuelles dans la survie des adultes jusqu'à 10 ans (Toïgo *et al.*, 1997), résultat tout à fait surprenant, étant donné le fort dimorphisme sexuel de taille du bouquetin. De même, Jacobson *et al.* (2004) ont

observé de faibles variations du recrutement face aux variations du climat et de la densité dans la population de bouquetins du Parc du Grand Paradis, contrairement aux autres ongulés où des études montrent une survie juvénile qui varie fortement face aux facteurs limitants (Gaillard *et al.*, 1998a),

Ces spécificités du bouquetin vont nous permettre d'aborder des questions majeures des théories expliquant les stratégies d'histoire de vie et la dynamique des populations des grands herbivores en général, et amener de nouvelles perspectives sur la survie différentielle entre les sexes et l'implication de la sélection sexuelle, l'estimation et les variations de la survie adulte lorsque l'on considère le stade sénescence et sur l'impact combiné de la densité et du climat sur les différentes classes d'âge et de sexe.

Cette étude a aussi un intérêt appliqué puisque'une meilleure connaissance du fonctionnement de ces populations dans leur milieu naturel est un pré-requis pour la conservation des habitats et la gestion des populations, informations importantes si l'éventualité d'une chasse est envisagée. Or, avant l'étude de Toïgo *et al.* (1997) on ne savait rien des patrons de survie du bouquetin. De ce fait il a été supposé qu'il ressemblait aux autres ongulés, et donc que les populations de bouquetins devaient être gérées selon les mêmes plans de chasse. C'est pourquoi la chasse mise en place en Suisse et en Autriche sur le bouquetin va générer une pyramide des âges comparable à celle du cerf (pyramide des âges avec une large base) (Giacometti *et al.*, 2002). Cependant les données dont nous disposons à présent sur le bouquetin laissent penser que leur structure d'âge est différente de celle de la plupart des autres ongulés, notamment avec une plus grande proportion de vieux individus. Si un plan de chasse est élaboré, il faudra prendre en considération cette différence si l'on veut conserver la même pyramide des âges que celle que l'on trouve dans la nature.

## I.2.3- Hypothèses

---

### I.2.3.1- Variations du succès d'élevage

#### *I.2.3.1.1- Succès d'élevage et âge*

Généralement le succès reproducteur des femelles est faible les deux premières années de reproduction, élevé pendant la phase 'prime age' et diminue pour les vieilles femelles (pour des exemples voir Toigo *et al.* (2002) chez le bouquetin, Ericsson *et al.* (2001), chez l'élan (*Alces alces*), Festa-Bianchet et King (2007) chez le mouflon d'Amérique et Côté et Festa-Bianchet (2001) chez la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*)). Nous allons tester l'effet de l'âge sur trois paramètres de reproduction : la productivité des femelles, la survie des cabris et le succès d'élevage des femelles. Notre hypothèse est la suivante

*Hypothèse 1:* Du fait d'une diminution des performances avec l'âge, les vieilles femelles devraient avoir une plus faible productivité, leur cabri avoir une moins bonne survie et donc les vieilles femelles devraient avoir un plus faible succès d'élevage que les femelles 'prime age'.

#### *I.2.3.1.2- Sensibilité du succès d'élevage, perturbations écologiques et statut démographique des populations*

Les conditions environnementales sont connues pour avoir une grande influence sur plusieurs traits d'histoire de vie à travers leurs effets sur la condition corporelle. Suivant le modèle d'Eberhardt, les paramètres affectant le recrutement devraient être les plus sensibles aux variations climatiques et de densité. Les femelles des espèces itéropares ont une stratégie d'histoire de vie conservatrice, leur survie étant canalisée face aux variations de

l'environnement (Gaillard et Yoccoz, 2003). Chez les ongulés, les femelles semblent avoir été sélectionnées pour ne pas compromettre leur survie au profit de leur reproduction (Gaillard et Yoccoz, 2003). De ce fait et parce que leur survie est élevée et constante dans le temps, les femelles sont supposées diminuer leur effort reproducteur lorsque cela est nécessaire afin de favoriser leur propre survie (Festa-Bianchet et Jorgenson, 1998).

*Hypothèse 2:* La reproduction des femelles sera influencée négativement par la densité et des conditions climatiques défavorables. Les paramètres de reproduction des femelles vont diminuer à forte densité. La productivité des femelles va être plus faible lorsque l'hiver précédent la mise bas a été rigoureux et la survie des cabris moins bonne lorsque l'hiver suivant la naissance des cabris est rude.

Il existe deux tactiques générales d'utilisation des ressources pour la reproduction. Tout d'abord il y a les 'capital breeder', qui sont des espèces dont l'énergie disponible pour la reproduction dépend principalement de réserves accumulées avant la période de reproduction. A l'opposé il y a les 'income breeder' qui utilisent de l'énergie acquise quotidiennement pendant la période de reproduction, sans faire appel à des réserves pour leur reproduction (Jönsson, 1997). Ces deux types de stratégies sont les extrêmes d'un continuum sur lequel la majorité des espèces se répartissent et adoptent des stratégies intermédiaires (Stearns, 1992). Le bouquetin est un 'capital breeder' et de ce fait, la capacité d'une femelle à produire et élever un jeune va dépendre de sa condition physique et plus particulièrement de ses réserves corporelles. De plus le statut démographique d'une population dépend des conditions environnementales : une population en phase colonisatrice sera souvent associée à une faible densité et une population bien établie devrait être associée à de fortes densités (Morellet *et al.*, 2007). Les individus d'une population colonisatrice ont donc généralement accès à une nourriture abondante alors que ceux d'une population bien établie font souvent face à une limitation des ressources due à la compétition. Or, nous savons que les conditions environnementales influencent la condition corporelle des individus. On s'attend à ce que la proportion de femelles qui se reproduisent dans une population, et les soins qu'une femelle

dispense à son cabri et donc le succès d'élevage des femelles, dépendent de la disponibilité des ressources et donc du statut démographique de la population.

*Hypothèse 3:* La productivité des femelles, la survie des cabris et donc le succès d'élevage seront plus élevés dans les populations en expansion que dans les populations bien établies.

L'âge de première reproduction est lié à la masse corporelle de la mère (Loison *et al.*, 2002) et les femelles doivent atteindre un poids seuil pour pouvoir se reproduire. La variabilité dans l'âge de primiparité entre les populations est souvent le fait de différences de nutrition chez les jeunes femelles et va donc être fonction des conditions environnementales. On s'attend donc à ce que l'âge de primiparité varie en fonction du statut démographique des populations.

*Hypothèse 4:* Les femelles devraient se reproduire pour la première fois dès l'âge de 2 ans dans les populations en expansion où la nourriture est supposée être abondante. En revanche dans les populations bien établies, du fait de la forte densité et donc de la compétition pour les ressources, on s'attend à ce que les jeunes femelles soient en moins bonne condition et que l'âge de primiparité soit retardé à 3 ans ou plus.

### **I.2.3.2- Effet du climat et de la densité sur la survie**

La connaissance des effets du climat et de la densité est fondamentale en écologie des populations pour comprendre les mécanismes régissant les fluctuations des populations. Cependant il est difficile de généraliser sur l'importance relative des effets de ces deux processus car ils vont dépendre du contexte spécifique à chaque population (Coulson *et al.*, 2000). Notre jeu de données nous permet d'essayer de distinguer un patron général de ces effets pour l'espèce bouquetin en comparant 9 populations.

Mâles et femelles ont différentes tactiques d'histoire de vie chez les espèces itéropares sexuellement dimorphiques: alors que les femelles semblent être sélectionnées pour optimiser leur survie en diminuant leur effort reproducteur (Festa-Bianchet et Jorgenson, 1998; Gaillard et Yoccoz, 2003; Toïgo et Gaillard, 2003), la stratégie des mâles consiste à maximiser leur taille corporelle afin d'augmenter leur succès reproducteur, possiblement au dépend de leur survie (Clutton-Brock *et al.*, 1982) quand les conditions deviennent défavorables (Toïgo et Gaillard, 2003).

De ce fait on s'attend à ce que la survie des femelles 'prime age' et sénescences ne soit pas affectée par des variations environnementales (Gaillard *et al.*, 1998a; Gaillard *et al.*, 2000), y compris la densité (Festa-Bianchet *et al.*, 2003), et que celles des mâles 'prime-age' et surtout des mâles sénescents soient plus sensibles aux mauvaises conditions environnementales (Toïgo et Gaillard, 2003). Afin de vérifier ces théories nous allons tester les hypothèses suivantes :

*Hypothèse 5:* La survie des femelles et leur taux de sénescence restent constants face aux variations de l'environnement (Gaillard et Yoccoz, 2003) alors que la survie des mâles 'prime age' va diminuer et leur taux de sénescence accélérer sous des conditions environnementales défavorables (Toïgo et Gaillard, 2003).

### **I.2.3.3- Patrons de survie mâles/femelles et statut démographique des populations**

Les différences de patrons de survie entre les mâles et les femelles ne seraient pas corrélées avec le niveau de polygynie ou avec le dimorphisme sexuel, mais seraient plutôt le fait des conditions environnementales subies par ces populations (Toïgo et Gaillard, 2003). Les différences de survie entre mâles et femelles devraient être fonction de la densité des populations et donc de leur statut démographique.

*Hypothèse 6:* La différence entre les patrons de survie des mâles et des femelles sera plus marquée pour des populations bien établies que pour des populations colonisatrices en expansion.

#### **I.2.3.4- Patrons de sénescence**

Il a été suggéré que dans les populations sauvages, peu d'individus atteignent l'âge auquel des causes intrinsèques de mortalité peuvent intervenir car les animaux subissent une forte mortalité indépendante de l'âge à travers l'effet de facteurs extrinsèques tels que la prédation, les maladies ou la limitation des ressources alimentaires, qui leur laisserait peu de possibilités de survivre jusqu'à un âge avancé (Comfort, 1979). Cependant, la prédation négligeable chez les adultes chez le bouquetin des Alpes et les précédentes études montrant une forte survie des individus jusqu'à 10 ans (Girard *et al.*, 1999; Toïgo *et al.*, 1997) laissent penser que dans nos populations une grande proportion d'adultes survit jusqu'à un âge où la survie diminue à cause de la sénescence.

*Hypothèse 7:* Nous nous attendons à observer un phénomène de sénescence dans les patrons de survie des individus des deux sexes.

#### **I.2.3.5- Les changements d'effectifs de la population : variation de survie adulte ou variation du recrutement?**

Les patrons de survie adulte jouent un rôle prépondérant tant au niveau des stratégies d'histoire de vie que dans la dynamique des populations chez les grands vertébrés itéropares (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Gaillard et Yoccoz, 2003; Partridge et Harvey, 1988). La survie adulte étant élevée, elle a une forte élasticité. Les taux de croissance de ces populations sont donc plus sensibles à un changement donné dans la survie adulte qu'à un même changement

dans n'importe quel autre composant de la valeur sélective (Gaillard *et al.*, 1998a). Or, l'absence de prédation sur les adultes et la forte survie 'prime age' chez le bouquetin des Alpes (Girard *et al.*, 1999; Toïgo *et al.*, 1997), laissent penser qu'il pourrait y avoir une proportion substantielle de vieux individus dans les populations. Jacobson *et al.* (2004) suggèrent que ces vieux individus sont susceptibles de jouer un rôle majeur dans la dynamique de ces populations, car une augmentation de l'âge moyen entraîne une augmentation de la mortalité adulte (Festa-Bianchet *et al.*, 2003).

*Hypothèse 8* : Les variations dans les effectifs des populations de bouquetins vont principalement être le fait de variations de la survie des individus sénescents.

**Tableau 1.** Récapitulatif des hypothèses de l'étude

<i>Hypothèse 1</i>	Les paramètres de reproduction sont plus faibles chez les vieilles femelles
<i>Hypothèse 2</i>	Les paramètres de reproduction diminuent sous des conditions environnementales défavorables
<i>Hypothèse 3</i>	Les paramètres de reproduction sont plus élevés dans les populations en expansion que dans les populations bien établies
<i>Hypothèse 4</i>	L'âge de primiparité est de 2 ans dans les populations colonisatrices et de 3 ans dans les populations bien établies
<i>Hypothèse 5</i>	La survie des femelles reste constante face aux variations de l'environnement alors que celle des mâles diminue sous de mauvaises conditions.
<i>Hypothèse 6</i>	Les différences entre la survie des mâles et des femelles seront plus marquées dans les populations bien établies que dans celles en expansion
<i>Hypothèse 7</i>	Le phénomène de sénescence en termes de survie est présent dans les populations de bouquetins
<i>Hypothèse 8</i>	Les changements d'effectif sont principalement dus à une diminution de la survie des individus sénescents

---

**PARTIE II**

**ESPÈCE, SITES ET POPULATIONS,**

**RÉCOLTE DES DONNÉES**

---

---

# CHAPITRE 1

## LE BOUQUETIN DES ALPES

---

### II.1.1- Systématique du genre *Capra*

---

Le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) est un ongulé de la famille des bovidés et de la sous famille des Caprinés. Le genre *Capra* est représenté par plusieurs espèces : *C. falconeri* (Markhor), *C. aegagrus* (chèvre sauvage), *C. pyrenaïca* (Bouquetin ibérique), *C. hircus* (Chèvre domestique), *C. cylindricornis* (Tur) et *C. ibex* subdivisé en plusieurs sous espèces dont le Bouquetin des Alpes (*C. i. ibex*), le Bouquetin de Sibérie (*C. i. sibirica*), le Bouquetin de Nubie (*C. i. nubiana*), le Tur du Caucase (*C. i. caucasica*) et le bouquetin d'Abyssinie (*C. i. walia*) (Manceau, 1997).

### II.1.2- Historique

---

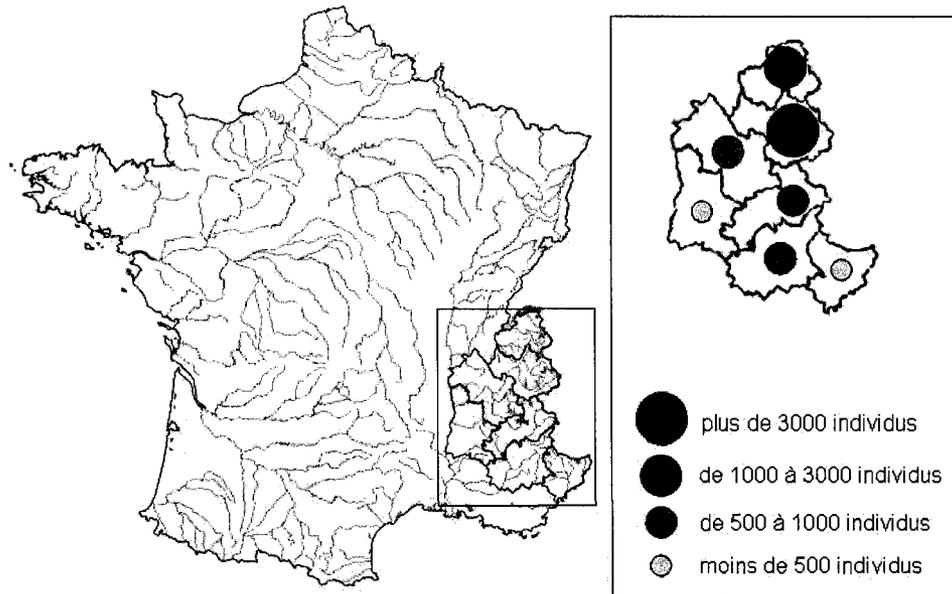
Installé dans les reliefs d'Europe centrale depuis plus de 100 000 ans, le bouquetin des Alpes a pourtant bien failli disparaître avec l'apparition des armes à feu au XVI<sup>e</sup> siècle. En effet une chasse intensive alliée à une stratégie anti-prédatrice inefficace contre les armes à feu (ne pas fuir mais se réfugier sur les parois rocheuses escarpées), ont fait qu'on ne trouvait presque plus de bouquetins au début du XIX<sup>e</sup> siècle. A cette période seule une centaine d'individus

demeure dans tout le massif alpin en Italie. L'espèce aurait sans doute disparu si le roi Victor Emmanuel II n'avait pas décidé de la protéger et de créer une réserve en 1856 qui deviendra en 1922 le Parc National du Grand Paradis. La France attend la création du Parc National de la Vanoise en 1963 pour réagir, et l'application en 1981 d'une loi de 1976, pour le protéger intégralement sur tout le territoire national. Suite à des colonisations spontanées ou des opérations de ré-introduction l'espèce a maintenant été restaurée un peu partout dans les Alpes. En France et dans la plupart de l'Italie le bouquetin est toujours protégé et de ce fait aucune des populations étudiées n'est chassée. L'espèce est chassée en Suisse, en Autriche, en Slovénie et au Trentin en Italie.

### **II.1.3- Distribution géographique**

---

De nos jours, le bouquetin des Alpes occupe une grande partie de l'arc alpin (45 000 individus en 2000 (Girard, 2000)). On trouve actuellement des populations en France, en Italie, en Suisse, en Allemagne, en Autriche, au Liechtenstein, en Slovénie ainsi qu'en Bulgarie où il a été introduit. En France, l'évolution rapide des effectifs s'est traduite par un élargissement de l'aire de répartition qui est passée de 1664 km<sup>2</sup> en 1994 à 2264 km<sup>2</sup> en 2005 (Source : Réseau Ongulés Sauvages-ONCFS/FNC/FDC). On trouve des populations en Savoie et Haute Savoie, Isère, Drôme, Hautes Alpes, Alpes de haute Provence et Alpes Maritimes (Figure 1). Rien qu'en France, on estimait que l'effectif minimum s'élevait à 8700 animaux en 2005 (Vallance, 2007).



**Figure 1.** Répartition des populations de Bouquetin des Alpes en France. Carte réalisée à partir des données du Réseau Ongulés Sauvages-ONCFS/FNC/FDC (Janvier 2008)

## II.1.4- Biologie

---

Le bouquetin présente un des plus forts dimorphismes sexuels de taille et d'ornement trouvé chez les ongulés: les mâles peuvent être deux fois plus lourds que les femelles (65 à 110 kg contre 40 à 50 kg) et les cornes des mâles sont beaucoup plus longues et plus épaisses que celles de femelles (en moyenne 80 cm –maximum de 100 cm – pour les mâles contre 25 cm pour les femelles de 3 ans et plus (Michallet *et al.*, 1994)). Dès l'âge de 2 ans les mâles peuvent donc être facilement distingués des femelles sur le terrain.

Le bouquetin des Alpes préfère les milieux ouverts tels que les pelouses alpines ou les falaises. Son domaine de prédilection est celui des versants rocheux escarpés, peu ou pas boisés, entrecoupés de falaises et de vires, plutôt orientés au sud et rapidement déneigés en hiver. On observe des bouquetins de 800 à 3300 mètres d'altitude. Le bouquetin est adapté pour se déplacer dans les parois rocheuses les plus escarpées grâce à ses membres puissants et à ses sabots dont la sole est large et d'une élasticité incomparable. Par contre il est beaucoup moins habile sur la neige, dans laquelle il s'enfonce du fait de son poids et de l'absence de membrane interdigitale, et sur la glace à cause de la consistance du sabot qui n'y accroche pas (Couturier, 1962).

L'habitat du bouquetin peut inclure plusieurs quartiers saisonniers pouvant être séparés de plus de 15 km. Les quartiers estivaux sont situés à haute altitude : il y fait plus frais et le dérangement touristique est moindre. De fin novembre à début janvier tous les animaux vont se rassembler sur les quartiers de rut. Ensuite les bouquetins se cantonnent dans des quartiers d'hivernage, d'abord des crêtes déneigées par le vent, puis des falaises exposées au sud. Au printemps, lorsque la neige commence à fondre, le bouquetin descend pour brouter les nouvelles pousses. Il remontera ensuite au fur et à mesure du verdissement de la végétation. Début juin, les femelles s'isolent sur des petites vires dans une paroi rocheuse pour mettre bas. A la fin de ce mois, elles se regroupent pour former les chevrees (hardes composées de mères avec leur cabri, femelles sans cabri, jeunes d'un et de deux ans et parfois, de mâles de 3 à 5 ans), dans des zones peu accessibles.

Le bouquetin des Alpes se nourrit de très nombreuses espèces végétales avec un régime alimentaire intermédiaire entre celui des cueilleurs (comme le chevreuil) et celui des brouteurs (comme le mouflon des rocheuses) (Hofmann, 1989). Les plantes herbacées forment la base de son alimentation : ce sont surtout des graminées mais il ne dédaigne pas les feuilles et les jeunes pousses des arbustes et des arbres, de même que les mousses et lichens. Son régime alimentaire varie suivant les saisons en fonction des disponibilités avec une nourriture abondante et de haute qualité nutritive au printemps et en été, et plutôt rare et à forte teneur en fibre en hiver. Donc, moins riche et abondante en éléments nutritifs, sa nourriture hivernale n'arrive pas à couvrir ses besoins énergétiques et il ne doit sa survie qu'à ses réserves de

graisse faites pendant l'été. Ainsi entre le début et la fin de l'hiver, les femelles peuvent perdre jusqu'à 30% de leur poids et les mâles jusqu'à la 40% (Couturier, 1962).

Le bouquetin des Alpes est une espèce grégaire, qui vit le plus souvent en hardes dont la taille et la composition varient au cours des saisons. En dehors de l'hiver, période du rut (mi-décembre à mi-janvier), mâles et femelles vivent dans des groupes séparés (Toïgo *et al.*, 1995). Le système d'appariement chez le bouquetin est de type polygyne. Les mâles pratiquent le « tending » qui est une tactique d'appariement où ceux-ci se déplacent incessamment d'un groupe de femelle à l'autre et forment des paires temporaires avec les femelles en œstrus, cherchant alors à en éloigner les autres mâles (Toïgo, 1998). Les femelles donnent généralement naissance à un cabri au mois de juin (gestation 175 à 180 jours) capable de suivre sa mère moins d'un jour après sa naissance (Couturier, 1962). L'allaitement dure 2 à 3 mois mais peut se prolonger jusqu'en décembre ou en janvier (Figure 2). La maturité sexuelle est atteinte à 1 an et demi pour les deux sexes. Toutefois la participation des mâles au rut est liée à leur statut social. En règle générale les femelles mettent bas pour la première fois à la fin de leur deuxième année et se reproduisent presque chaque année. Cependant, dans les populations les plus anciennes où la densité est proche de la capacité d'accueil des milieux, la première parturition peut intervenir un an plus tard et les suivantes, une année sur deux (Girard, 2000).

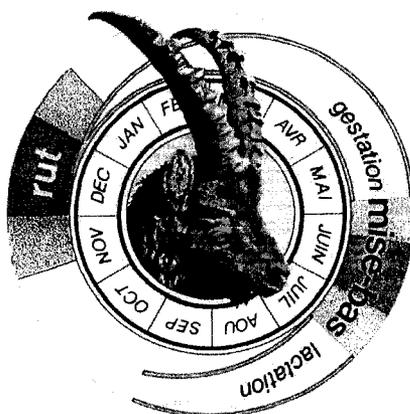


Figure 2. Cycle biologique annuel du Bouquetin des Alpes (dessin : Robert Corti)

Comme la plupart des êtres vivants le bouquetin peut contracter de nombreuses maladies (virales, bactériennes ou parasitaires). Le plus souvent ces maladies ne touchent qu'un petit nombre d'individus. En règle générale les accidents, les facteurs climatiques et la vieillesse sont à l'origine de la plupart des cas de mortalité. Bien que l'on ait vu quelques lynx et loups récemment dans certaines des populations étudiées ici, le bouquetin n'a pas eu de prédateur naturel ces 100 dernières années. La pression de prédation sur la dynamique des populations de bouquetins est donc considérée comme négligeable.

---

## **CHAPITRE 2**

# **AIRES D'ÉTUDE ET POPULATIONS**

---

### **II.2.1- Populations du Parc National des Ecrins**

---

Créé en 1973, le Parc National des Ecrins est situé sur 2 régions (Provence-Alpes-Côte d'Azur et Rhône-Alpes), à l'ouest de l'axe de la chaîne alpine entre Gap, Grenoble et Briançon. Le parc représente un espace de 2700 km<sup>2</sup> dont 918 km<sup>2</sup> de zone protégée. Situé entre 800 et 4102 mètres d'altitude (Barre des Ecrins), c'est essentiellement un territoire de haute montagne, les glaciers occupant plus de 20% de la surface et la forêt 5%. Le climat présente un faciès climatique de montagne tempérée. Le parc offre une faune et une flore importante avec 320 espèces de vertébrés et 1800 espèces végétales.

Le Parc National des Ecrins compte 3 populations de bouquetins (Cerces, Valbonnais-Oisans, Champsaur, figure 3) toutes issues de ré-introductions d'animaux capturés dans le Mont Pleureur (Suisse) et dans le Parc National de la Vanoise. En 2005, l'effectif total de bouquetins du parc est estimé à environ 500 individus.

#### **II.2.1.1- Population du Champsaur**

Cette population est issue de la ré-introduction en septembre 1994 de 7 bouquetins (4 mâles et 3 femelles) capturés dans la vallée de la Tarentaise (Parc National de la Vanoise) et au printemps 1995, de 23 bouquetins (10 mâles et 13 femelles) capturés dans la vallée de la

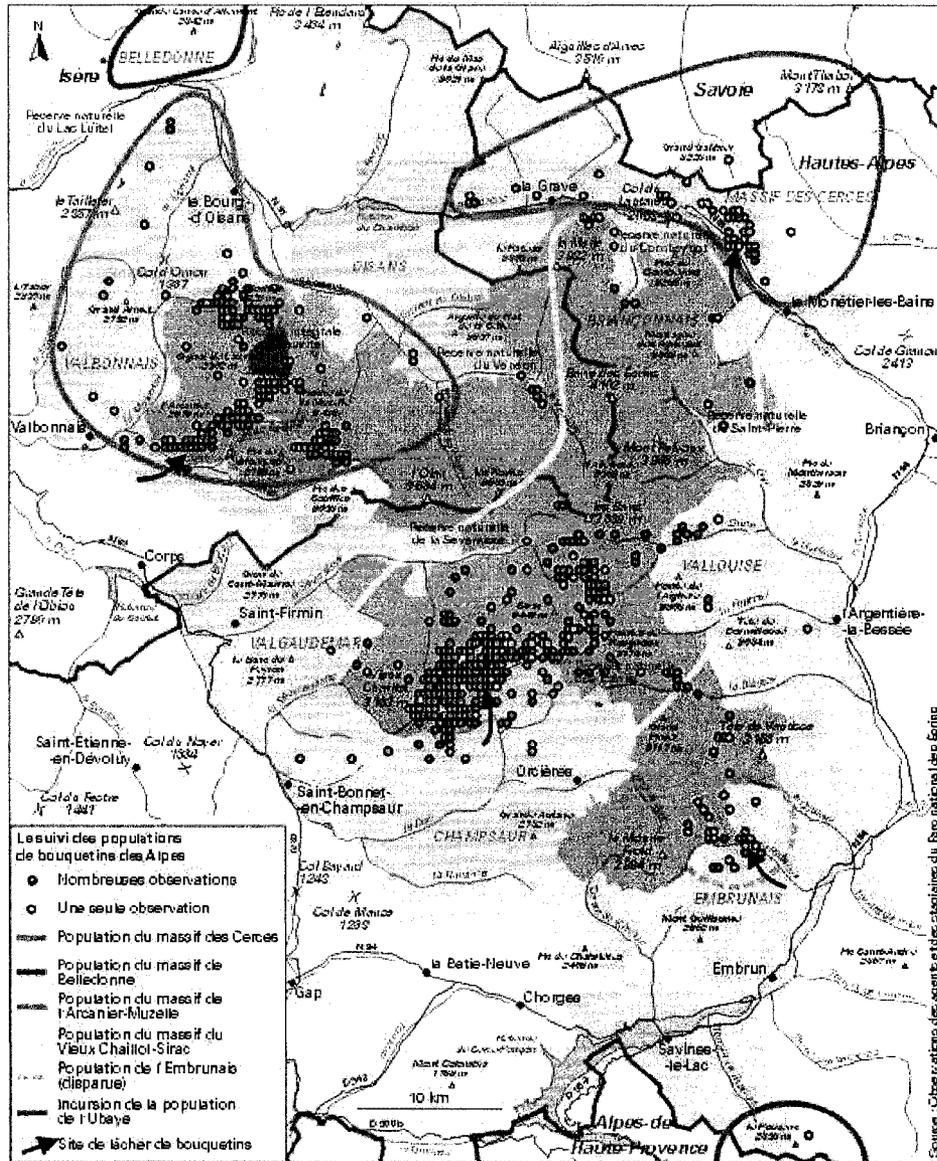


Figure 3. Carte du Parc National des Ecrins et localisation des différentes populations de bouquetins dans le parc.

Maurienne (Parc National de la Vanoise). Le site de ré-introduction correspond au secteur du Champsaur, situé au Sud-Ouest du massif des Ecrins. Ce massif très hétérogène, comporte de grands versants orientés au sud avec une grande amplitude altitudinale. La pente est globalement forte et les milieux rocheux représentent un tiers du paysage. Toutes saisons et années confondues, la colonie a occupé un territoire de 475 km<sup>2</sup> environ, entre les secteurs du Champsaur, de Vallouise et du Valgaudemar, au sein du Parc National des Ecrins. On compte désormais entre 142 (prospections de l'été 2005) et 190 individus (suivi régulier).

### **II.2.1.2- Population du Valbonnais**

Cette population a pour origine la ré-introduction entre 1989 et 1990 de 28 bouquetins dans le Valbonnais (au nord ouest du Parc National des Ecrins, département de l'Isère). En effet, au printemps 1989, 16 bouquetins (8 mâles et 8 femelles), capturés dans la vallée de la Maurienne (Parc National de la Vanoise) furent relâchés dans le Valbonnais. Du 23 au 27 avril 1990 a eu lieu un second lâcher de 12 bouquetins (5 mâles et 7 femelles) venant du parc de la Vanoise, toujours dans la vallée du Valbonnais, sur la commune d'Entraigues. La population de bouquetins du Valbonnais-Oisans est composée de 2 noyaux : le noyau de l'Oisans (centré sur le Rochail, les individus de ce noyau effectuent peu de grands déplacements), et le noyau du Valbonnais (avec la majorité des individus qui hivernent sur l'Arcanier, puis partent à la fin mars dans leur zone d'estive dans les vallons de Font Turbat et entre le Clapier Peyron et le Signal du Lautivel). Cette population est actuellement estimée à environ 70 animaux (comptages de juillet 2005).

## **II.2.2- Populations du Parc National du Mercantour**

---

Adossé à la frontière du Piémont italien, le Parc National du Mercantour créé en 1979 est le dernier promontoire au sud de l'arc Alpin. Il est constitué d'une zone centrale de 685 km<sup>2</sup>, qui s'étend sur huit vallées, et d'une zone périphérique de 1463 km<sup>2</sup> (Figure 4). Avec son voisin italien (Parco Naturale delle Alpi Marittime), le Mercantour offre un espace protégé de 965 km<sup>2</sup>. Situé entre 490 et 3143 mètres d'altitude (sommet du Gêlas), le parc présente une grande diversité de paysages et d'habitats. Le climat du Mercantour est soumis à de multiples influences : alpine au nord, méditerranéenne au sud. Cette superposition explique en partie la variété des paysages. En effet, tous les étages de végétation se trouvent dans cet espace, des pelouses alpines parsemées d'enclaves de végétation arctique, aux ensembles médio européens et méditerranéens du moyen pays. La diversité faunistique est elle aussi importante puisque l'on compte 197 espèces de vertébrés.

### **II.2.2.1- Population du Nord-Ouest**

Cette population du Parc National du Mercantour se trouve dans la partie Nord-Ouest du parc (Haut-Verdon, Haut-Var, Haute-Tinée et Ubaye). Elle a pour origine la ré-introduction de 48 bouquetins (21 mâles et 27 femelles) entre 1987 et 1994 sur 3 sites différents : Roche Grande (06), Bayasse (04) et L'Infiltré (04) distants de plusieurs dizaines de kilomètres. En 2005, la population est estimée à 540 animaux. Dans le cadre d'un plan de restauration génétique de la population, 10 femelles provenant du massif de Belledonne ont été lâchées en 2005 et 12 autres provenant de Maurienne ont été relâchées en 2006.

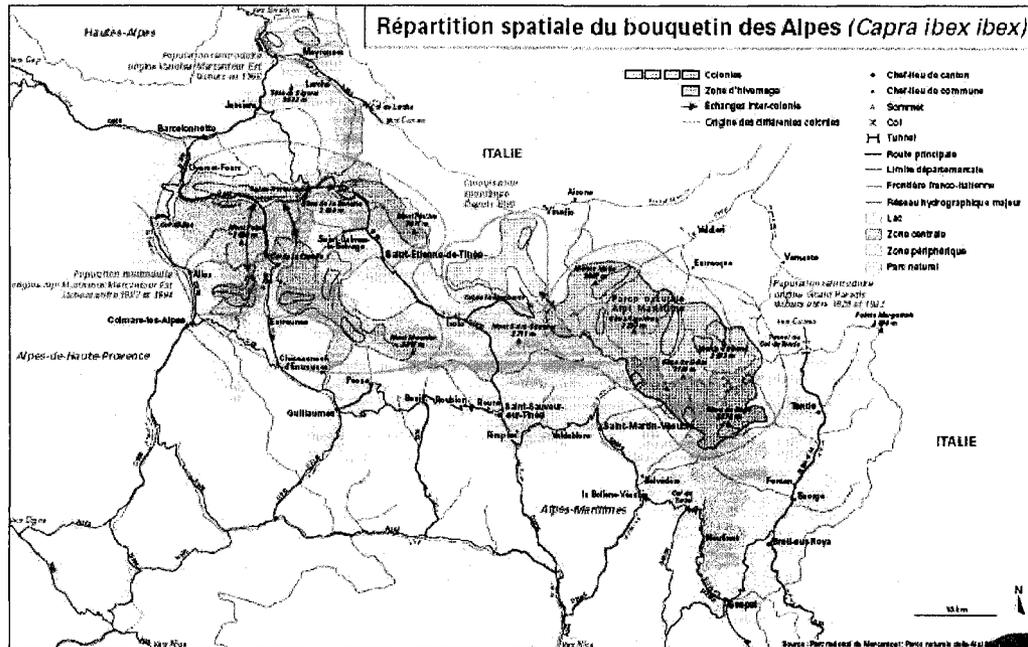


Figure 4. Carte du Parc National du Mercantour avec la répartition spatiale du bouquetin dans le parc.

### II.2.2.2- Population de Font Sancte-St Ours

Cette population se situe en zone périphérique dans la haute vallée de l'Ubaye. Elle a pour origine 2 ré-introductions sur la commune de Meyronnes en mai 1995 de 10 animaux (4 mâles et 6 femelles) en provenance du Parc National de la Vanoise et de 10 autres bouquetins (6 mâles et 4 femelles) provenant de la population de l'est du Parc National du Mercantour (secteur de Valmasque en Haute-Roya). En 2003, la population, en connexion avec d'autres populations italiennes, comptait 100 animaux.

## **II.2.3- Populations du Parc National de la Vanoise**

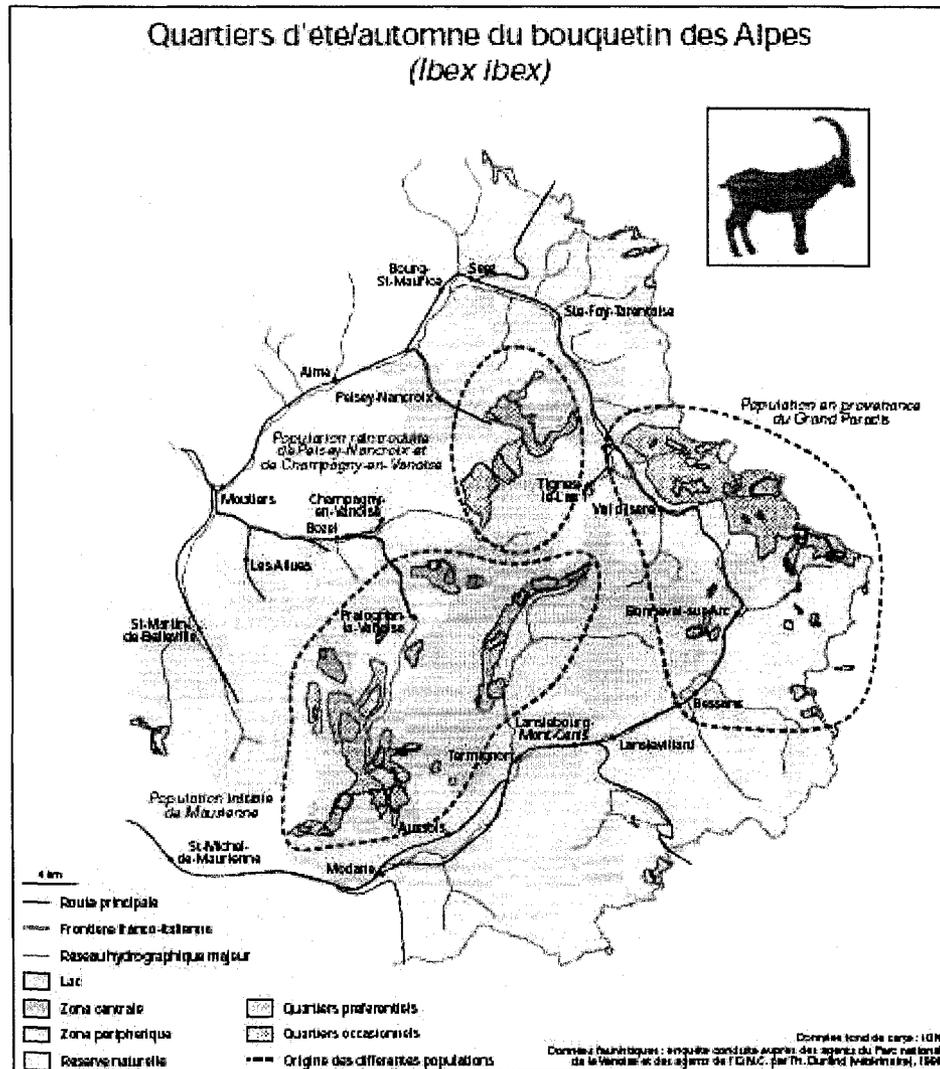
---

Situé entre les vallées de la Maurienne et de la Tarentaise, le Parc National de la Vanoise, créé en 1963, est le plus ancien Parc National français. Le parc s'articule en deux zones : l'une centrale de 529 km<sup>2</sup>, objet d'une protection sans concession, l'autre périphérique de 1450 km<sup>2</sup>, destinée à valoriser les richesses naturelles, culturelles et économiques du parc (Figure 5). Il possède une frontière commune avec le Parc National italien du Grand Paradis avec lequel il est jumelé depuis 1972 couvrant ainsi 1250 km<sup>2</sup> soit l'espace protégé le plus étendu d'Europe. Le Parc National de la Vanoise présente une topographie contrastée avec des lacs d'altitude, des glaciers, des sommets culminant entre 1280 et 3855 mètres d'altitude, des forêts, des alpages, des prairies rocailleuses, des pâturages ou encore des vallées larges et accessibles. Le climat est rigoureux en hiver et doux en été. Le massif jouit d'un bon ensoleillement et de peu de pluies.

Le parc regroupe une grande concentration d'espèces animales variées où environ 2000 bouquetins et près de 5500 chamois cohabitent avec une multitude d'autres mammifères. De même le Parc National de la Vanoise possède un réservoir floristique considérable avec plus de 1200 variétés végétales. Le massif de la Vanoise comprend quatre étages de végétation : l'étage montagnard (de 800 à 1500 mètres environ), avec la hêtraie sapinière relayée par le pin sylvestre en adret et le sapin en ubac ; l'étage subalpin de 1500 à 2200 mètres environ) l'épicéa et au-dessus le mélèze, le pin à crochet, et le pin cembro accompagnés d'arbrisseaux nains ; l'étage alpin situé au-dessus de la limite des arbres ; et l'étage nival lié à la présence de névés permanents. On trouve 3 populations distinctes de bouquetins dans le parc avec 2568 bouquetins (dont 404 cabris), d'après les derniers comptages (été 2005).

### **II.2.3.1- Population de Maurienne**

Lors de la création du Parc National en 1963, seuls deux noyaux d'individus émigrés du Parc National du Grand Paradis subsistaient, au-dessus de Modane et Termignon (Maurienne), pour



**Figure 5.** Carte du Parc National de la Vanoise : localisation des différentes populations et représentation des quartiers saisonniers des bouquetins dans ce parc.

un effectif estimé à une soixantaine de bouquetins au total. Ce noyau est désormais stabilisé autour de 600 individus. Par ailleurs, par migrations naturelles depuis la Maurienne, près de 200 individus sont présents dans les hautes vallées de Pralognan la Vanoise et des Méribel-Les Allues (Tarentaise).

### **II.2.3.2- Population de Prariond-Sassière**

Cette population se situe le long de la frontière italienne sur la Réserve naturelle de la Grande-Sassière et sur la rive droite de l'Isère depuis Val d'Isère, jusqu'aux sources de l'Isère. Elle est constituée d'animaux migrants du Parc National du Grand Paradis en Italie, et est évaluée à quelques 320 bouquetins (chiffre des comptages effectués en 2003 par les agents du Parc National de la Vanoise). La moitié seulement de ces individus hiverne sur les versants français, l'autre retourne en Italie dans différentes vallées. L'ensemble du site s'étend sur 75 km<sup>2</sup> entre 1650 et 3700 mètres d'altitude. Les hivers y sont rigoureux.

Ces deux populations (Maurienne et Sassière) ont déjà fait l'objet d'une étude de dynamique de populations qui a mis en évidence un taux de reproduction proche de 0,5, un âge de primiparité retardé (3-4 ans), et un taux de survie adulte des mâles relativement stable (diminution faible de la survie avec l'âge) (Girard, 2000).

## **II.2.4- Populations du Parc National du Grand Paradis**

---

Le Parc National du Grand Paradis, situé entre Val d'Aoste et Piémont au nord-ouest de l'Italie (45°25'N, 7°34'E, figure 6) a été créé en 1922 en partie afin de protéger la dernière population de bouquetins des Alpes. Il possède une frontière commune à l'ouest avec le Parc National de la Vanoise en France. Ce territoire protégé s'étend sur 703,18 km<sup>2</sup>. Il est caractérisé par un milieu principalement alpin avec comme point culminant le sommet du

Grand Paradis à 4061 mètres. On trouve en fond de vallée des forêts dont les arbres les plus communs sont les mélèzes, des épicéas, des pins cembro et parfois des sapins pectinés. Au-dessus, on retrouve les pâturages alpins, puis les roches et les glaciers.

De nombreuses espèces d'animaux sauvages s'y côtoient dont, entre autres, environ 3500 bouquetins, et 7000 chamois. De plus, le parc constitue une réserve des espèces les plus rares de la flore alpine. La population de bouquetins du Parc National du Grand Paradis est la seule population de bouquetins des Alpes autochtone.

#### **II.2.4.1- Population du Lévionaz**

La zone d'étude située à Lévionaz, Valsavarenche, se trouve pour la plus grande partie entre 2300 et 3000 mètres d'altitude. De mai à novembre on retrouve la population de bouquetins étudiés sur la plus grande partie de ce site, cependant au cours de l'hiver et au printemps, on peut observer les individus marqués à de plus basses altitudes entre 1700 et 2300 mètres vers les villages de Nex et Tignet. Les aires d'été et d'automne sont donc principalement composées de prairies alpines, de roches et de moraines alors qu'en hiver et au printemps, les bouquetins évoluent au milieu des pâturages de haute altitude et de forêts mixtes. La population du Lévionaz est estimée à 104 mâles et 107 femelles (recensements automnaux de 2000).

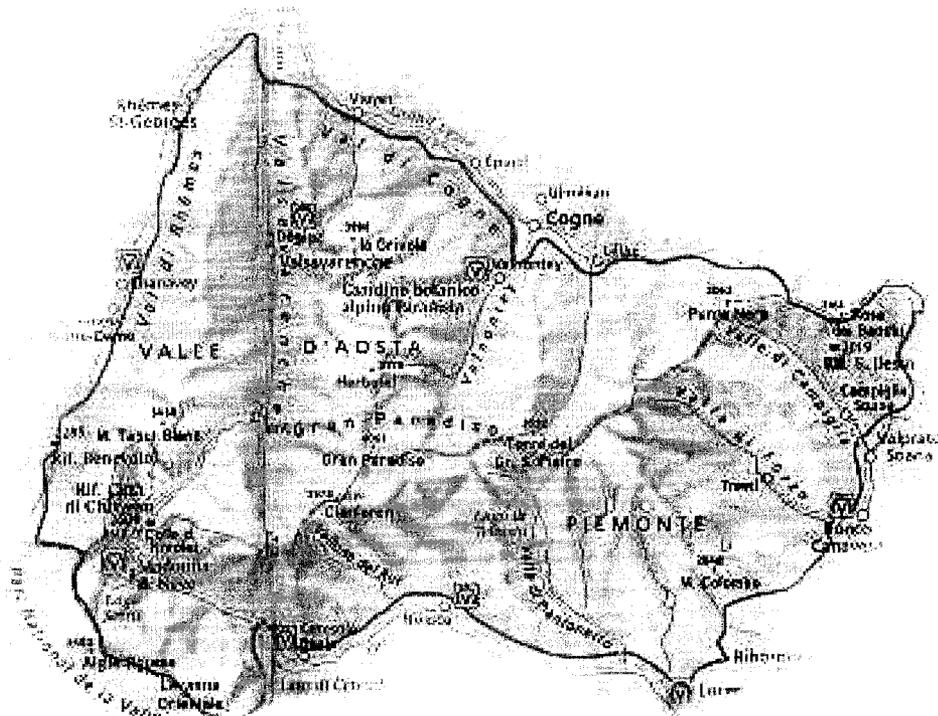


Figure 6. Carte du Parc National du Grand Paradis en Italie

#### II.2.4.2- Population du Parc National du Grand Paradis (PNGP)

Pour le Parc National du Grand Paradis nous disposons de deux sources pour les données que nous allons étudier : des données sur la population du Léviotaz, comme nous venons de le voir, mais aussi des données sur des animaux marqués un peu partout dans le parc dans le cadre d'un programme de suivi de santé motivé par le risque de brucellose à partir des ovins domestiques. Ces autres individus marqués seront considérés comme une seule et même population que nous désignerons sous le nom de population du PNGP dans la suite de ce travail.

## II.2.5- Population de la Réserve de Chasse et de Faune Sauvage de Belledonne-Sept-Laux

---

Située à la limite des départements de l'Isère et de la Savoie, sur le versant sud est du Massif de Belledonne, la Réserve de Chasse et de Faune Sauvage de Belledonne Sept Laux est gérée par l'office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. Avec une altitude moyenne de 2200 mètres (les altitudes maximales ne dépassant pas 3000 mètres) la chaîne de Belledonne se situe entre les Préalpes (Chartreuse, Vercors, figure 7), avec beaucoup de pluies, et les Alpes internes moins humides et plus continentales. Il en résulte une pluviométrie abondante et une température moyenne de 6°C. La topographie du site est accidentée avec de fortes pentes (inclinées en moyenne de 90%). On retrouve les bouquetins principalement sur les pentes sud-est à fortes inclinaisons.

On distingue 3 types d'habitats suivant l'altitude et la végétation. De 1000 à 1600 mètres on trouve l'étage montagnard, de 1600 à 2200 mètres l'étage subalpin, et au dessus de 2200 mètres l'étage alpin.

### II.2.5.1- Population de Belledonne

La population de Bouquetin des Alpes du massif de Belledonne est issue de la ré-introduction de 20 bouquetins au printemps 1983, dans la Montagne des Sept-Laux. Les 20 bouquetins, 13 femelles et 7 mâles, ont été capturés dans la réserve fédérale du Mont Pleureur en Suisse et ré-introduits au dessus du barrage de Grand-Maison, dans la combe de l'Âne. Depuis, aucun autre lâcher n'a été effectué. La population est estimée à 900 individus environ (en 2002).

Dans cette population, alors qu'elle était en phase colonisatrice, les mâles présentaient un taux de survie 'prime-age' équivalent à celui des femelles (Toïgo, 1998; Toïgo *et al.*, 1997), le succès de reproduction était élevé et il ne semblait pas y avoir de coût à la reproduction (Toïgo

*et al.*, 2002). Cette population subit à présent des effets de la densité. Nous aurons donc la possibilité de comparer ces deux périodes pour cette population.

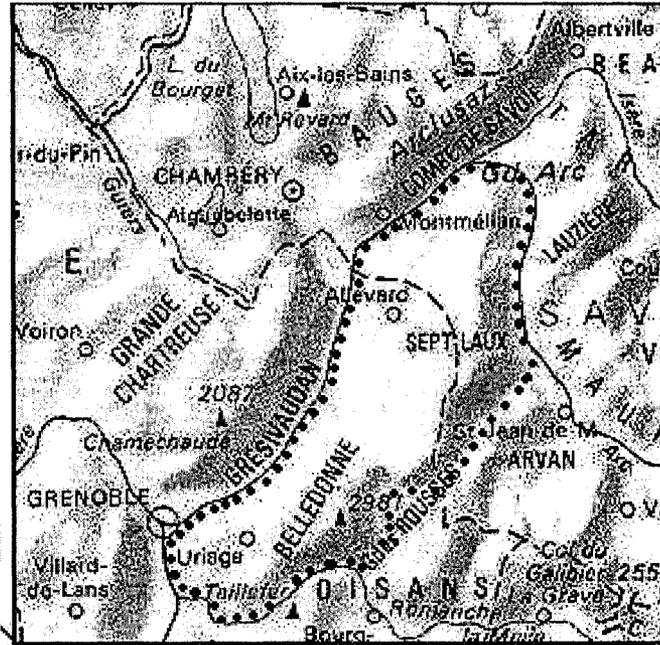


Figure 7. Localisation du Massif de Belledonne

---

## CHAPITRE 3

# RÉCOLTE DES DONNÉES

---

### II.3.1- Le suivi général des populations : comptages globaux

---

La plupart des années, des comptages (recensements, dénombrements globaux) à vue sont effectués sur le terrain, afin d'évaluer l'effectif des populations. Chaque parc évalue la période de l'année la plus propice à l'observation en fonction de l'occupation spatio-temporelle de l'espèce (Tableau 2). Les recensements commencent au lever du jour et finissent généralement entre 12h et 13h. Le territoire est découpé en quartiers de comptage qui sont le plus souvent délimités par des éléments du relief : crêtes rocheuses, moraines, gorges etc. (Darinot et Martinot, 1994). Ils sont parcourus par une équipe de 2 ou 3 observateurs, munis de jumelles (8 ou 10 x 42) et de longue-vues (grossissement 20 à 60), qui sont guidés par des observateurs fixes eux aussi munis de moyens optiques appropriés (Darinot et Martinot, 1994). Les équipes sont en liaison radio afin de signaler les éventuels déplacements d'un bouquetin d'un quartier à l'autre et ainsi éviter au maximum les doubles comptages. Durant le parcours, pour chaque observation, la localisation des animaux vus est reportée sur une carte au 1/25000<sup>ème</sup> et une fiche bouquetin est réalisée (Figure 8). Sur chacune de ces fiches est reporté le nombre total de bouquetins vus, leur localisation, la taille des groupes et les classes d'âge et de sexe (les cabris, les mâles et femelles de 1 an, les femelles de plus de 2 ans, les mâles de 2 à 3 ans, de 4

à 8 ans, et plus de 8 ans pour les populations de la Vanoise et des Ecrins et les mâles de 2 à 5 ans et plus de 5 ans pour les populations du Mercantour).

Les méthodes de comptage dans le Parc du Grand Paradis sont les mêmes, seulement les classes d'âge sont moins fines (cabris, individus de 1 an, adultes). Les comptages dans ce parc ont lieu deux fois dans l'année : au printemps et à la fin de l'automne.

**Les Ecrins** Parc National **FICHE CONTACT BOUQUETIN**

OBSERVATEUR \_\_\_\_\_ jour \_\_\_\_\_ mois \_\_\_\_\_ année N° FICHE \_\_\_\_\_

lieu-dit \_\_\_\_\_ commune \_\_\_\_\_

cadavre  altitude \_\_\_\_\_ longitude → \_\_\_\_\_ latitude ↑ \_\_\_\_\_

bouquetins marqués (N°)		localisation radio <input type="checkbox"/>	ind (nb)	
mâle	_____	_____	_____	_____
femelle	_____	_____	_____	_____
cabri (N° de la femelle)		_____	_____	total _____
sexe et âge indéterminé (nb) _____				

bouquetins non marqués (nb)		mâle		femelle		ind	
cabri		_____		éterl. _____		_____	
femelle		_____		sexe et âge indéterminé		_____	
mâle		2 - 3 ans	4 - 8 ans	+ de 8 ans	ind	total _____	

Observations \_\_\_\_\_ total général \_\_\_\_\_

Figure 8. Fiche bouquetin type utilisée lors des comptages.

Les périodes couvertes par les comptages et ainsi que nous l'avons mentionné, les saisons pendant lesquelles s'effectuent les comptages, ne sont pas les mêmes entre les parcs et même entre certaines populations (Tableau 2). Nous ne disposons pas de données de comptages pour la population de Belledonne.

**Tableau 2.** Saison et années de comptages des différentes populations de bouquetins.

<i>Parc</i>	<i>Population</i>	<i>Saison de comptage</i>	<i>Années</i>	<i>Ré-introduction</i>
Ecrins	Champsaur	Hiver	1999 à 2005	1994 et 1995
	Valbonnais	Été	1999 à 2005	1989 et 1990
Mercantour	Font Sancte-St Ours	Automne	1998 à 2004	1995
	Nord-Ouest	Automne	1987 à 1996	1987 à 1994
Vanoise	Maurienne	Été	1986 à 2003	-
	Prariond-Sassière	Été	1985 à 2003	-
Grand-Paradis	Tout le parc	Automne	1956 à 2006	-

## II.3.2- Captures, marquages et observation

### II.3.2.1- Captures et marquage

Les opérations de captures ont commencé à différentes époques pour chacune des 9 populations.

Plusieurs techniques de captures sont utilisées :

- la téléanesthésie : elle consiste en une injection à distance d'un tranquillisant hypodermique à l'aide d'un projecteur. L'animal endormi reste sous la surveillance constante d'un vétérinaire. L'anesthésie est réversible par l'administration d'un antidote (pour plus de renseignements concernant les captures par téléanesthésie voir Bassano *et al.* (2004)),
- le piégeage : des lacets « à pattes » et des cages trappes peuvent être utilisées lorsque les conditions de terrain ne permettent pas la téléanesthésie (pentes raides pouvant entraîner le décrochage d'un animal endormi), ou pour des animaux très farouches (les femelles) (Appolinaire *et al.*, 1982-1983). Cette technique, cependant, ne permet pas de sélectionner les individus capturés (selon leur âge et leur sexe).

Pendant les captures les animaux sont marqués avec des bagues auriculaires colorées afin d'assurer le repérage individuel à distance. Le code coloré est propre à chaque individu et ceci permet d'identifier les animaux lors des observations et des suivis.

Lors de ces captures, on peut déterminer précisément l'âge des animaux capturés en comptant le nombre d'anneaux de croissance des cornes (Couturier, 1962; Michallet *et al.*, 1994). En effet chez le bouquetin la croissance des cornes se fait tout au long de la vie mais elle s'arrête pendant l'hiver. Cet arrêt de la croissance pendant l'hiver engendre la présence de lignes bien visibles, qui séparent deux anneaux de croissance consécutifs produits pendant les phases de croissance au printemps et en été. Un anneau correspond donc à la croissance de la corne pendant un an. L'âge de capture est variable entre les individus.

### **II.3.2.2- Observations**

Le suivi des animaux marqués est effectué au cours des tournées de terrain par les agents des parcs avec une pression d'observation plus importante de la fin de l'hiver à la fin de l'été.

Lorsqu'un individu est vu, son identité est notée, de même que la date de l'observation. Ceci permet donc de savoir si un individu a été vu une année donnée ou non, ce qui par la suite nous servira pour les analyses de survie. C'est aussi grâce à l'observation des femelles marquées qu'il est possible d'obtenir des données relatives à leur reproduction. Les agents notent si pendant l'été les femelles sont suivies ou non, et pour celles qui le sont, si elles sont revues avec leur cabri au mois de mars de l'année suivante. Plus de détails concernant les données liées à la reproduction et la survie sont donnés ultérieurement dans les chapitres traitant de ces paramètres.

### II.3.3- Variables climatiques

---

Deux types de variables climatiques vont être utilisées selon les objectifs des différentes analyses. Pour étudier les données de plusieurs populations ensemble, la variable utilisée pour représenter la sévérité hivernale sera le NAO (North Atlantic Oscillations ; indice station) de décembre à mars (avec NAO  $t$  = NAO de décembre  $t-1$  à mars  $t$ ). Le NAO donne une mesure globale du climat, et correspond à une oscillation des pressions atmosphériques qui affecte la force et l'orientation des vents d'ouest de moyennes latitudes à travers l'Atlantique. De cette façon, le NAO est corrélé généralement avec les patrons de température et de précipitation de l'Europe de l'Ouest et donc avec le climat hivernal (Hurrell, 1995). Dans les Alpes occidentales, des valeurs positives du NAO sont associées à de hautes températures et de faibles précipitations (Beniston, 1997). Les données de NAO sont disponibles à <http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/indices.html>

Pour chaque population, la mesure de la sévérité hivernale est la hauteur moyenne de neige de décembre à mars (Tableau 3 ; avec neige  $t$  = neige de décembre année  $t-1$  à mars  $t$ ). Le choix de la hauteur moyenne de neige comme mesure de la sévérité hivernale est basé sur les résultats des travaux de Jacobson *et al.* (2004) et Saether *et al.* (2002). Les données sont issues des stations météo les plus proches des populations étudiées et ont été fournies par Météo France. Les données météo du PNGP ont été obtenues à l'intérieur du parc à la station de Serrù (2240 m) où des observations météorologiques journalières de la profondeur de neige étaient disponibles pour toute la période d'étude des populations du PNGP (pour plus de précisions voir Jacobson *et al.*, 2004).

Savoir comment les variables climatiques influencent les paramètres démographiques dans les populations sauvages est critique pour identifier les rôles relatifs de la densité et du climat. Dans le cas du bouquetin, on peut penser qu'un climat défavorable peut agir de deux façons pendant l'hiver.

**Tableau 3.** Type de variable et années disponibles pour les données neige pour chaque population.

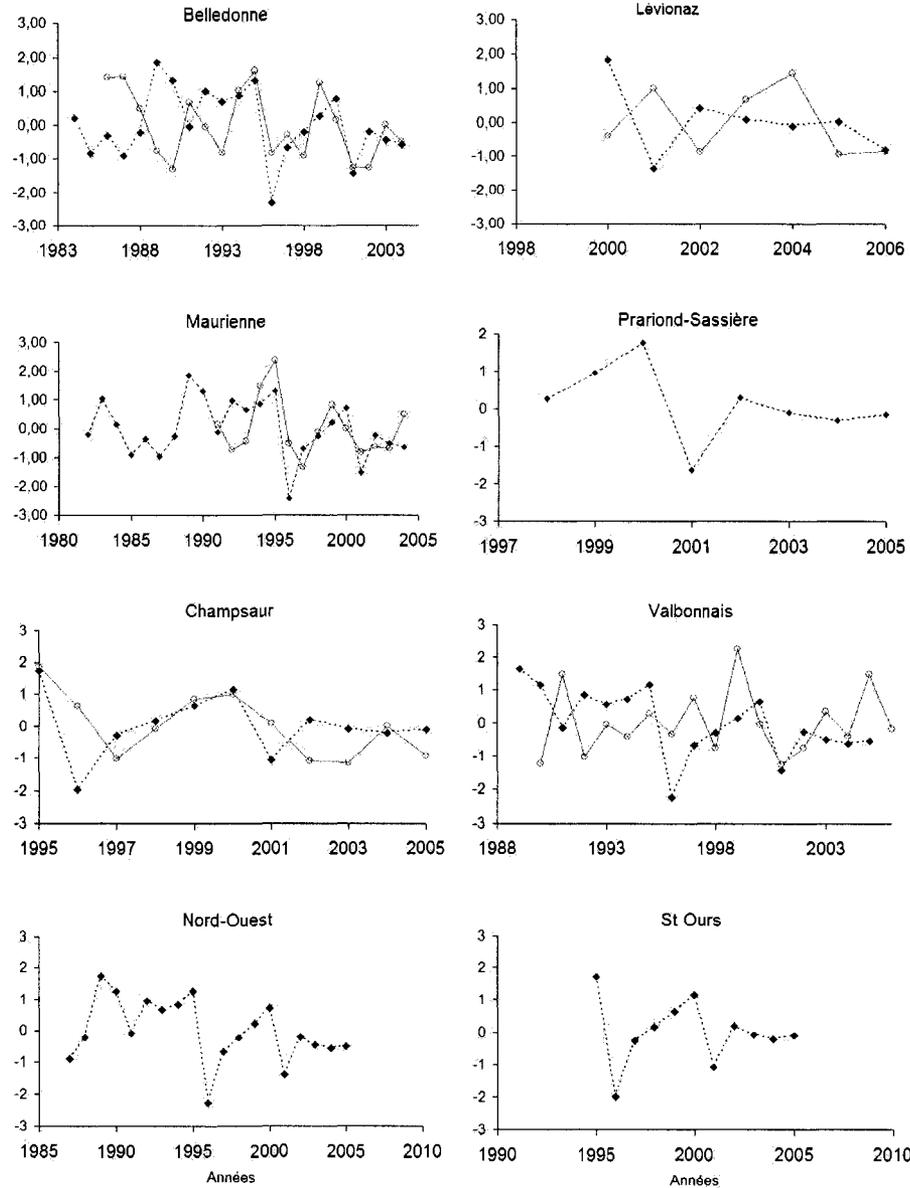
<i>Population</i>	<i>Type de variable</i>	<i>Années</i>
Maurienne	Cumul de neige fraîche de déc. à mars	Déc. 1990 - mars 2004
Prariond-Sassière	-	-
Champsaur	Cumul de neige fraîche de déc. à mars	Déc. 1994 - mars 2005
Valbonnais	Moyenne de l'enneigement de déc. à mars	Déc. 1989 - mars 2006
Nord-Ouest	-	-
FontSancte-StOurs	-	-
Grand-Paradis	Hauteur moyenne de neige	1956 - 2006
Lévionaz	Hauteur moyenne de neige	Nov. 1999 - mai 2006
Belledonne	Hauteur moyenne de neige de déc. à mars	Déc. 1985 - mars 2004

D'abord les individus peuvent mourir du fait de mauvaises conditions climatiques dues à des évènements ponctuels ou accidentels (comme une tempête ou une avalanche). On utiliserait plutôt le NAO pour refléter la sévérité hivernale, car comme l'ont montré Hallett *et al.* (2004) le NAO est une moyenne sur plusieurs mois qui détient des informations sur les précipitations, la vitesse du vent et la température et qui de ce fait, sert comme une mesure détectant toute anomalie forte des conditions climatiques quels qu'en soit le type et la période.

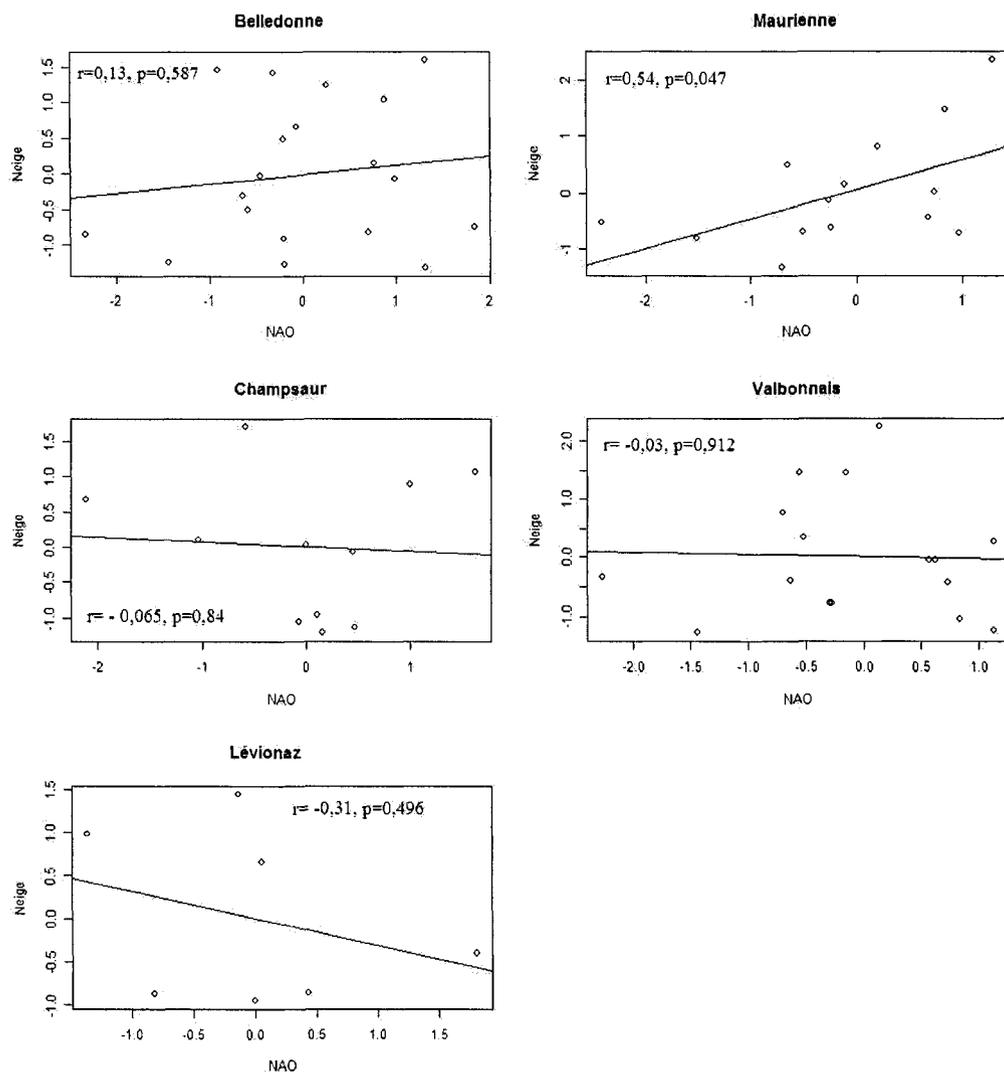
Le climat peut aussi agir à travers de mauvaises conditions en moyenne pendant tout l'hiver qui peuvent s'exprimer par une mort par famine résultant d'une diminution de la condition physique des individus par des coûts énergétiques de thermorégulation ou une diminution de la disponibilité des ressources due au climat défavorable. Dans ce cas, il paraît judicieux de tester une variable reflétant une condition climatique moyenne continue sur une période donnée, ici la hauteur moyenne de neige de décembre à mars. On choisit la période de décembre à mars car c'est à cette période que l'on s'attend à ce qu'il y ait le plus de précipitations neigeuses, et l'on suppose que les individus au début de l'hiver sont encore en bonne condition physique mais qu'ensuite, plus l'hiver avancera plus leur condition physique sera susceptible de décroître surtout pour les mâles après la fin du rut (janvier). On teste donc

l'effet de la hauteur moyenne de neige de décembre à mars, sauf pour les populations du PNGP, parc pour lequel nous disposons des données de neige de Novembre à Mai.

Le NAO et la neige varient sur les différentes périodes d'études (Figure 9), nous pouvons donc nous attendre à des réponses des paramètres démographiques du bouquetin à ces variations. Nous avons regardé la corrélation entre le NAO et la neige dans nos différents sites d'étude. Sauf pour le site de la population de Maurienne, nous n'avons pas mis en évidence de corrélation entre le NAO et la neige (Figure 10). En Maurienne en revanche le cumul de neige fraiche est corrélé positivement au NAO. Ces corrélations montrent la complexité des relations entre les variables météo locales et celles à plus large échelle. Le NAO correspond à un ensemble de conditions climatiques qui vont refléter la sévérité de l'hiver (Hallett *et al.*, 2004). En revanche, les données concernant la neige reflètent une variation du climat à un niveau très local, et par exemple, le cumul de neige fraiche peut varier fortement en fonction des températures, du vent ou encore de l'exposition.



**Figure 9.** Variations dans le temps des variables météo standardisées (centrées et réduites sur la période d'étude de chaque population) pour les différentes populations étudiées: la ligne pointillée représente le NAO, la ligne pleine avec les cercles ouverts représente la neige. Notons que le NAO montre par définition la même cinétique dans toutes les populations.



**Figure 10.** Corrélation entre la neige standardisée et le NAO standardisé de 1985 à 2004 dans le Belledonne, de 1991 à 2004 en Maurienne, de 1995 à 2005 dans le Champsaur, de 1990 à 2005 dans le Valbonnais et de 1999 à 2006 dans le Léviönaz. La variable neige correspond au cumul de neige fraîche de décembre à mars en Maurienne et dans le Champsaur, à la moyenne de l’enneigement de décembre à mars dans le Valbonnais et à la hauteur moyenne de neige de décembre à mars dans le Belledonne et de novembre à mai dans le Léviönaz.

---

**PARTIE III**

**DYNAMIQUE DES POPULATIONS**

---

---

## INTRODUCTION

---

L'étude de la dynamique des populations vise à décrire et comprendre l'évolution des variations d'effectifs et de la structure démographique des populations dans le temps et dans l'espace. Son intérêt fondamental est de comprendre le fonctionnement spatial et démographique des populations. Nous cherchons à savoir par quels mécanismes démographiques les effectifs des populations fluctuent d'année en année et se maintiennent ou non au cours du temps face aux perturbations environnementales.

La dynamique d'une population est déterminée par la variation des paramètres démographiques en réponse aux fluctuations des conditions environnementales. La variation des paramètres démographiques va déterminer l'intensité des flux d'entrée dans la population (production des jeunes et immigration) et des flux de sortie de la population (mortalité et émigration). Ce sont les variations de ces flux qui vont déterminer les changements d'effectif de la population.

Etant donné que les populations d'ongulés de montagne sont enclavées dans des massifs et donc assez isolées, nous ne nous sommes intéressés ni à l'émigration, ni à l'immigration dans cette étude. Sous cette condition, les paramètres déterminant les flux d'entrée sont ceux ayant trait à la reproduction, quant aux flux de sortie, ils sont décrits par la mortalité des individus.

Cependant une population n'est pas une entité homogène, constituée d'un ensemble d'individus identiques! Les individus qui constituent une population ont des caractéristiques qui leur sont propres, qui impliquent que l'on trouve une grande variabilité entre les individus d'une même population. Ces hétérogénéités s'expliquent en partie par l'âge, le sexe et l'histoire de vie de chaque individu. Il est donc nécessaire de prendre en compte la structuration en âge et en sexe de la population et le fait que les générations se chevauchent,

pour comprendre les mécanismes démographiques et leur évolution. En effet les individus jeunes et vieux, et les mâles et les femelles n'ont généralement pas les mêmes caractéristiques de reproduction ni les mêmes capacités de survie. De ce fait, les pressions exercées par le milieu ne devraient pas avoir les mêmes effets sur tous les individus.

Dans un premier temps nous nous sommes intéressés à la cinétique des différentes populations de bouquetins de cette étude, c'est-à-dire à la variation de leur effectif au cours du temps et à leur taux de multiplication depuis le début des suivis. Par la suite nous nous sommes penchés sur les mécanismes influençant d'une part les flux « entrant » de la population, en étudiant les paramètres de reproduction des femelles, et d'autre part les flux « sortant » au travers de l'étude de la survie adulte. Dans un dernier temps, afin de connaître les relations qui lient les fluctuations des paramètres démographiques aux variations de l'effectif, nous avons effectué un bilan démographique pour toutes les populations étudiées.

---

# CHAPITRE 1

## CINÉTIQUE DES POPULATIONS

---

### Introduction

---

La cinétique d'une population correspond à l'étude des changements d'effectifs au cours du temps. Cette étape est importante pour comprendre comment les variations de l'environnement et la densité affectent la démographie d'une population. Cependant, l'effectif réel d'une population sauvage est souvent inconnu et difficile à estimer. Une des méthodes utilisées pour appréhender les variations temporelles de l'effectif des populations est l'analyse des séries temporelles de comptages qui consistent généralement en des estimations annuelles de l'effectif de la population. La quantification des variations numériques de la population s'effectue alors par l'estimation du taux d'accroissement de la population mesuré comme le taux d'accroissement Malthusien ( $r$ ) ou son anti log, le taux de multiplication de la population ( $\lambda$ ). Dans le cas de populations ré-introduites ou en voie de colonisation, quand les ressources ne sont pas limitantes, on s'attend à ce que la population montre un taux d'accroissement naturel maximal pour l'espèce. Inversement, à forte densité, la population peut atteindre la capacité limite du milieu, qui se traduit par des processus densité dépendants et donc par un ralentissement de la croissance, voir une croissance nulle. Ainsi dépendamment des conditions environnementales, le taux d'accroissement d'une population peut largement varier et de ce fait, peut être considéré comme une mesure de performance de la population à l'instant  $t$  dans un environnement donné.

Depuis un peu plus de 20 ans les Parcs Nationaux français conduisent des comptages à intervalles de temps réguliers pour suivre les changements d'effectifs des populations d'ongulés, et se basent généralement sur les estimations annuelles des effectifs pour établir le statut démographique de ces populations. Nous nous intéressons ici à plusieurs populations de bouquetins des Alpes, certaines bien établies, d'autres ré-introduites plus ou moins récemment. De précédentes études ont montré que la population de Belledonne fondée en 1983 était encore en colonisation en 1997 ( $\lambda=1,30$ ) (Toïgo, 1998), que la population de Maurienne est bien établie depuis 1986 ( $\lambda=1,05$ ) (Girard *et al.*, 1998) et qu'entre 1986 et 1999 celle de Prariond-Sassière est caractérisée par une croissance lente ( $\lambda=1,06$ ) (Girard, 2000) de même que la population du Champsaur entre 1990 et 1992 ( $\lambda=1,03$ ) (Girard *et al.*, 1998). Cependant une population est soumise aux contraintes environnementales (météorologie, ressources alimentaires) et aux changements de densité et son statut démographique peut donc évoluer au cours du temps. De ce fait il apparaît nécessaire de faire le point sur la démographie des différentes populations de bouquetins, y compris celles qui ont déjà fait l'objet d'études par le passé.

Ce premier chapitre vise donc à caractériser la démographie des populations de bouquetins à partir du suivi des effectifs effectué dans les différents parcs, la connaissance du potentiel démographique d'une population étant un pré-requis nécessaire pour une meilleure compréhension des processus de limitation de cette population et donc de son fonctionnement.

### III.1.1- Méthode

---

#### Estimation des taux de multiplication

Toutes les informations concernant les comptages se trouvent dans la partie précédente § II.3.1.

Dans un premier temps, nous avons regardé graphiquement si chaque population étudiée se trouvait dans le même statut démographique tout au long de sa période d'étude, en traçant la

courbe du logarithme des comptages en fonction du temps. Si une population s'est trouvée dans deux stades démographiques différents au cours de la période couverte par les comptages (en colonisation puis en stabilisation) le taux de multiplication a alors été calculé pour chaque période déterminée par le graphique.

Pour chaque population, l'estimation du taux de multiplication a été effectuée à partir des séries de comptages annuels en utilisant 4 méthodes différentes (Lebreton et Millier, 1982).

#### *Méthode 1*

Dans un premier temps le taux de multiplication de la population a été estimé en se basant sur le modèle de croissance exponentielle (Malthus 1798) :

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

(Avec r le taux d'accroissement et N l'effectif de la population)

Le taux d'accroissement (r) correspond à la pente de la droite de régression obtenue sur les points de la courbe  $\ln(Nt)=f(t)$  et le taux de multiplication ( $\lambda_1$ ) est égal à  $e^r$ . L'ajustement de la courbe au modèle de régression linéaire est quantifié par le coefficient de détermination  $R^2$ .

#### *Méthode 2*

Le taux de multiplication a ensuite été estimé comme le rapport de la somme des comptages de la deuxième année à la dernière année de recensement sur la somme des comptages de la première à l'avant dernière année des recensements.

$$\lambda_2 = \frac{\sum (N_{i+1} + \dots + N_j)}{\sum (N_i + \dots + N_{j-1})}$$

#### *Méthode 3*

Le taux de multiplication a été estimé comme la moyenne des rapports des comptages de l'année t+1 sur les comptages de l'année t.

$$\lambda_3 = \frac{\sum (N_{i+1}/N_i)}{t}$$

*Méthode 4*

Enfin le taux de multiplication a été estimé comme la racine  $t^{\text{ième}}$  du rapport du dernier comptage sur le premier comptage.

$$\lambda = \sqrt[t]{\frac{N_t}{N_0}}$$

### III.1.2- Résultats

---

La représentation graphique des variations d'effectifs des populations de bouquetins nous permet de voir si les populations étudiées ont conservé le même statut démographique pendant les périodes d'étude. Les deux populations du Mercantour (Nord-Ouest, FontSancte-StOurs) sont en croissance (Figure 11). Pour les populations des Ecrins le résultat est moins net. L'effectif de la population du Champsaur augmente de façon continue sur la période d'étude si l'on considère les comptages de janvier mais diminue en 2001 pour de nouveau croître ensuite si l'on considère les comptages de décembre. Etant donné les comptages de janvier, cette décroissance de la population en 2001 laisse plutôt penser à un problème lié au comptage qu'à une véritable décroissance de l'effectif de la population. La population du Valbonnais quant à elle semble présenter une faible croissance. En Vanoise, la population de Maurienne paraît être stable ou tout du moins avoir une très faible croissance. En ce qui concerne la population de Prariond-Sassière, nous ne disposons pas de données de comptage en 1990 mais elle est en croissance jusqu'en 1991 et par la suite semble elle aussi en stabilisation. Pour cette population nous considérerons donc deux phases dans les analyses qui suivent: avant 1990 encore en croissance, après 1990 en stabilisation.

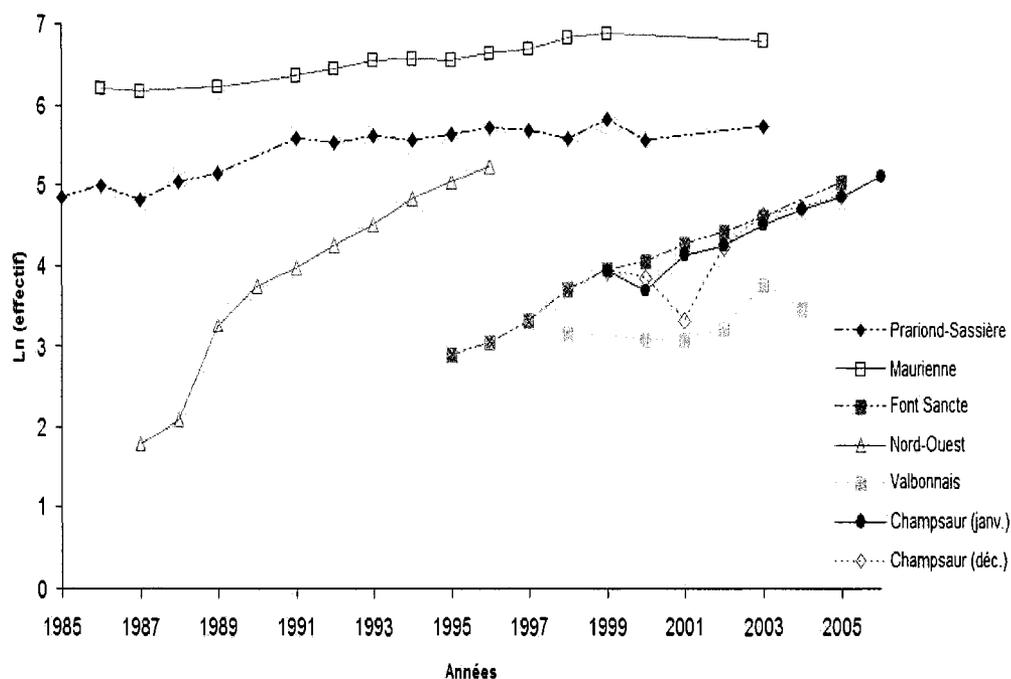


Figure 11 . Cinétique des différentes populations de bouquetins.

Des 4 méthodes de calcul utilisées, seules les méthodes 1 et 3 (Voir § III.1.1.2) permettaient une estimation de l'intervalle de confiance de  $\lambda$ . De façon générale, les estimations du taux de multiplication obtenues avec les différentes méthodes sont similaires même si celles obtenues avec la méthode 3 présentent des intervalles de confiance plus grands qu'avec la méthode 1 (Tableau 4).

Les populations du Mercantour et la population du Champsaur présentent les plus forts taux de multiplication, caractéristiques de populations ré-introduites ou en colonisation. Les populations de Maurienne et Prariond-Sassière après 1990 présentent les plus faibles taux de multiplication (autour de 4% pour Maurienne, 1% pour Prariond-Sassière) qui sont représentatifs de populations bien établies.

La cinétique des populations du Valbonnais et de Prariond-Sassière avant 1990 est peu élevée indiquant une faible croissance (respectivement  $\lambda$  entre 1,05 et 1,11 et entre 1,059 et 1,119).

**Tableau 4.** Estimations à partir des comptages annuels de  $\lambda$  ( $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$ ,  $\lambda_3$ ,  $\lambda_4$  et l'intervalle de confiance à 95% (IC)) dans 6 populations de bouquetins des Alpes dans les Parcs Nationaux français.

<i>Populations</i>	$\lambda_1$ [95% IC]	$\lambda_2$	$\lambda_3$ [95% IC]	$\lambda_4$
Maurienne	1,047 [1,038 - 1,057]	1,048	1,049 [1,016 - 1,081]	1,036
Prariond	1,055 [1,038 - 1,072]	1,051	1,047 [0,971 - 1,123]	1,049
-avant 1990	1,063 [0,994 - 1,138]	1,078	1,119 [0,968 - 1,269]	1,059
-après 1990	1,013 [0,999 - 1,027]	1,014	1,011 [0,928 - 1,094]	1,010
Champsaur	1,232 [1,081 - 1,404]	1,194	1,284 [0,777 - 1,791]	1,169
Valbonnais	1,085 [0,992 - 1,186]	1,059	1,111 [0,789 - 1,434]	1,049
Nord-Ouest	1,457 [1,354 - 1,568]	1,312	1,519 [1,082 - 1,956]	1,464
St ours	1,240 [1,218 - 1,263]	1,292	1,243 [1,176 - 1,312]	1,241

$\lambda_1 = \exp(r)$  avec  $r$  la pente de  $\ln(N_t) = f(t)$

$\lambda_2 = \frac{\sum (N_{i+1} \dots + N_j)}{\sum (N_i \dots + N_{j-1})}$

$\lambda_3 = \frac{\sum (N_{i+1}/N_i)}{t}$

$\lambda_4 = \text{racine } t^{\text{ième}} \text{ de } N_t/N_0$

### III.1.3- Discussion

La cinétique d'une population, nous renseigne sur l'état d'équilibre entre cette population et son environnement puisque l'effectif de la population, et son taux de multiplication, sont la résultante des effets de l'environnement et de la densité sur les paramètres démographiques de la population. La connaissance du taux de multiplication d'une population est importante dans le cadre de la gestion des populations car elle permet de connaître chaque année le bilan des entrées (par natalité ou immigration), et des sorties (par mortalité ou émigration), et donc de déterminer de façon simple l'état démographique d'une population, à savoir si la population est stable, en croissance ou en déclin.

Nous avons mis en évidence une forte cinétique pour les populations de bouquetins récemment ré-introduites telles que celles du parc du Mercantour ou du Champsaur, et une croissance quasiment nulle pour les populations bien établies du parc de la Vanoise. La forte croissance des populations du Nord-Ouest, de FontSancte-StOurs et du Champsaur est caractéristique de ce que l'on peut observer dans les populations d'ongulés en croissance qui sont soit des populations ré-introduites de façon artificielle, soit des populations en colonisation, toutes dans des milieux qui leur sont favorables. En effet des études sur des populations d'ongulés monotoques introduites ou ré-introduites ont montré des taux de multiplication élevés (caribou (*Rangifer tarandus*):  $\lambda=1,30$ , Heard et Ouellet (1994); wapiti (*Cervus elaphus nelsoni*) :  $\lambda=1,35$ , McCorquodale *et al.* (1988), bison (*Bison bison*):  $\lambda=1,26$ , VanVuren et Bray (1986), bouquetin :  $\lambda=1,30$  ; isard (*Rupicapra pyrenaica*):  $\lambda=1,28$ , Loison *et al.* (2002)). Ces forts taux de multiplication sont dus au fait que lorsqu'un milieu offre des ressources naturelles en quantités plus que suffisantes, les populations qui occupent cet environnement vont pouvoir croître sans que des facteurs limitants viennent freiner cette croissance. Cette phase de croissance exponentielle en absence de facteurs limitants dans la cinétique d'une population est fonction du potentiel biotique de l'espèce (i.e. la fécondité maximale de l'espèce en absence de facteur limitant) mais aussi des possibilités d'expansion spatiale de la population. On peut aussi penser que dans le cas des populations ré-introduites, le potentiel biotique de l'espèce va dépendre du nombre d'individus fondateurs, mais aussi de leur productivité qui ne va pas être indépendante de leur lieu d'origine, du moins dans les premières années suivant les ré-introductions. On observe donc que 10 ans après leur ré-introduction, les populations du Nord-Ouest, de FontSancte-StOurs et du Champsaur sont encore en croissance, avec un taux d'accroissement supérieur à celui des populations anciennes de la Vanoise.

Cependant en milieu naturel la présence de facteurs limitants propres à l'environnement, va empêcher l'expression du potentiel biotique d'une espèce en diminuant la natalité et augmentant la mortalité. Les effets combinés des facteurs limitants comme la densité ou le climat, vont avoir pour conséquence une limitation des effectifs autour d'une valeur maximale dépendante de l'année (Lebreton, 1981) à laquelle ils plafonneront. Cette valeur, appelée la

capacité limite du milieu, est l'effectif maximum que peut supporter un milieu donné. De ce fait la croissance d'une population ne peut rester exponentielle sur le long terme, et les populations finissent souvent par présenter une phase de croissance plus lente qui peut s'étendre sur une longue période pour arriver à stabilisation lorsque l'effectif de la population oscille avec une faible amplitude autour d'une moyenne. C'est le cas de la population du Valbonnais qui sans être stabilisée présente une croissance bien inférieure à celle d'une population en colonisation. Cette population est ré-introduite depuis à peu près 15 ans ce qui expliquerait cette faible croissance. Dans les populations du Parc National de la Vanoise on observe une phase de stabilisation. Déjà en 1998 et 2000 les populations de Maurienne et de Prariond-Sassière semblaient limitées à forte densité et présentaient des taux d'accroissement faibles (Girard, 2000; Girard *et al.*, 1998). Les populations de Maurienne et de Prariond-Sassière sont des populations originelles. En effet celle de Maurienne est la seule population originelle française présente lors de la création du parc de la Vanoise. Celle de Prariond-Sassière est issue d'une migration naturelle d'individus du parc du Grand-Paradis. Ces deux populations, donc bien établies dans leur milieu, présentent un taux d'accroissement faible et sont caractérisées par des effectifs relativement stables au cours de la période d'étude. Ces résultats reflètent bien le lien entre l'ancienneté d'une population et son taux d'accroissement. La régulation des effectifs est le fait de processus densité dépendants, qui est une action liée directement aux densités atteintes par les populations. Les principaux facteurs dépendants de la densité qui vont agir sur les paramètres démographiques de la population, et donc sur son taux d'accroissement, sont la compétition, la prédation et les maladies. La limitation d'une population par la compétition intervient lorsque la quantité de nourriture disponible pour chaque individu est insuffisante.

Des exemples des effets de la densité sur l'accroissement des populations ont été trouvés pour d'autres espèces d'ongulés. Dans les populations norvégiennes de cerf élaphe (*Cervus elaphus*), Forchhammer *et al.* (1998) ont mis en évidence des effets directs de la densité sur la mortalité et retardés sur la fécondité des individus. Chez le renne du Spitzberg (*Rangifer tarandus platyrhynchus*), l'effectif de la population diminue après les années de forte densité probablement à cause d'une limitation des ressources (Solberg *et al.*, 2001). De même, la régulation des effectifs par des processus densité dépendants dans les populations de mouton

de Soay (*Ovis aries*) de St Kilda et le cerf élaphe de Rum, illustre bien la réalité de la densité dépendance. La population de St Kilda subit des fluctuations d'effectif de 60 à 70% tous les 3 à 4 ans alors que celle de l'île de Rum reste stable dans le temps. La population de Rum subit les effets de densité à travers une diminution de la fécondité et de la survie juvénile ce qui va maintenir les effectifs. Alors que chez le mouton de Soay, le fort taux de recrutement et la faible densité dépendance de la fécondité à faible et moyenne densité de population, permet à l'effectif de la population en automne d'excéder la capacité limite hivernale du milieu, entraînant une rapide perte de poids des individus et une forte mortalité hivernale, ce qui va faire chuter les effectifs de façon cyclique (Clutton-Brock *et al.*, 1997).

Cependant les facteurs climatiques influencent aussi les variations de l'effectif de la population. Ainsi les facteurs climatiques défavorables tels que le froid ou la sécheresse peuvent provoquer une forte hausse de la mortalité dans les populations d'ongulés (voir (Weladji *et al.*, 2002) pour une revue). Ces facteurs ne semblent pas jouer un rôle dans l'ajustement de l'effectif de la population autour de la capacité limite du milieu mais plutôt dans sa fluctuation, leur action se traduisant par une brusque diminution de l'effectif de la population suite à une forte mortalité. Il a été montré dans deux populations de renne du Spitzberg que les variations du taux d'accroissement sont principalement influencées par les variations des précipitations pendant l'hiver (Aanes *et al.*, 2000; Solberg *et al.*, 2001). Chez différentes populations de cerf élaphe de Norvège, les hivers doux et neigeux ont pour effet une diminution de ces populations l'année d'après, mais 2 ans plus tard, ces mêmes hivers ont alors un effet positif sur l'abondance de ces populations (Forchhammer *et al.*, 1998).

De plus en plus d'études montrent un effet en interaction du climat et de la densité sur les fluctuations de l'effectif des populations (Coulson *et al.*, 2000; Forchhammer *et al.*, 1998; Saether, 1997; Post et Stenseth 1999). Notamment, Jacobson *et al.* (2004) ont montré que dans la population de Bouquetin des Alpes du parc du Grand Paradis, les changements d'effectifs de population sont affectés négativement par la densité de la population, par la hauteur moyenne de neige et par l'interaction de ces deux variables. Leurs résultats montrent que l'augmentation de la taille de la population dans les années 80 serait le fait d'une augmentation de la survie adulte, mais aussi d'une série d'hivers doux qui auraient permis une

augmentation du recrutement. Les auteurs suggèrent que le rapide déclin de la population entre 1993 et 1997 pourrait être le fait de processus densité dépendants sur la mortalité des individus sénescents. Par ailleurs ils montrent que pendant 25 ans cette population était principalement limitée par des évènements épisodiques d’hivers rigoureux caractérisés par une forte accumulation de neige.

Ces processus densité dépendants et indépendants vont donc maintenir ou faire fluctuer les effectifs des populations en affectant la croissance, le poids, et donc la condition physique des individus et de ce fait, affecter les paramètres de survie et de reproduction notamment la survie juvénile, la proportion de femelles reproductrice et l’âge de primiparité (Jorgenson *et al.*, 1997; Loison et Langvatn, 1998; Milner *et al.*, 1999; Portier *et al.*, 1998).

## Résumé

- Nous avons mené une étude sur la cinétique des différentes populations de bouquetins en calculant le taux de multiplication de chaque population à partir des données de comptages des différents parcs.

- Nous avons trouvé qu'un fort taux de multiplication caractérisait les populations de bouquetins récemment ré-introduites, comme celles du Mercantour et du Champsaur. Ces populations en croissance ne subissent que très peu d'effets des facteurs environnementaux.

La population du Valbonnais sans être vraiment stabilisée présente une croissance bien inférieure à celle d'une population en croissance.

Quant aux populations de la Vanoise, la croissance quasiment nulle que nous rapportons, caractéristique des populations bien établies cadre avec l'ancienneté de ces populations.

---

## CHAPITRE 2

# PARAMÈTRES DE REPRODUCTION

---

### Introduction

---

Dans le chapitre précédent nous nous sommes intéressés à l'effectif d'une population et à ses variations. Cependant, ce sont les paramètres démographiques et leurs variations qui vont influencer les changements dans la croissance de la population. Afin de comprendre le fonctionnement d'une population, et connaître quels facteurs sont responsables des variations des effectifs au cours du temps, il faut donc se pencher sur l'étude des paramètres démographiques, qui sont les déterminants de la dynamique d'une population.

Les paramètres de reproduction (âge de première reproduction, pourcentage de femelles reproductrices, survie juvénile) ont une influence directe sur la dynamique d'une population puisqu'ils vont déterminer les « entrées » à savoir, combien de jeunes vont intégrer la population chaque année. En effet la production mais aussi, et surtout, la survie des jeunes jusqu'à la maturité sexuelle vont jouer un rôle important dans les changements d'effectifs observés de la population. C'est la combinaison de ces deux paramètres qui va déterminer le taux de recrutement. Pour la démographie d'une population, du point de vue numérique, il est équivalent qu'une femelle mette bas mais que son jeune ne survive pas jusqu'à la maturité sexuelle ou qu'une femelle ne produise pas de jeune.

A chaque saison de reproduction une femelle doit « décider » de se reproduire ou non. Comme chaque individu a une quantité finie d'énergie à partager entre la reproduction, la survie et la croissance, il doit effectuer un compromis physiologique puisqu'allouer plus de ressources à

une fonction implique d'en donner moins à un autre (Stearns, 1992). Les femelles vont donc devoir faire un compromis entre reproduction et survie, croissance et reproduction (Gallant *et al.*, 2001), et entre reproduction immédiate et reproduction future. Le bouquetin est un 'capital breeder', c'est-à-dire qu'il stocke de l'énergie pour l'utiliser plus tard pour sa reproduction. De ce fait, la reproduction actuelle et la reproduction future sont liées par le partage de cette même énergie stockée (Stearns, 1992). Chez les espèces itéropares telles que le Bouquetin des Alpes, les femelles font face à un compromis entre l'âge de première reproduction et les reproductions futures. En effet plus une femelle se reproduit jeune, plus cela peut avoir une influence sur ses dernières reproductions.

Les variations dans les coûts et les bénéfices de la reproduction sont donc susceptibles d'entraîner des changements dans les tactiques de reproduction, et de ce fait, les individus devraient modifier leurs décisions concernant la reproduction en fonction de leur condition physique (Festa-Bianchet, 1998) et des conditions environnementales (climat et densité). Ces prises de décision en fonction des conditions vont faire que les paramètres de reproduction varient dans le temps, entre les espèces, entre les populations mais aussi entre les individus (voir Gaillard *et al.* (2000) pour une revue).

Chez plusieurs ongulés, le succès reproducteur augmente avec l'âge de la mère jusqu'au début de la sénescence reproductive quand alors il diminue. Dans une population de bouquetins en colonisation, Toïgo *et al.* (2002) ont trouvé que le succès reproducteur des femelles de 2 ans et de celles de plus de 10 ans était plus faible que celui des femelles de 3 à 10 ans. De même chez la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*), la production des jeunes augmente avec l'âge et le rang social de la mère et décroît après l'âge de 9 ans (Côté et Festa-Bianchet, 2001). On parle de sénescence reproductive, qui est définie comme une diminution du taux de reproduction avec l'âge (Rose, 1991). Ainsi chez l'élan (*Alces alces*) les femelles présentent une diminution des soins parentaux avec l'âge de la mère et un phénomène de sénescence dans la reproduction (notamment pour la taille de portée) à partir de 12 ans (Ericsson et Wallin, 2001). Cependant l'expérience parentale augmente avec l'âge et peut accroître le succès reproducteur par de meilleurs soins maternels (Cameron *et al.*, 2000 pour un exemple chez les chevaux).

L'âge de la mère n'est pas le seul paramètre à entrer en jeu, et la condition phénotypique va aussi avoir son importance. De façon générale, les individus plus « gros » produisent plus de jeunes, et des jeunes de meilleure qualité (Stearns, 1992). Chez la chèvre de montagne, pour un même âge, les femelles plus lourdes ont plus de chances que leurs chevreaux survivent jusqu'au sevrage et jusqu'à l'âge de 1 an, que les mères plus légères (Côté et Festa-Bianchet, 2001). De même, l'âge de première reproduction est lié à la masse corporelle de la mère chez les ongulés (voir Sand et Cederlund (1996) pour l'élan, et Green et Rothstein, (1991) pour le bison), les femelles devant atteindre un poids seuil pour pouvoir se reproduire (Sadleir, 1987). Cependant chez certaines espèces la relation entre le poids et la probabilité de reproduction des jeunes femelles est moins marquée (voir Jorgenson *et al.*, (1993) pour le mouflon d'Amérique)

La croissance corporelle et les variations de masse des individus sont largement déterminées par la qualité et la quantité des ressources disponibles qui vont être fonction de la densité et des conditions climatiques. En effet, chez les grands mammifères, la survie juvénile et les taux de reproduction sont affectés à la fois par des processus densité dépendants et densité indépendants, probablement à travers leur influence sur la qualité et la quantité de nourriture.

La limitation des ressources par la densité dépendance est souvent détectée pour les paramètres qui composent le recrutement, en particulier la survie juvénile (Albon *et al.*, 2000; Portier *et al.*, 1998) et des effets négatifs de la densité sur la masse, ou encore sur l'âge de première reproduction ont été rapportés. Ainsi chez le cerf élaphe l'âge moyen des femelles primipares augmente avec la densité (Bonenfant *et al.*, 2002). De mauvaises conditions climatiques vont aussi entraîner des variations dans les paramètres de reproduction, le climat hivernal ayant une influence négative sur la survie juvénile (Coulson *et al.*, 2001; Crampe *et al.*, 2002; Loison et Langvatn, 1998; Loison *et al.*, 1999c). Densité et climat peuvent agir en même temps dans une population et Coulson *et al.* (2000) ont montré qu'une forte densité et de faibles températures hivernales ont une influence négative sur les taux de fécondité chez trois différentes espèces d'ongulé (le cerf, l'antilope Saiga (*Saiga tatarica tatarica*), et le mouton de Soay).

Dans cette partie nous nous sommes tout d'abord intéressés à l'effet de l'âge de la mère sur la productivité, la survie juvénile et le taux de recrutement. Nous nous attendons à ce que les paramètres de reproduction soient plus élevés dans les populations colonisatrices que dans les populations stables, les femelles étant supposées être en meilleure condition physique dans les populations colonisatrices.

Ensuite ces paramètres devraient augmenter avec l'âge de la mère (jusqu'à environ 10 ans) puis diminuer. Nous nous attendons à ce que l'âge de première reproduction soit autour de 3 ans dans les populations stables et autour de 2 ans dans les populations colonisatrices.

Nous avons ensuite regardé si ces paramètres de reproduction étaient sensibles aux variations du climat hivernal et aux changements de densité, nous attendant à un effet plus marqué des conditions climatiques hivernales pour les paramètres de reproduction des jeunes et des vieilles femelles et dans les populations stables (ou la densité est supposée être plus forte).

Enfin nous nous sommes penchés sur la mise en évidence d'un éventuel coût à la reproduction chez les femelles Bouquetin. Un coût à la reproduction est attendu dans les populations stables ou la quantité de ressource disponible devrait limiter la condition physique des femelles qui sont alors plus susceptibles de subir un coût de la reproduction.

## **III.2.1- Méthode**

---

### **III.2.1.1- Les données**

Lors de la mise bas, l'isolement des femelles les rend difficilement visibles. Ce n'est que 1 ou 2 jours après la naissance des cabris que les femelles et leurs jeunes sont repérables. Or la mortalité néonatale est très importante chez les ongulés sauvages. Il n'est donc pas possible de calculer la mortalité néonatale.

Cependant, par une observation systématique des femelles marquées, les agents indiquent si elles sont suivies au cours de l'été et essaient de déterminer si le cabri est toujours vivant en

mars l'année suivante. Ceci permet d'obtenir des données concernant la mise bas (mais sans prendre en compte la mortalité néonatale) et la survie des cabris depuis 1998 pour la population de Prariond-Sassière, 1997 pour la population de Maurienne, depuis 1989 dans le Valbonnais et depuis 1995 dans le Champsaur (Tableau 5). Pour les populations du Parc National du Mercantour nous disposons des données relatives à la présence de cabris tôt en été (depuis 1987 pour la population du Nord-Ouest et depuis 1995 pour FontSancte-StOurs) mais nous n'avons pas d'informations quant à la survie des cabris.

**Tableau 5.** Nombre d'années femelles, nombre de femelles différentes suivies, et âges aux premières années des suivis pour chacune des populations de bouquetins étudiées

<i>Populations</i>	<i>Nombre d'années femelles</i>	<i>Nombre de femelles</i>	<i>Age des femelles</i>
<b>Vanoise</b> : Maurienne	2 à 9 ans	44	2 à 19 ans
Prariond	1 à 7ans	22	2 à 17 ans
<b>Ecrins</b> : Champsaur	2 à 11 ans	16	2 à 18 ans
Valbonnais	3 à 14 ans	14	3 à 19 ans
<b>Mercantour</b> : Nord O.	1 à 11 ans	22	2 à 18 ans
St Ours	1 à 11 ans	11	2 à 13 ans
<b>Belledonne*</b>	3 à 6 ans	30	2 à 12 ans

\* voir (Toïgo *et al.*, 2002)

Nous disposons donc de trois informations (Figure 12) quant aux paramètres de reproduction :

- la productivité des femelles, sans prendre en compte la mortalité néonatale : 0 correspond à une absence de production d'un jeune, et 1 correspond à la production d'un jeune,
- la survie juvénile : 0 le cabri n'est pas revu (il est donc considéré comme mort dans notre analyse), 1, le cabri est revu vivant en mars et a donc survécu à l'hiver,
- et le succès d'élevage, qui est une combinaison des deux mesures précédentes, puisqu'il résulte de la combinaison du taux de mise bas et de la survie juvénile et correspond à la capacité d'une femelle à avoir un jeune et l'élever jusqu'à 9 mois : 0,

pas de cabri produit ou pas de survie du cabri jusqu'à 9 mois ; 1, un cabri qui survit jusqu'à 9 mois.

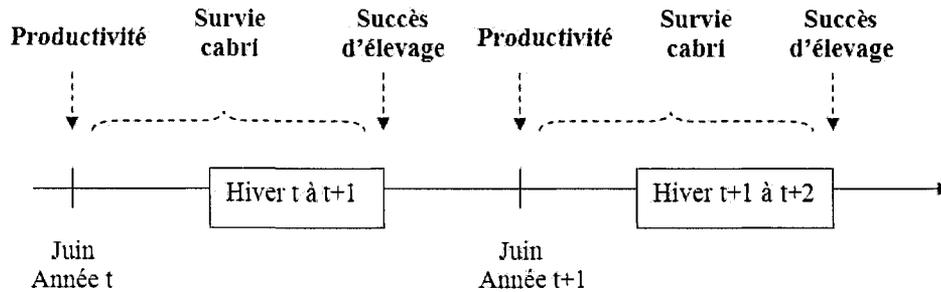


Figure 12 . Graphique replaçant les paramètres de reproduction étudiés sur deux années consécutives.

### III.2.1.2- Méthode d'analyse statistique

#### III.2.1.2.1- Effet de l'âge et des conditions environnementales

Les trois variables de reproduction étudiées (productivité, survie des cabris et succès d'élevage) sont des données binaires (0 ou 1). Pour de telles données, la distribution des résidus autour du modèle ajusté (=l'erreur de distribution) n'est pas normale. Il est donc nécessaire d'utiliser des modèles linéaires généralisés (GLM) qui permettent de spécifier une distribution binomiale de l'erreur.

Cependant, nous disposons de données répétées puisque pour une même mère nous avons les données de productivité, de survie du cabri et de succès d'élevage pour différentes années. Nous voulons donc savoir si pour analyser les données, nous pouvons considérer 2 mesures d'un même individu comme indépendantes, ou si nous devons prendre en compte la pseudo-réplication des données (Hurlbert, 1984). Des différences entre femelles peuvent venir de

l'hétérogénéité individuelle qui implique des différences intrinsèques aux individus. Comme les répétitions pour chaque mère ne sont pas assez nombreuses (Tableau 6), il n'est pas possible d'utiliser les modèles linéaires généralisés mixtes. Si l'on prend comme exemple la productivité des femelles, 45% des femelles étudiées ont moins de 5 répétitions. De plus, dans une même population, le nombre de répétitions peut aller de 0 (une seule observation) à 14, ce qui montre que nous n'avons pas un patron équilibré (voir le nombre d'années femelles tableau 5).

Nous avons donc utilisé comme modèle le GEE (Generalized Estimating Equation, Liang et Zeger 1986) qui est une extension des GLM basée sur la méthode de quasi-vraisemblance, et qui permet l'analyse de données corrélées. Le GEE incorpore la corrélation entre les observations répétées pour un même individu dans le processus d'estimation des coefficients de régression ( $\beta$ ). Un GEE est un modèle marginal,  $\beta$  mesure donc l'effet des co-variables sur la moyenne de la population (Venables et Ripley, 2003).

**Tableau 6.** Nombre moyen d'observations par femelle de bouquetin marquée (donc de répétitions) pour chaque paramètre de reproduction étudié dans chaque population.

<i>Population</i>	<i>Productivité</i>	<i>Survie cabri</i>	<i>Succès élevage</i>
Maurienne	4,9	3,1	4,7
Prariond	4,4	2,5	4,2
Champsaur	7,9	5,7	7,9
Valbonnais	6,6	5,6	6,6
Nord-Ouest	6,2	-	-
St Ours	5,9	-	-
<b>Moyenne</b>	<b>5,98</b>	<b>4,22</b>	<b>5,8</b>

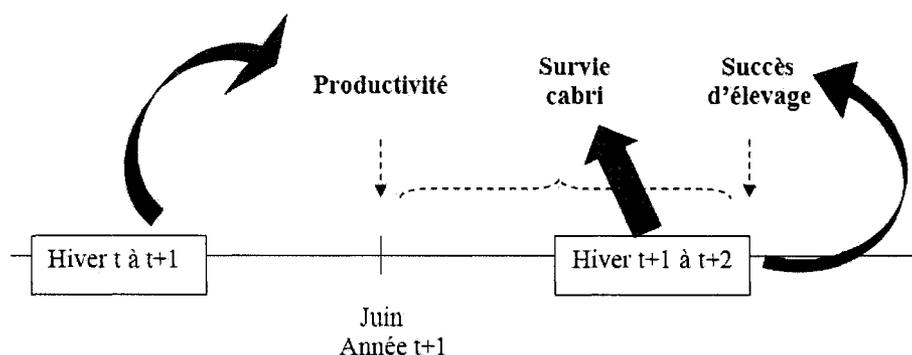
Les GEE permettent d'étudier les effets des variables explicatives entre les sujets, dans notre cas entre les mères. Si la corrélation entre les données d'une même femelle est non négligeable, les données de reproduction pour une même femelle ne peuvent être considérées comme indépendantes et doivent être analysées avec un GEE. Le GEE ne permet pas de calculer d'AIC (Akaike's Information Criterion) (Sakamoto *et al.*, 1986). Le GEE donne le

“robust Z” qui est un estimateur empirique de la variance, et la “naïve Z ” qui représente l’estimateur de la variance du modèle de base (Horton et Lipsitz, 1999). Pour déterminer la significativité, par rapport à zéro, des coefficients de régression associés aux facteurs testés, nous utiliserons la “naïve Z ” (Horton et Lipsitz, 1999) lorsque le nombre de femelles est inférieur à 20, et le “robust Z” quand le nombre de femelles suivies est supérieur à 20.

Si la corrélation entre les données d’une même mère est faible, ceci signifie qu’il n’y a pas d’effet prononcé de la mère et que les données de reproduction pour une même mère peuvent être considérées comme indépendantes et être analysées avec un GLM avec une distribution binomiale de l’erreur. La significativité de l’effet des variables explicatives est alors vérifiée en utilisant les changements de déviance (qui s’approchent d’une distribution de Chi<sup>2</sup>) associés à la déletion d’un terme du modèle complet.

Après avoir estimé les paramètres de reproduction moyens pour chaque population, nous avons testé dans quelle mesure la productivité d’une femelle, la survie de son cabri, et le succès d’élevage dépendaient de l’âge de la mère, avec l’âge comme variable discrète (2 ans, 3 ans, 4 à 10 ans et plus de 10 ans) puis comme variable continue (linéaire, quadratique). Toïgo *et al.* (2002) avaient trouvé différents effets de l’âge entre la population colonisatrice de Belledonne et la population bien établie de Vanoise. Etant donné les différents statuts démographiques de nos populations nous nous attendons à différents effets de l’âge suivant les populations. Nous avons donc testé les effets interactifs de l’âge et de la population.

Pour évaluer l’éventuel impact des conditions environnementales sur les paramètres de reproduction nous avons testé l’effet de la densité et du climat hivernal (Figure 13) sur les fluctuations de ces paramètres de reproduction.



**Figure 13.** Représentation de l'effet de l'hiver sur les paramètres de reproduction. Les flèches bleues indiquent l'effet de quel hiver nous nous sommes servis suivant le paramètre considéré : pour l'effet de la sévérité hivernale sur la productivité nous avons utilisé les données de l'hiver précédent les naissances (avant juin) alors que pour l'effet de la sévérité hivernale sur la survie des cabris et le succès d'élevage nous avons utilisé les données de l'hiver suivant les naissances (après juin).

Nous nous attendons à un effet de la densité lorsque cette dernière varie. Étant donné les résultats des études de cinétique des différentes populations (voir § III.1.2.), nous ne nous attendons pas à une variation des paramètres de reproduction en fonction de la densité dans les populations de Maurienne, de Prariond-Sassière et du Valbonnais car celle-ci ne varie pas sur la période d'étude considérée pour les paramètres de reproduction. Par contre dans les populations de Prariond-Sassière et de Maurienne la densité étant constante, comme nous nous attendons à un effet en interaction de la densité et du climat (voir § I.2.3.1.2) sur les paramètres démographiques chez le bouquetin, il devrait y avoir un effet du climat plus marqué dans ces populations. De ce fait, afin d'étudier l'effet de la densité sur les paramètres de reproduction nous n'avons considéré que les populations du Champsaur, du Nord-Ouest et de FontSancte-StOurs. Pour étudier l'effet de la neige nous n'avons considéré que les populations de Maurienne, du Champsaur et du Valbonnais car nous ne disposons pas des données concernant la neige pour les autres populations. Enfin, étant donné que nous nous attendons à un effet plus marqué des conditions climatiques défavorables chez les jeunes et les vieilles femelles, nous avons choisi de prendre l'âge comme une variable discrète (2 ans, 3

ans, 4 à 10 ans et plus de 10 ans) dans ces analyses sur les effets des conditions environnementales.

Pour chaque analyse incluant l'âge comme une variable discrète (2 ans, 3 ans, 4 à 10 ans et plus de 10 ans), nous avons pris la classe d'âge 4-10 ans comme classe de référence. De ce fait, lorsque nous présentons dans les résultats les estimations des coefficients (estimation  $\pm se$ ), la p-value (p) qui leur est associée va déterminer si le coefficient est significativement différent de 0 pour la classe d'âge 4-10 ans, alors que les p-value pour les autres classes d'âge déterminent si les estimations pour ces classes d'âge sont significativement différentes de celle de la classe d'âge 4-10 ans.

#### *III.2.1.2.2- Coût de la reproduction*

Enfin, nous avons essayé de voir s'il existait un coût de la reproduction en recherchant les éventuelles conséquences de la reproduction actuelle sur la reproduction future des femelles. Il s'agit pour cela d'établir « l'histoire de reproduction » de chaque femelle. Un 0 correspond à une femelle qui n'a pas eu de cabri et un 1 correspond à une femelle ayant eu un cabri. Sur l'ensemble des années et l'ensemble des femelles, nous comptons le nombre de 00 (pas de reproduction deux années de suite), de 01 (une année sans reproduction suivie d'une année avec reproduction), de 11 (deux années de reproduction) et de 10 (une année de reproduction suivie d'une année sans reproduction). S'il n'y a pas de coût de la reproduction, il devrait y avoir indépendance entre la reproduction à l'année t et la reproduction à l'année t+1. Cette hypothèse est testée au moyen d'une table de contingence et d'un test de  $\chi^2$ .

Les analyses ont été effectuées avec le logiciel R 2.5.1.<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup>R Development Core Team, R: A language and environment for statistical computing, 2004, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.R-project.org>

---

Ce chapitre traite de l'effet de différents facteurs sur différents paramètres de reproduction ce qui rend la présentation des résultats complexe. Par souci de clarté nous avons choisi de présenter chaque session de résultats suivie de sa discussion. Les résultats s'organisent donc de la façon suivante en présentant :

- dans un premier temps les estimations des paramètres de reproduction au niveau de la population (III.2.2.1) et la discussion (III.2.2.2)
- ensuite les effets de l'âge de la mère (III.2.3.1) sur :
  - o la productivité (III.2.3.1.1),
  - o la survie des cabris (III.2.3.1.2)
  - o et le succès d'élevage (III.2.3.1.3)et la discussion (III.2.3.2)
- puis l'influence des conditions environnementales (III.2.4.1) sur
  - o la productivité (III.2.4.1.1),
  - o la survie des cabris (III.2.4.1.2)
  - o et le succès d'élevage (III.2.4.1.3)et la discussion (III.2.4.2)
- et enfin les résultats sur le coût de la reproduction sur la reproduction suivante (III.2.5.1) avec leur discussion (III.2.5.2)

## III.2.2- Estimation des paramètres de reproduction au niveau de la population

### III.2.2.1- Résultats

Le GEE ne permettant pas de calculer d'AIC, nous avons comparé les estimations issues des GLM et des GEE afin de déterminer quel était le meilleur modèle pour estimer les paramètres moyens de reproduction (Tableau 7).

En ce qui concerne la survie des cabris, la corrélation entre les données d'une même mère étant proche de 0 ( $\alpha=0,008$ ), nous avons considéré que l'effet de la mère est négligeable et que les données de reproduction pour une même mère peuvent être considérées comme indépendantes. Le modèle sélectionné est donc le GLM testant l'effet de la population sur la survie des cabris (Tableau 7).

Pour la productivité des femelles et leur succès d'élevage, la corrélation entre les données d'une même mère est assez faible ( $\alpha=0,17$ ), mais nous avons tout de même tenu à comparer les estimations issues des GLM et des GEE (Tableau 7). Dans les deux cas les estimations issues des GEE et des GLM sont similaires, nous retiendrons donc par la suite les GLM testant l'effet de la population sur la productivité et sur le succès d'élevage des femelles.

**Tableau 7.** Estimations des paramètres de reproduction des femelles Bouquetin au niveau de la population par deux approches statistiques : les GEE et les GLM. Les estimations des paramètres de reproduction sont indiquées avec leur écart-type ( $\pm se$ ).

	<i>Maurienne</i>	<i>Prariond</i>	<i>Champsaur</i>	<i>Valbonnais</i>	<i>Nord-Ouest</i>	<i>StOurs</i>
<b>Productivité</b>						
GLM	<b>0,56±0,033</b>	<b>0,5±0,050</b>	<b>0,53±0,044</b>	<b>0,73±0,046</b>	<b>0,59±0,048</b>	<b>0,75±0,053</b>
GEE ; $\alpha=0,17$	0,54±0,043	0,50±0,055	0,51±0,084	0,71±0,064	0,59±0,073	0,71±0,064
<b>Survie cabri</b>						
GLM	<b>0,67±0,043</b>	<b>0,53±0,076</b>	<b>0,93±0,032</b>	<b>0,55±0,061</b>	-	-
GEE ; $\alpha=0,008$ négligeable	-	-	-	-	-	-
<b>Succès d'élevage</b>						
GLM	<b>0,37±0,033</b>	<b>0,25±0,045</b>	<b>0,50±0,044</b>	<b>0,40±0,051</b>	-	-
GEE ; $\alpha=0,17$	0,36±0,042	0,25±0,039	0,47±0,083	0,37±0,058	-	-

Il existe donc des différences significatives de la productivité des femelles selon la population ( $\chi^2=21,10$  ; ddl=5 ;  $p<0,001$ ). Dans les populations de Maurienne, de Prariond-Sassière, du Champsaur et du Nord-Ouest en moyenne, chaque année, 50 à 60% des femelles sont vues avec des cabris. Dans les populations du Valbonnais et de FontSancte-StOurs les taux de productivité apparente sont respectivement de 73% et 75% (Tableau 7).

La survie des cabris aussi varie suivant la population (tableau 7 ;  $\chi^2=32,95$ , ddl=3,  $p<0,001$ ) entre environ 50% à Prariond-Sassière jusqu'à 93% dans le Champsaur (Tableau7). Le succès d'élevage est lui aussi fonction de la population considérée ( $\chi^2=14,43$ , ddl=3,  $p=0,002$ ) et varie dans nos différentes populations de bouquetins de 25 à 50% (Tableau 7).

### III.2.2.2- Discussion : effet du statut démographique

Nous nous attendions à ce que les paramètres de reproduction soient plus élevés dans les populations en colonisation ou en expansion que dans les populations définies comme stables ou à faible croissance. La fécondité des femelles est fortement liée à leur condition physique, elle-même déterminée par la quantité et la qualité de la nourriture disponible. De ce fait, la productivité des femelles, tout comme l'âge de première reproduction, est un indicateur des performances démographiques d'une population. D'après leur cinétique, les populations du Nord-Ouest, de FontSancte-StOurs et du Champsaur présentaient encore une forte croissance. Si dans les deux populations du Mercantour la productivité est plus élevée que dans les autres populations (75% dans le Nord-Ouest et 60% à FontSancte-StOurs), dans le Champsaur, la productivité moyenne des femelles est plus proche de ce que l'on trouve pour des populations stables comme celles de la Vanoise (Champsaur : 53%, Maurienne : 56%, Prariond : 50%). De même la population du Valbonnais présentait une très faible croissance, malgré une forte productivité moyenne des femelles (73%). Dans deux populations de bouquetins de statuts démographiques contrastés, le succès de reproduction était plus élevé dans la population colonisatrice de Belledonne (80%) que dans la population bien établie de Maurienne (45%) (Toïgo *et al.*, 2002). De même il a été montré pour différentes populations de bouquetins, que

les populations ré-introduites ou en voie de colonisation naturelle présentait des taux de reproduction voisins de 1 tandis que celles proches de la saturation étaient caractérisées par des taux voisins de 0,5 voir inférieurs (tableau 8 ; Girard 2000).

Notre hypothèse est donc validée pour les populations de la Vanoise et pour les populations du Mercantour même si dans ces dernières, la productivité est plus faible qu'attendu au vu des taux de reproduction trouvés dans les autres études sur le bouquetin (Girard, 2000; Toïgo *et al.*, 2002). Dans les populations de Maurienne et de Prariond-Sassière, les taux de reproduction ont changé entre l'étude de Girard (2000) et la notre (Tableau 8). La productivité des femelles a légèrement baissé à Prariond-Sassière entre les deux études. En Maurienne au contraire, la productivité est plus élevée alors que l'effectif de la population est resté stable. Cela montre que la croissance de ces populations est peu sensible à de légères différences de la productivité des femelles.

**Tableau 8.** Taux moyen de cabris par femelle et par an selon la population (issu de Girard, 2000). En gras les résultats de notre étude.

Secteur	Période	N <sup>(1)</sup>	Taux de reproduction		Type de population
			moyenne	se	
Peisey	1970-1979	10	0,93/0,96 <sup>(2)</sup>	0,15/0,09	Ré-introduite en 1969
Champsagny	1981-1985	5	0,93	0,10	Ré-introduite en 1980
Vercors	1991	1	0,87	-	Ré-introduite en 1989 et 1990
Valbonnais	1991-1995	5	0,61/0,62 <sup>(2)</sup>	0,12/0,13	Ré-introduite en 1989 et 1990
Roc de la Pêche	1994-1999 <sup>(3)</sup>	4	0,60	0,42	En voie de colonisation naturelle
Champagny-Peisey	1991-1993 <sup>(4)</sup>	3	0,52	0,08	Ré-introduite en 1969 et 1980
Prariond-Sassière	1986-1999 <sup>(5)</sup>	13	0,52	0,08	En migration avec le PNGP
Orelle	1991-1999	9	0,51	0,09	En voie de colonisation naturelle
Bochor	1991-1999	9	0,45	0,14	En voie de colonisation naturelle
Modane-Termignon	1986-1999 <sup>(6)</sup>	11	0,42	0,07	Originelle
Lac Blanc-Gébroulaz	1987-1999 <sup>(6)</sup>	10	0,41	0,13	En voie de colonisation naturelle
Champsaur	1996-1997	2	0,32	0,16	Ré-introduite en 1994-1995
<b>Maurienne</b>	<b>1997-2005</b>	<b>9</b>	<b>0,56</b>	<b>0,033</b>	<b>Originelle</b>
<b>Prariond-Sassière</b>	<b>1998-2005</b>	<b>8</b>	<b>0,50</b>	<b>0,055</b>	<b>En migration avec le PNGP</b>

(1) N : nombre d'années prises en compte

(2) Une incertitude demeure quant au nombre exact de femelles suitées

(3) A l'exception des années 1995 et 1996

(4) A partir de 1994, la période de comptage de ces secteurs ne permet plus l'estimation d'un taux de reproduction

(5) A l'exception de l'année 1990

(6) A l'exception des années 1988, 1989 et 1990 qui n'ont pu être recensées

Dans la population du Champsaur, la productivité des femelles entre 1996 et 1997 était de 0,32 (Tableau 8) alors qu'entre 1995 et 2005 nous avons trouvé une productivité de 0,53. Donc même si le taux de reproduction est plus faible que ce qu'on attendait d'après la cinétique de cette population, il a tout de même augmenté avec les années suivant la ré-introduction. Le faible taux de reproduction suite à la ré-introduction semblait être le fait de contraintes climatiques. Il semblerait que par la suite, soit le climat ait été plus clément, soit les femelles se soient accoutumées à leur nouvel environnement.

Pour la population du Valbonnais nous avons aussi trouvé une augmentation de la productivité puisqu'entre 1991 et 1995, le taux de reproduction était autour de 0,61 (Tableau 8) alors qu'entre 1989 et 2005 nous avons trouvé un taux de reproduction de 0,73. Girard (2000) a montré que les populations ré-introduites présentaient les plus forts taux de reproduction les 5 années suivant la ré-introduction, puis un ralentissement de la dynamique reproductive. Les populations du Champsaur et du Valbonnais montrent que ce n'est pas toujours le cas et qu'une augmentation du taux de reproduction sur le plus long terme est aussi possible dans des populations ré-introduites.

La survie juvénile est variable suivant la population. Elle est moyenne dans la population de Prariond-sassière et du Valbonnais (50% environ) un peu plus élevée en Maurienne (67%) et extrêmement forte dans la population du Champsaur où 93% des jeunes survivent jusqu'en mars de l'année suivant leur naissance. C'est donc dans la population du Champsaur que l'on observe le plus fort recrutement avec 50% de succès d'élevage puis dans le Valbonnais (40%), en Maurienne (37%) et enfin à Prariond-Sassière avec le recrutement le plus faible (25%). Ces valeurs de recrutement sont en accord avec celles trouvées dans une population stable d'isard (entre 0,18 et 0,44, Crampe *et al.* (2002)). Dans la population de bouquetins de Belledonne, il a été montré que la survie juvénile était de 100% (Toïgo, 1998). Cependant, cette survie juvénile n'était estimée que sur 2 années consécutives et ne concernait que la survie jusqu'en décembre et ne tenait donc pas compte de la mortalité hivernale après décembre. Chez les ongulés de montagne, la survie juvénile hivernale est souvent plus faible et plus variable que la survie estivale (Loison, 1995). Par exemple, chez le mouflon d'Amérique, la survie estivale est d'environ 92% en été contre 72% en hiver (Portier *et al.*, 1998). De même chez la chèvre de montagne la survie juvénile hivernale est estimée à 71% contre 88% de survie en été

(Festa-Bianchet *et al.*, 1994). Chez le cerf élaphe de Norvège, la probabilité de survie hivernale d'un juvénile, standardisée par le poids moyen observé, est de 63% pour les mâles et de 82% pour les femelles (Loison *et al.*, 1999c). La survie hivernale trouvée dans nos populations de bouquetins est donc plus faible que la survie estivale précédemment trouvée dans la population de Belledonne. Cependant cette survie hivernale est très variable suivant la population et pourrait être expliquée par des différences dans les conditions climatiques subies par ces populations.

### III.2.3- Effet de l'âge sur les paramètres de reproduction

#### III.2.3.1- Résultats

##### III.2.3.1.1- Âge de la mère et productivité

Nous avons testé différents modèles de l'effet de l'âge sur la productivité des femelles (Tableau 9). Etant donné que la corrélation entre les données de productivité d'une même mère était faible ( $\alpha=0,17$ ), nous avons effectué les analyses qui suivent avec des GLM. L'interaction entre les effets de l'âge et la population sur la productivité des femelles est significative pour le modèle avec l'âge comme facteur (pop\*classe :  $\chi^2=26,02$ , ddl=15,  $p=0,04$ ), le modèle avec l'âge linéaire (pop\*âge linéaire :  $\chi^2=17,24$ , ddl=5,  $p<0,001$ ) et proche de la significativité pour le modèle avec l'âge quadratique ( $\chi^2=16,94$ , ddl=10,  $p=0,08$ ), peut être parce que les relations entre l'âge et la productivité dans les différentes populations ne suivent pas toutes un modèle quadratique. Si l'on regarde les AIC (Tableau 9), le meilleur modèle, choisi pour représenter la relation entre l'âge de la mère et sa productivité, est le modèle quadratique (Prod~pop\*âge quad) même si l'interaction pop\*âge pour ce modèle est marginalement significative.

**Tableau 9.** Sélection des différents modèles utilisés pour tester l'effet de l'âge en interaction avec la population sur la productivité des femelles. Le modèle retenu est indiqué en gras.

<i>Modèle</i>	<i>ddl</i>	<i>AIC</i>
Prod~pop*classe	24	931,87
Prod~pop*âge lin.	12	954,52
<b>Prod~pop*âge quad.</b>	<b>18</b>	<b>922,93</b>

Nous avons donc conduit cette analyse population par population et comme nous le soupçonnions à la vue des résultats précédents, dans 3 des populations étudiées, le modèle quadratique n'est pas le meilleur modèle (Tableau 10) et le modèle en classe d'âge explique mieux la relation entre la productivité et l'âge de la femelle pour les populations de Maurienne, Prariond-Sassière et FontSancte-StOurs (Tableau 10).

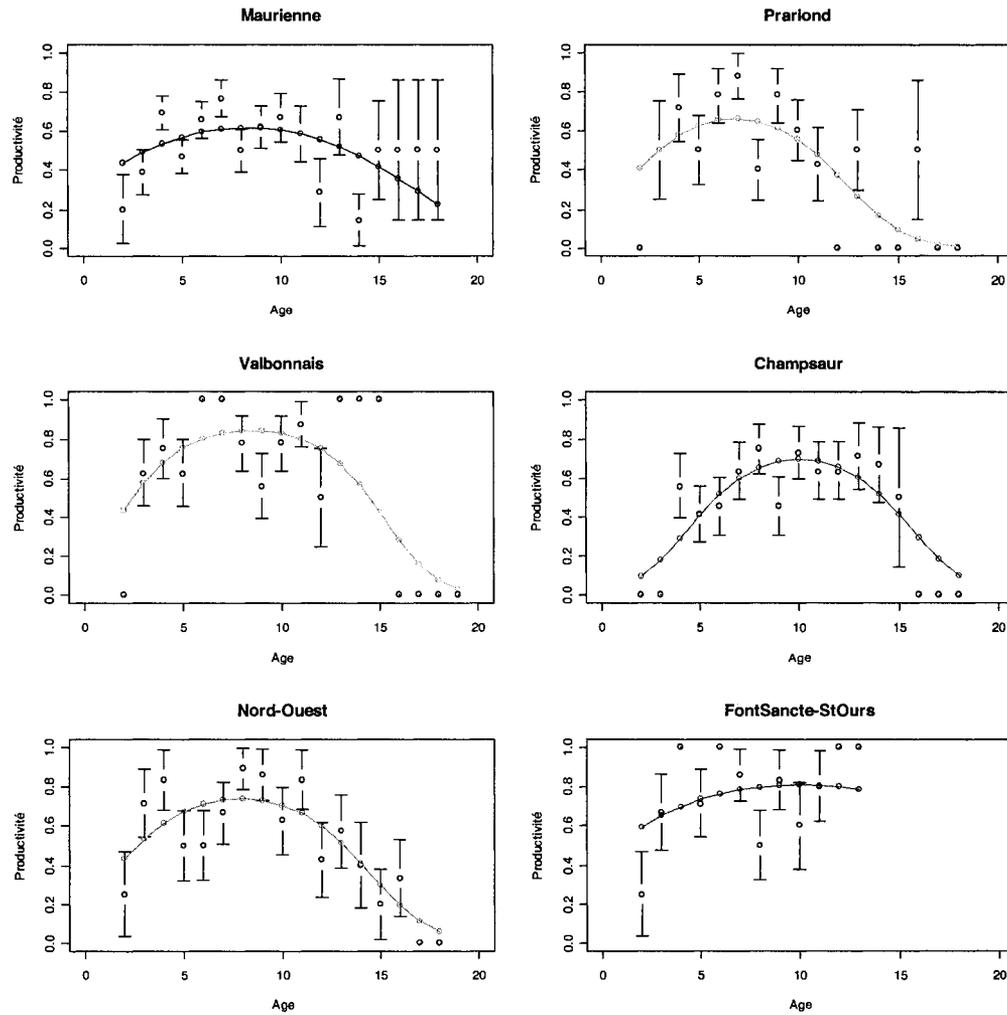
**Tableau 10.** AIC des différents modèles utilisés pour tester l'effet de l'âge sur la productivité des femelles dans les différentes populations de bouquetin. Le modèle retenu est indiqué en gras.

<i>Modèle</i>	<i>ddl</i>	<i>Maurienne</i>	<i>Prariond</i>	<i>Champsaur</i>	<i>Valbonnais</i>	<i>Nord-Ouest</i>	<i>St Ours</i>
Prod~classe âge	4	<b>313,37</b>	<b>125,21</b>	167,01	108,52	143,44	<b>74,31</b>
Prod~âge lin.	2	318,10	131,41	175,37	110,90	143,29	75,45
Prod~âge quad.	3	316,08	126,60	<b>165,12</b>	<b>102,12</b>	<b>135,80</b>	77,21

Dans les populations du Champsaur, du Valbonnais, du Nord-Ouest, de Maurienne et de Prariond-Sassière l'âge a donc un effet significatif sur la productivité des femelles (Modèle quadratique : Champsaur,  $\chi^2=16,30$ , ddl=2,  $p<0,001$  ; Valbonnais,  $\chi^2=11,52$ , ddl=2,  $p=0,003$  ; Nord-Ouest,  $\chi^2=14,72$ , ddl=2,  $p=0,001$  ; modèle avec l'âge comme variable catégorielle : Maurienne :  $\chi^2=8,9$ , ddl=3,  $p=0,031$ , Prariond :  $\chi^2=18,64$ , ddl=3,  $p<0,001$ ). Cependant, pour la population de FontSancte-StOurs, l'effet de l'âge sur la productivité des femelles n'est pas significatif (modèle avec l'âge comme variable catégorielle :  $\chi^2=6,24$ , ddl=3,  $p=0,101$ ).

Le terme quadratique ( $\pm se$ ) est significatif dans toutes les populations (Figure 14 ; Maurienne :  $-0,018\pm 0,009$ ,  $p=0,05$  ; Prariond-Sassière :  $-0,044\pm 0,019$ ,  $p=0,019$  ; Champsaur :  $-0,048\pm 0,015$ ,  $p=0,002$  ; Valbonnais :  $-0,046\pm 0,016$ ,  $p=0,005$  ; Nord-Ouest :  $-0,037\pm 0,013$ ,  $p=0,004$ ) mais pas à FontSancte-StOurs ( $-0,016\pm 0,033$ ,  $p=0,617$ ).

Selon le modèle quadratique, dans les populations de Maurienne, de Prariond-Sassière, et du Nord-Ouest la productivité augmente avec l'âge et est maximale autour de 7-8 ans puis diminue pour les femelles de plus de 10 ans (Figure 14). Pour les populations du Champsaur, du Valbonnais et de FontSancte-StOurs, la productivité des femelles est maximale autour de 10 ans.



**Figure 14.** Variation de la productivité des femelles avec l'âge dans les différentes populations. Les courbes représentent les prédictions du modèle quadratique ( $prod \sim pop * age^2$ ) et les points représentent les observations à chaque âge indiqués avec leur écart type. Pour les tailles d'échantillon à chaque âge voir figure 15.

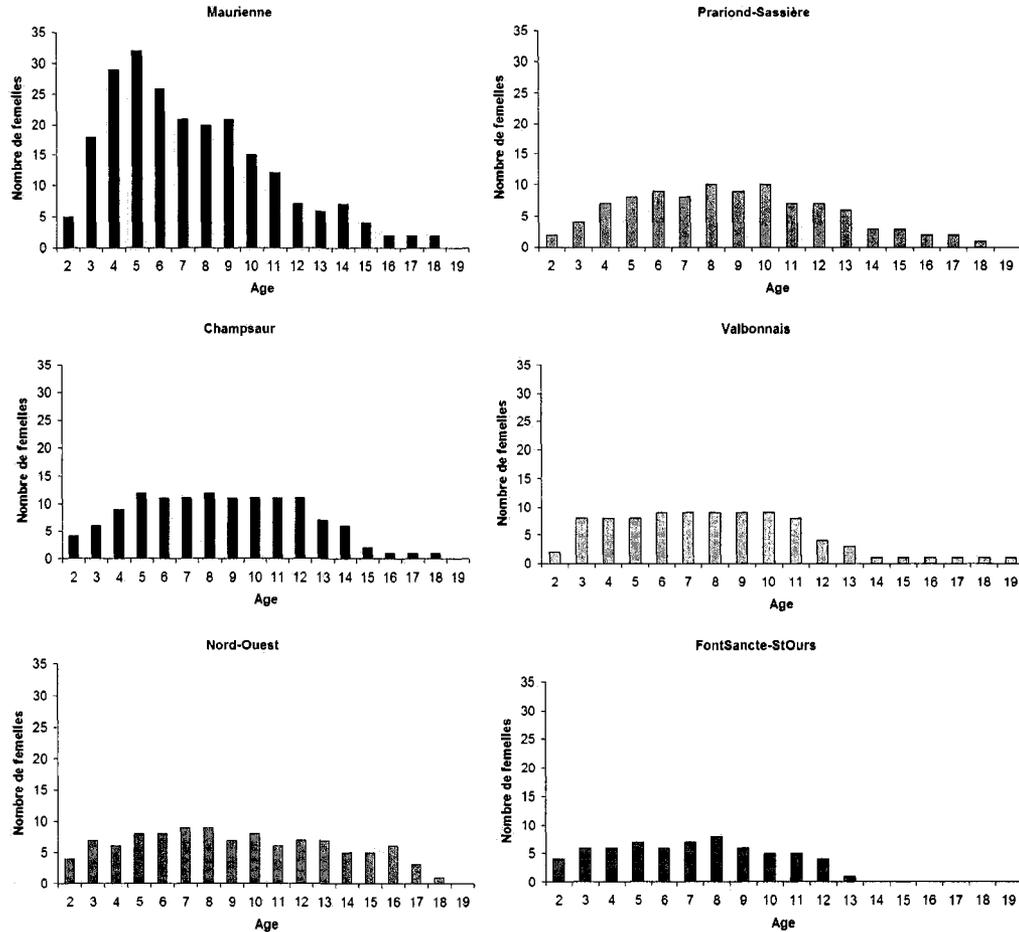


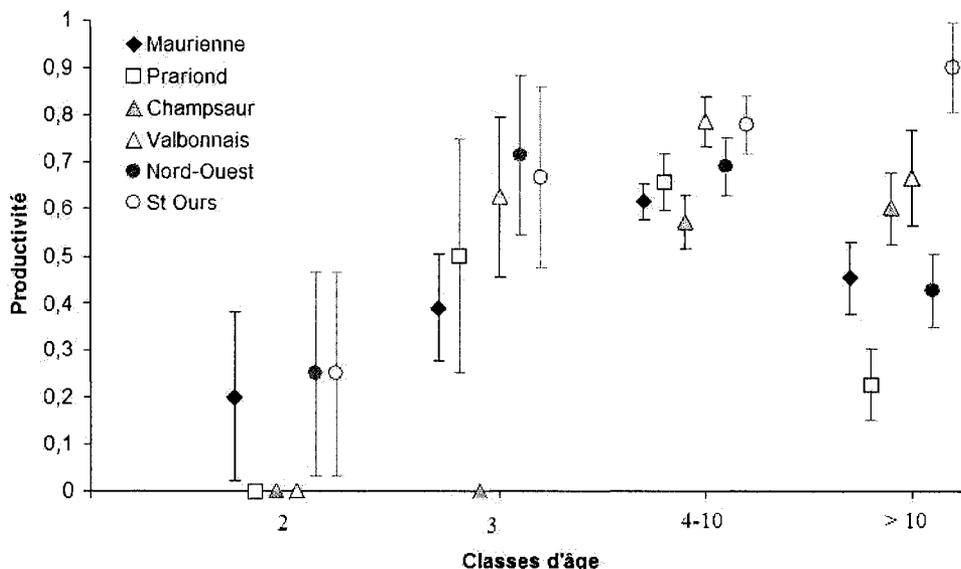
Figure 15 . Histogramme du nombre de femelles de chaque âge dans les différentes populations.

Notons que si nous regardons le modèle en classe d'âge (Figure 16), si dans les populations de Maurienne et du Valbonnais la productivité des femelles de 3 ans et des vieilles femelles est équivalente (en échelle logit, Maurienne : 2 ans :  $-1,858 \pm 1,129$ ,  $p=0,099$  ; 3 ans :  $-0,924 \pm 0,509$ ,  $p=0,069$  ; 4-10 ans :  $0,47 \pm 0,160$ ,  $p=0,003$  ; plus de 10 ans :  $-0,663 \pm 0,349$ ,  $p=0,057$  ; Valbonnais : 2 ans :  $-17,872 \pm 1696,734$ ,  $p=0,992$  ; 3 ans :  $-0,795 \pm 0,794$ ,  $p=0,317$  ; 4-10 ans :  $1,306 \pm 0,313$ ,  $p<0,001$  ; plus de 10 ans :  $-0,613 \pm 0,559$ ,  $p=0,272$ ), il en va

différemment pour la population de Prariond-Sassière où les vieilles femelles de plus de 10 ans ont un taux de productivité beaucoup plus faible (autour de 20%) que dans les autres populations (Figure 16; en échelle logit, Prariond-Sassière : 2 ans :  $-17,21 \pm 1696,734$ ,  $p=0,992$  ; 3 ans :  $-0,644 \pm 1,036$ ,  $p=0,533$  ; 4-10 ans :  $0,664 \pm 0,269$ ,  $p=0,017$  ; 10 ans :  $-1,876 \pm 0,507$ ,  $p<0,001$ ). Toujours en considérant le modèle en classe d'âge, dans la population du Champsaur, les femelles de 4 à 10 ans et les femelles de plus de 10 ans ont le même taux de productivité (en échelle logit, 2 ans :  $-17,853 \pm 1978,090$ ,  $p=0,993$  ; 3 ans :  $-17,853 \pm 1615,103$ ,  $p=0,991$  ; 4-10 ans :  $0,288 \pm 0,230$ ,  $p=0,212$  ; plus de 10 ans :  $0,118 \pm 0,396$ ,  $p=0,766$ ). Dans la population du Nord-Ouest, la productivité est maximale entre 3 et 10 ans puis diminue pour les femelles de plus de 10 ans (en échelle logit, 2 ans :  $-1,903 \pm 1,191$ ,  $p=0,110$  ; 3 ans :  $0,111 \pm 0,886$ ,  $p=0,089$  ; 4-10 ans :  $0,804 \pm 0,292$ ,  $p=0,005$  ; plus de 10 ans :  $-1,106 \pm 0,433$ ,  $p=0,010$ ). Si nous regardons la distribution d'âge des vieilles femelles dans ces 4 populations (Figure 15), nous notons que la taille d'échantillon des femelles de plus de 10 ans nous permet d'avoir une certaine confiance dans les estimations de leur productivité. Enfin dans la population de FontSancte-StOurs même si l'âge n'a pas d'effet significatif, nous observons une tendance pour une augmentation de la productivité avec l'âge de la mère, les femelles de plus de 10 ans ayant le plus fort taux de productivité (en échelle logit, 2 ans :  $-2,351 \pm 1,209$ ,  $p=0,052$  ; 3 ans :  $-0,559 \pm 0,937$ ,  $p=0,550$  ; 4-10 ans :  $1,252 \pm 0,359$ ,  $p<0,001$  ; plus de 10 ans :  $0,944 \pm 1,113$ ,  $p=0,396$ ). Cependant ce dernier résultat est quant à lui à prendre à titre indicatif étant donné la taille d'échantillon des vieilles femelles dans cette population (Figure 15).

L'âge de primiparité des femelles varie selon les populations. Dans les populations du Nord-Ouest, de FontSancte-StOurs et de Maurienne, les femelles se reproduisent dès l'âge de 2 ans alors qu'elles ne se reproduisent qu'à partir de 3 ans dans les populations du Valbonnais et de Prariond-Sassière et pas avant 4 ans pour le Champsaur (Figure 16). Cependant ces résultats sont à prendre à titre indicatif étant donné la faible taille d'échantillon des femelles de 2 ans marquées (Figure 15 ; Nord-Ouest :  $n=4$ , FontSancte-StOurs :  $n=4$ , Maurienne :  $n=5$ , Prariond-Sassière :  $n=2$ , Champsaur :  $n=4$ , Valbonnais :  $n=2$ ). De même ces faibles tailles d'échantillons expliquent les estimations de productivité trouvées pour les femelles de 2 ans de Prariond-Sassière ( $-17,21 \pm 1696,73$ ), du Valbonnais ( $-17,87 \pm 1696,73$ ) et du Champsaur (-

17,83±1978,09). En fait ce paramètre n'est pas estimable et comme la productivité des femelles de 2 ans est de 0, en échelle logit cela donne moins l'infini ( $-\infty$ ).



**Figure 16.** Productivité observée en fonction de l'âge de la mère dans les différentes populations de bouquetins étudiées. Les lignes verticales indiquent les écart-types. Pour les tailles d'échantillon à chaque âge voir figure 15.

### III.2.3.1.2- Âge de la mère et survie des cabris

L'effet de la mère sur la survie des cabris est négligeable puisque la corrélation entre les probabilités de survie des cabris d'une même mère était très faible ( $\alpha=0,008$ ). Les analyses ont donc été conduites avec des GLM.

Tout comme la productivité, la survie du cabri est fonction de l'âge de la mère en interaction avec la population (modèle pop\*classe d'âge :  $\chi^2=13,94$ , ddl=5,  $p=0,02$  ; modèle pop\*âge linéaire :  $\chi^2=14,79$ , ddl=3,  $p=0,002$  ; modèle pop\*âge quadratique :  $\chi^2=18,33$ , ddl=6,  $p=0,01$ ). Si nous regardons les AIC, le meilleur modèle pour décrire la relation entre l'âge de la mère et la survie du cabri entre les différentes populations est le modèle linéaire (Tableau 11).

**Tableau 11.** Sélection des différents modèles utilisés pour tester l'effet de l'âge de la mère en interaction avec la population sur la survie des cabris (SC). Le modèle retenu est indiqué en gras.

<i>Modèle</i>	<i>ddl</i>	<i>AIC</i>
SC~pop*classe âge	12	344,95
<b>SC~pop*âge lin.</b>	<b>8</b>	<b>338,88</b>
SC~pop*âge quad.	12	342,60

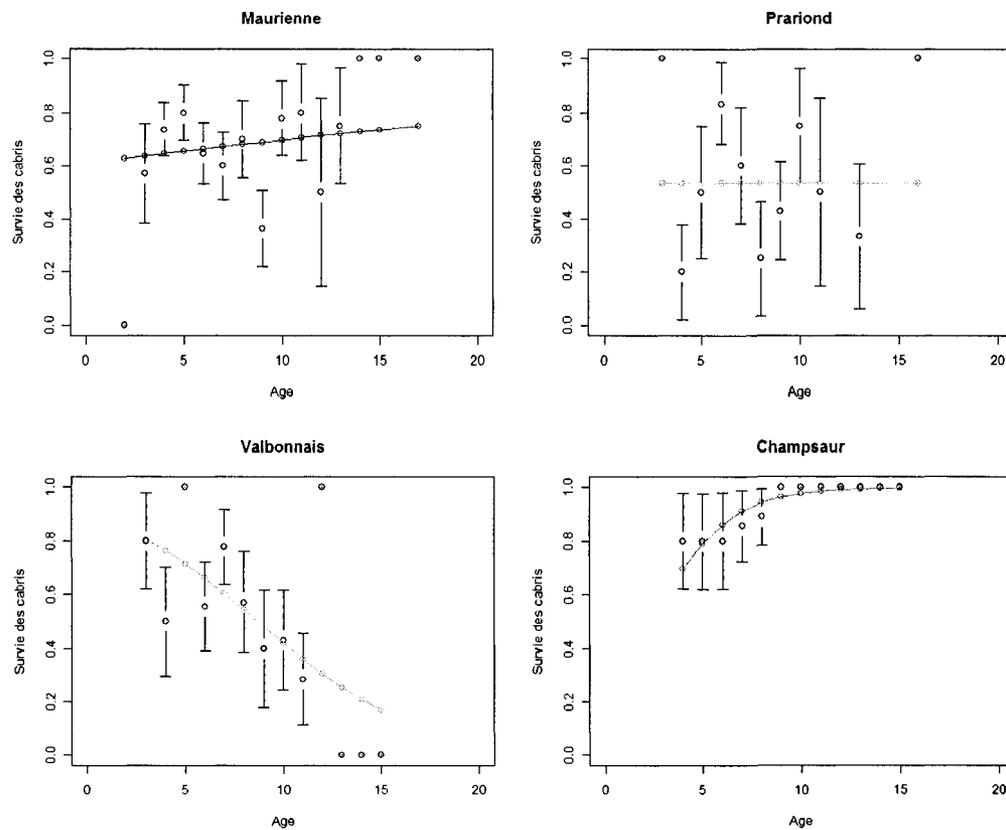
Pour toutes les populations, le meilleur modèle de la relation entre la survie des cabris et l'âge de la mère est le modèle linéaire (Tableau 12).

**Tableau 12.** Sélection des différents modèles utilisés pour tester l'effet de l'âge de la mère sur la survie des cabris dans les différentes populations de bouquetins. Le modèle retenu est indiqué en gras.

<i>Modèle</i>	<i>ddl</i>	<i>Maurienne</i>	<i>Prariond</i>	<i>Champsaur</i>	<i>Valbonnais</i>
SC~classe âge	4	154,78	62,81	35,16	92,20
<b>SC~âge lin.</b>	<b>2</b>	<b>154,21</b>	<b>63,40</b>	<b>33,15</b>	<b>88,11</b>
SC~âge quad.	3	154,77	65,12	33,57	89,14

La survie des cabris varie avec l'âge de la mère dans les populations des Ecrins (modèle linéaire : effet de l'âge,  $\chi^2=8,039$ ,  $ddl=1$ ,  $p=0,005$  dans le Valbonnais et  $\chi^2=6,57$ ,  $ddl=1$ ,  $p=0,010$  dans le Champsaur). Dans la population du Valbonnais la survie du cabri diminue avec l'âge de la mère : 80% des cabris produits par les femelles de 3 ans survivent jusqu'à 9 mois alors que seuls 20% des cabris produits par des femelles de plus de 10 ans survivent jusqu'en mars (Figure 17 ; en échelle logit,  $-0,249\pm 0,094$ ,  $p=0,009$ ). Ce résultat est très différent de ce que l'on observe dans les autres populations de bouquetins. Dans le Champsaur la survie des cabris augmente avec l'âge de leur mère (en échelle logit,  $0,49\pm 0,232$ ,  $p=0,034$ ). Elle est autour de 70% pour les femelles de 4 ans, autour de 89% pour les femelles de 4 à 10 ans et de 100% pour les femelles de plus de 10 ans (Figure 17).

Dans les populations de Prariond-Sassière et de Maurienne l'âge de la mère n'affecte pas la survie des cabris (Figure 17 ; modèle linéaire : effet de l'âge,  $\chi^2=0,34$ ,  $ddl=1$ ,  $p=0,558$  ; en échelle logit,  $0,038\pm 0,066$ ,  $p=0,561$  en Maurienne et  $\chi^2<0,001$ ,  $ddl=1$ ,  $p=0,998$  ;  $0,0002\pm 0,104$ ,  $p=0,998$  à Prariond-Sassière).



**Figure 17.** Variation de la survie des cabris avec l'âge de la mère dans les populations des Parcs de la Vanoise et des Ecrins. Les courbes représentent les prédictions du modèle linéaire ( $SC \sim pop * age$ ) et les points représentent les observations à chaque âge indiqués avec leur écart type. Pour les tailles d'échantillon à chaque âge voir figure 18.

À titre indicatif, à Prariond-Sassière, les deux femelles de 3 ans arrivent à élever 100% des cabris produits jusqu'en mars de l'année suivant leur naissance, contre 50% environ pour les femelles de 4 à 10 ans et de plus de 10 ans. Le patron inverse est observé dans la population de Maurienne où la survie du cabri augmente avec l'âge de la mère, les vieilles femelles arrivant à élever environ 80 % de leurs jeunes jusqu'à l'âge de 9 mois. Notons aussi que pour les populations de Maurienne, de Prariond-Sassière, et du Valbonnais, les estimations après 11 ans d'âge et pour le Champsaur après 12 ans, sont à prendre à titre indicatif étant donné les faibles tailles d'échantillon (Figure 18).

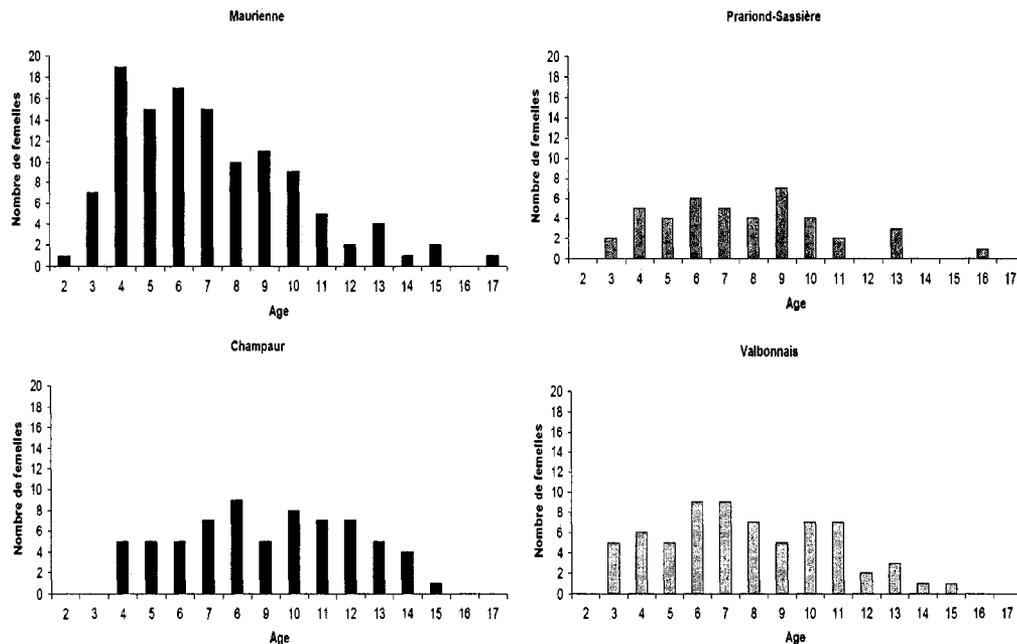


Figure 18 . Histogramme du nombre de femelles de chaque âge dans les différentes populations.

### III.2.3.1.3- Âge de la mère et succès d'élevage

Là encore, étant donné que la corrélation entre les données de succès d'élevage d'une même mère était faible ( $\alpha=0,17$ ), nous avons effectué les analyses qui suivent avec des GLM. L'interaction entre l'âge de la mère et la population sur le succès d'élevage des femelles est significative (pop\*classe âge :  $\chi^2=19,77$ , ddl=9,  $p=0,02$ , pop\*âge linéaire :  $\chi^2=15,97$ , ddl=3,  $p=0,001$ , pop\*âge quadratique :  $\chi^2=23,11$ , ddl=6,  $p<0,001$ ), ce qui indique différents effets de l'âge sur le succès d'élevage des femelles selon la population considérée. Le modèle décrivant une relation quadratique de l'âge en interaction avec la population sur le succès d'élevage des femelles est le meilleur modèle (Tableau 13).

**Tableau 13.** Sélection des différents modèles utilisés pour tester l'effet de l'âge en interaction avec la population sur le succès d'élevage (SE) des femelles. Le modèle retenu est indiqué en gras.

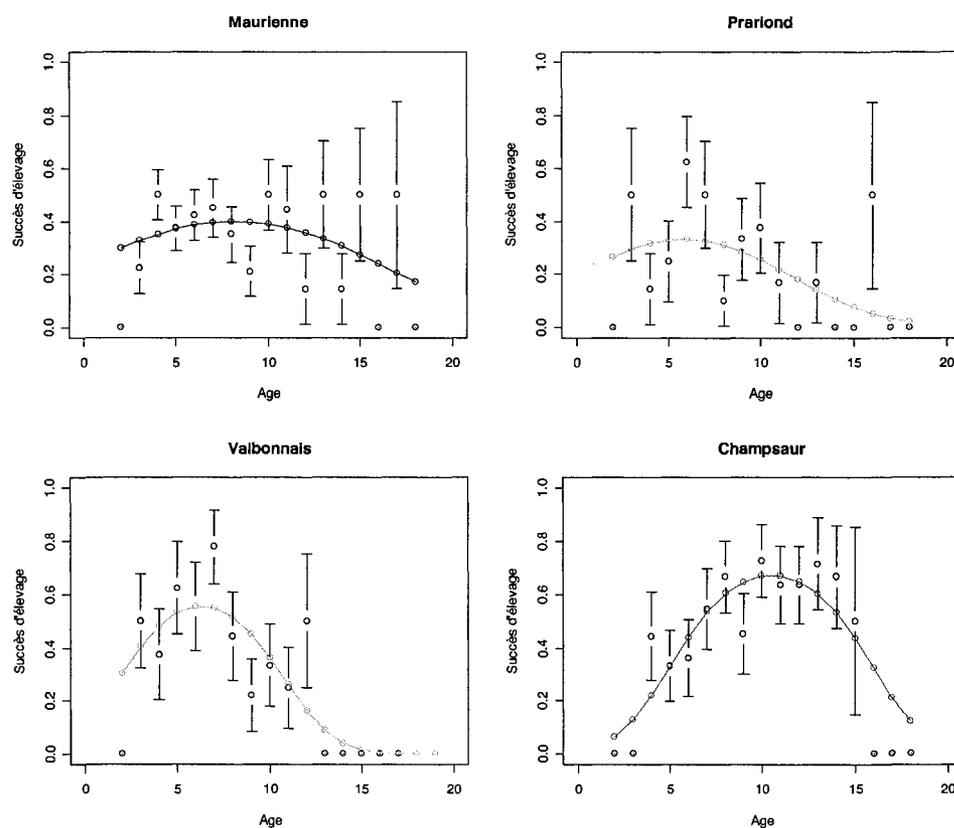
<i>Modèle</i>	<i>ddl</i>	<i>AIC</i>
SE~pop*classe âge	16	683,94
SE~pop*âge lin.	8	690,75
<b>SE~pop*âge quad.</b>	<b>12</b>	<b>678,37</b>

Par population, le meilleur modèle pour décrire la relation entre la survie des cabris et l'âge de la mère est le modèle en classe d'âge pour les populations de la Vanoise et le modèle quadratique pour les populations des Ecrins (Tableau 14).

**Tableau 14.** AIC et sélection des différents modèles utilisés pour tester l'effet de l'âge sur le succès d'élevage des femelles dans les différentes populations de bouquetins. Le modèle retenu est indiqué en gras.

<i>Modèle</i>	<i>ddl</i>	<i>Maurienne</i>	<i>Prariond</i>	<i>Champsaur</i>	<i>Valbonnais</i>
SE~classe âge	4	<b>288,03</b>	<b>103,38</b>	168,57	123,96
SE~âge lin.	2	291,45	104,32	173,09	121,89
SE~âge quad.	3	292,11	104,97	<b>163,40</b>	<b>117,89</b>

Dans les populations du parc des Ecrins, l'âge a un effet quadratique (Valbonnais :  $\chi^2=12,105$ ,  $ddl=2$ ,  $p=0,02$  ; en échelle logit  $-0,057\pm 0,028$ ,  $p=0,042$  ; Champsaur :  $\chi^2=18,65$ ,  $ddl=2$ ,  $p<0,001$ , en échelle logit,  $-0,047\pm 0,015$ ,  $p=0,002$ ). Le succès d'élevage des mères atteint son maximum autour de 6-7 ans dans le Valbonnais (55% environ) et 10-11 ans dans le Champsaur (environ 65%, figure 19). Par la suite, le succès d'élevage diminue avec l'âge de la mère.



**Figure 19.** Variation du succès d'élevage de la mère avec l'âge dans les populations des parcs de la Vanoise et des Ecrins. Les courbes représentent les prédictions du modèle quadratique ( $SE \sim pop * \text{âge}^2$ ) et les points représentent les observations à chaque âge indiqués avec leur écart type. Pour les tailles d'échantillon à chaque âge voir figure 21.

Dans les populations de la Vanoise l'effet quadratique de l'âge de la mère sur le succès d'élevage est peu marqué (Figure 19) et non significatif (effet de l'âge avec le modèle quadratique : Maurienne,  $\chi^2=1,40$ , ddl=2, p=0,50 ; en échelle logit,  $-0,012\pm 0,010$ , p=0,259 ; Prariond-Sassière  $\chi^2=4,50$ , ddl=2, p=0,106 ; en échelle logit,  $-0,022\pm 0,020$ , p=0,281).

Par contre selon le modèle en classe d'âge (Figure 20), l'âge a un effet significatif dans ces populations (Maurienne :  $\chi^2=7,47$ , ddl=3, p=0,058 ; Prariond-Sassière :  $\chi^2=8,09$ , ddl=3, p=0,044). En Maurienne, le succès d'élevage a tendance à augmenter entre les femelles de 3 ans (20% environ) et de 4 à 10 ans (40%) (Figure 20). Cependant les femelles de 4 à 10 ans et de plus de 10 ans semblent avoir un succès d'élevage similaire (Figure 20 ; en échelle logit, 2 ans :  $-16,171\pm 1073,109$ , p=0,988 ; 3 ans :  $-0,858\pm 0,589$ , p=0,146 ; 4-10 ans :  $-0,395\pm 0,162$ , p=0,014 ; plus de 10 ans :  $-0,339\pm 0,387$ , p=0,381). Dans la population de Prariond-Sassière les femelles de 3 ans ont un succès d'élevage approchant de celui des femelles entre 4 et 10 ans (40 % environ) alors que les femelles de plus de 10 ans ont, elles, un succès d'élevage plus faible (environ 10 %) (Figure 20 ; en échelle logit, 2 ans :  $-15,818\pm 1696,734$ , p=0,992 ; 3 ans :  $0,747\pm 1,040$ , p=0,472 ; 4-10 ans :  $-0,747\pm 0,286$ , p=0,009 ; plus de 10 ans :  $-1,450\pm 0,672$ , p=0,031).

En Maurienne 20% des femelles de 2 ans avaient produit un jeune (Voir figure 16, § III.2.3.2.1) mais aucune de ces femelles n'a réussi à élever son cabri jusqu'à l'âge de 9 mois (Figure 20). Pour les trois autres populations, le succès d'élevage nul des femelles de deux ans correspond moins probablement à une mortalité du cabri qu'à une absence de productivité (Voir §III.2.3.2.1 et §III.2.3.2.2).

Le succès d'élevage des femelles âgées de 10 ans et plus démontre une grande variabilité entre les différentes populations étant faible dans les populations de Prariond-Sassière et du Valbonnais (entre 10% et 19%), meilleur (30%) en Maurienne et de 60% dans la Champsaur (Figure 20). Ces résultats se basent sur une bonne taille d'échantillon de femelles entre 10 et 14 ans en Maurienne, à Prariond-Sassière et dans le Champsaur (Figure 21). Dans le Valbonnais cette estimation est surtout basée sur des femelles un peu plus jeunes (entre 10 et 11 ans pour la majorité).

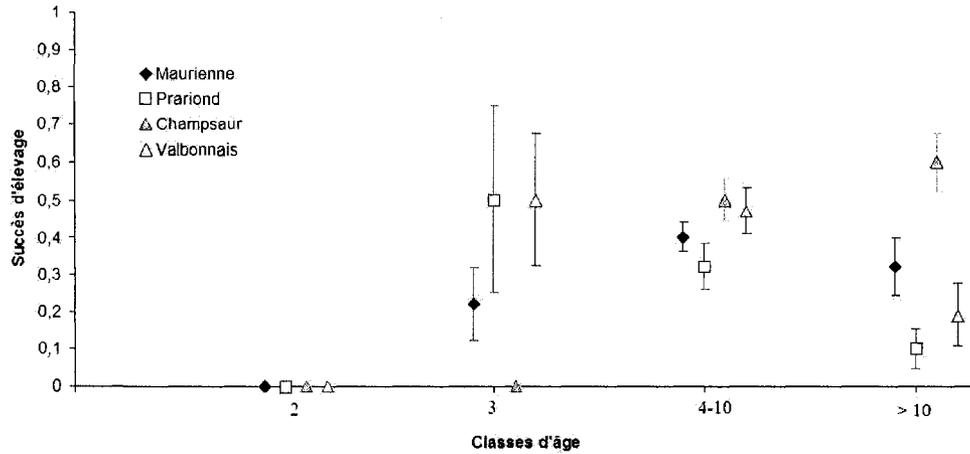


Figure 20. Succès d'élevage moyen en fonction de l'âge de la mère dans 4 des populations de bouquetins étudiées. Les lignes verticales indiquent les écart-types. Pour les tailles d'échantillon, voir figure 21.

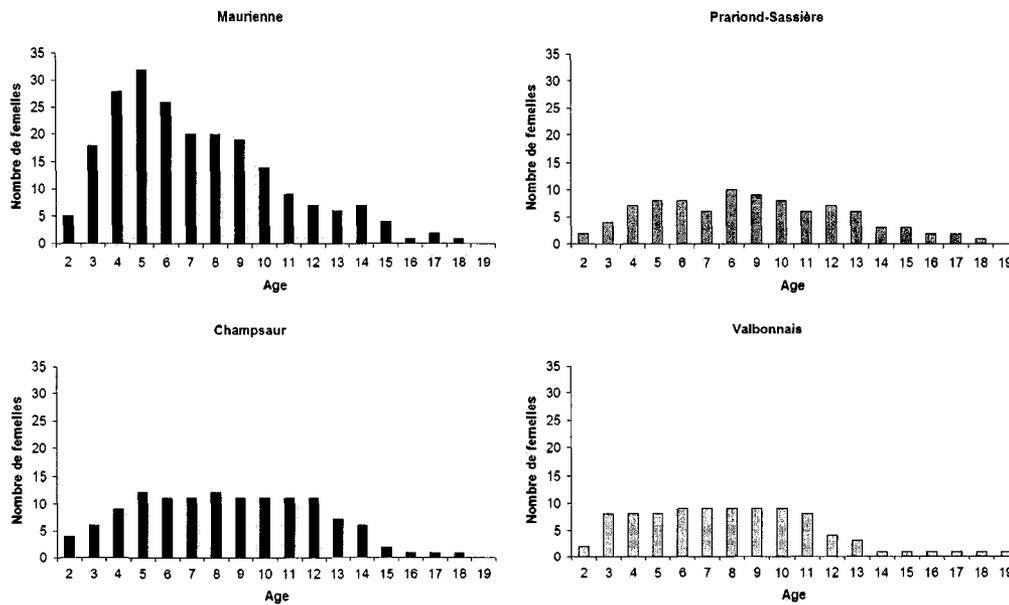


Figure 21. Histogramme du nombre de femelles de chaque âge dans les différentes populations.

### III.2.3.2- Discussion : effets de l'âge

Chez les grands herbivores, la fécondité des jeunes femelles est fortement variable entre et à l'intérieur des populations, celle des femelles 'prime age' est souvent forte et peu variable alors que celle des vieilles femelles est plus faible et plus variable suggérant une sénescence reproductrice (voir Gaillard *et al.* (2000) pour une revue). Pour les populations colonisatrices du Mercantour, l'âge de primiparité est en accord avec nos prédictions : les femelles se reproduisent pour la première fois dès 2 ans. Ce résultat suggère l'absence d'un phénomène de densité dépendance dans ces deux populations pour le moment. Toutefois nous ne nous attendions pas à ce que l'âge de primiparité soit de 2 ans aussi en Maurienne, cependant, cela ne concerne qu'une femelle sur cinq. Tout comme dans nos populations en croissance du Mercantour, dans des populations colonisatrices d'isard et de bouquetin, l'âge de première reproduction était de 2 ans avec 72% des femelles se reproduisant à cet âge chez l'isard et 43% chez le bouquetin (Loison *et al.*, 2002).

Dans les populations de Prariond-Sassière et du Valbonnais, l'âge de primiparité est de 3 ans et il est encore plus retardé dans la population du Champsaur où les femelles ne se reproduisent qu'à partir de 4 ans. Chez les ongulés, il a été montré qu'un seuil de masse corporelle doit être atteint pour que les jeunes femelles se reproduisent (Sadleir, 1987). La variabilité de l'âge de primiparité entre les populations est souvent causée par des différences de nutrition chez les jeunes femelles qui va être fonction de la qualité de l'habitat, de la densité et du climat. Tout comme la proportion de femelles reproductrices, l'âge de primiparité est donc un indicateur des performances démographique d'une population (Loison *et al.*, 2002).

À forte densité, les ongulés de montagne tendent à avoir un âge de primiparité retardé à cause d'une diminution de la condition physique et de ce fait d'une diminution du taux de fécondité (Loison, 1995). C'est ce que nous observons dans les populations de Prariond-Sassière, du Valbonnais et du Champsaur. La population du Champsaur présente depuis le début de notre étude des résultats surprenants, présentant un taux d'accroissement de population en colonisation et des paramètres de reproduction d'une population bien établie. Ces résultats suggèrent peut être un problème au niveau des comptages qui ont permis l'estimation du taux

de multiplication de cette population présentant les caractéristiques reproductives d'une population à faible croissance.

Dans nos populations de bouquetins, entre 2 et 4 ans la productivité des femelles a tendance à augmenter, celle des femelles de 3 ans et 4-10 ans étant similaire, puis, après 10 ans, nous avons mis en évidence une diminution et une grande variabilité de la productivité entre les populations. Ces variations de la productivité avec l'âge sont conformes à ce qui a été rapporté chez d'autres espèces d'ongulés. Chez la chèvre de montagne, la productivité augmente avec l'âge puis diminue à partir de 11 ans (Festa-Bianchet et Côté, 2008). Chez l'isard, la productivité des femelles augmente aussi avec l'âge puis diminue après 11 ans (productivité de 77% à 2 ans, 80% à 3 ans, 96 % entre 4 et 11 ans et 77% après 11 ans) (Loison *et al.*, 2002). Chez le bouquetin de la population colonisatrice de Belledonne, le succès reproducteur des femelles était dépendant de l'âge (productivité de 40% à 2 ans, 78% à 3 ans, 83% entre 4 et 10 ans et 50% à plus de 10 ans) alors qu'il n'avait pas d'effet sur le succès reproducteur des femelles de Maurienne (Toigo *et al.*, 2002), contrairement à ce que nous avons trouvé ici. Si l'on compare les deux populations colonisatrices du Mercantour avec celle de Belledonne, les femelles de 2 ans ont une productivité plus faible dans le Mercantour, qui peut s'expliquer par la faible taille d'échantillon ( $n=4$  dans le Mercantour *vs*  $n=11$  à Belledonne). Entre 3 et 10 ans, le succès reproducteur des femelles est à peu près équivalent bien que légèrement plus bas dans le Mercantour (75% en moyenne contre 80% à Belledonne), et il est similaire pour les femelles de plus de 10 ans à Belledonne et dans le Nord-Ouest mais pas à FontSancte-StOurs où la productivité des femelles de plus de 10 ans augmente et ne semble pas présenter de sénescence reproductive, tout comme dans le Champsaur. En effet dans la population du Champsaur les femelles de plus de 10 ans ont une productivité aussi bonne que celles des femelles de 4 à 10 ans. Chez le chamois, il a aussi été montré qu'après l'âge de 2 ans, 92% des femelles sont reproductrices chaque année sans que le taux de reproduction ne baisse chez les femelles âgées de 11 ans et plus (Loison, 1995). Ainsi vieillir n'entraîne pas inévitablement une diminution des performances reproductrices des femelles. L'augmentation de la productivité avec l'âge dans les populations de FontSancte-StOurs et du Champsaur est peut

être due au fait que parmi les femelles encore en vie après 10 ans une grande proportion sont des femelles de bonne qualité capables de se reproduire chaque année jusqu'à leur mort.

Généralement, chez les mammifères on observe la sénescence reproductive chez les individus âgés (Rose, 1991). Nous l'avons mentionné précédemment, chez la chèvre de montagne la productivité diminue à partir de 9 ans (Côté et Festa-Bianchet, 2001), chez l'isard elle diminue après 11 ans (Loison *et al.*, 2002) et chez le chevreuil à partir de 12 ans (Gaillard *et al.*, 1998b). Chez l'élan un phénomène de sénescence dans la reproduction a été mis en évidence à partir de 12 ans d'âge (Ericsson *et al.*, 2001), et à partir de 13 ans chez le mouflon d'Amérique (Bérubé *et al.*, 1999; Festa-Bianchet et King, 2007). Dans nos populations de bouquetins cette diminution est observée à partir de l'âge de 10 ans.

L'effet de l'âge sur la survie des cabris est très contrasté entre les différentes populations de bouquetins. En Vanoise, la survie des cabris est indépendante de l'âge de la mère. Dans le Valbonnais, la survie des cabris diminue quand l'âge de la mère augmente alors qu'on observe la tendance inverse dans le Champsaur. Notre étude met en évidence trois cas de figure, tous déjà rapportés chez d'autres espèces d'ongulés.

L'augmentation de la survie des cabris avec l'âge de la mère dans la population du Champsaur peut être le reflet de meilleurs soins maternels et donc d'une plus grande expérience des femelles âgées. En effet, la théorie d'histoire de vie prédit que l'effort reproducteur et l'expérience augmentent avec l'âge de la mère (Stearns, 1992). Cette forte survie des cabris alliée à une productivité des femelles identique pour les femelles adultes et sénescentes résulte donc en un succès d'élevage identique des femelles de 4 à 10 ans et des femelles de plus de 10 ans.

Dans le Valbonnais, la diminution de la survie des cabris avec l'âge de la mère reflète un phénomène de sénescence avec une diminution des performances de la mère avec l'âge. Chez l'élan, la mortalité des jeunes augmente aussi avec l'âge de la mère surtout pendant l'été (Ericsson *et al.*, 2001). Cette diminution de la survie des cabris combinée avec la productivité des femelles de Valbonnais font que le recrutement est similaire pour les femelles de 3 ans et de 4 à 10 ans et diminue chez les femelles de plus de 10 ans.

Une absence d'effet de l'âge de la mère sur la survie des cabris a déjà été rapportée chez la chèvre de montagne (Côté et Festa-Bianchet, 2001). Chez le mouflon d'Amérique la survie des cabris augmente avec l'âge de la mère de 2 à 4 ans, cependant, après 4 ans il n'y a plus d'effet de l'âge de la mère sur la survie du cabri (Festa-Bianchet et King, 2007). Ces résultats indiquent qu'une plus grande expérience maternelle n'est pas toujours liée à un meilleur succès reproducteur de même que, tout comme nous l'avons vu pour la productivité des femelles, vieillir n'entraîne pas inévitablement une diminution des performances reproductrices des femelles. Dans la population de Maurienne il n'y a pas de différences de recrutement entre les femelles de 4 et 10 ans et celles de plus de 10 ans. Nous observons l'inverse dans la population de Prariond-Sassière où les femelles de 3 ans et celles de 4 à 10 ans présentent le même succès d'élevage alors que les femelles de 10 ans montrent un faible recrutement. Le succès d'élevage chez les vieilles femelles est donc contrasté suivant les populations et n'est pas une caractéristique propre à l'espèce. Il semble plutôt dépendre du contexte écologique ce qui inclue non seulement les variations climatiques, mais aussi l'historique des populations et des individus qui les composent.

## III.2.4- Influence des conditions environnementales sur les paramètres de reproduction

### III.2.4.1- Résultats

#### *III.2.4.1.1- Conditions environnementales et productivité*

Nous nous sommes donc penchés sur les variations de la productivité en fonction des conditions de l'environnement dans chacune des populations (Tableau 15).

#### H1 : Effet en interaction de la densité et du climat hivernal sur la productivité

L'effet en interaction de la densité et du climat sur la productivité des femelles, n'a pu être testé que sur les populations où nous observions des variations de densité pendant la période d'étude. Le seul effet significatif a été trouvé dans la population de FontSancte-StOurs (Tableau 15 ;  $\chi^2=6,240$ , ddl=1,  $p=0,012$ ). L'interaction entre la densité et le NAO a un effet positif sur la productivité des femelles (en échelle logit, NAO\*densité :  $0,048\pm 0,020$ ,  $p=0,016$ ) ce qui signifie que plus l'hiver est doux, plus la densité est forte, plus la productivité des femelles est forte.

Cependant, la relation semble principalement le fait d'une faible productivité une année de fort NAO et de faible densité. Ce point correspond à l'année de ré-introduction (1995) où parmi les 10 femelles ré-introduites 4 étaient gestantes. Cette faible productivité n'est donc pas le fait de la densité, du climat ou encore de la dynamique de la population. Nous avons donc enlevé cette donnée. En enlevant la productivité l'année de ré-introduction, nous n'avons plus d'effet significatif de l'interaction entre la densité et le NAO (NAO\*densité :  $\chi^2=0,883$ , ddl=1,  $p=0,347$ ). Seul le NAO a un effet proche de la significativité sur la productivité des femelles de FontSancte-StOurs ( $\chi^2=3,347$ , ddl=1,  $p=0,067$ ) avec un effet positif du NAO sur la productivité (en échelle logit  $0,679\pm 0,376$ ,  $p=0,071$ ).

**Tableau 15.** Sélection des différents modèles testant les effets des conditions environnementales sur la productivité des femelles pour les différentes populations étudiées. En gras italique et souligné le modèle retenu. Dans le Champsaur et le Nord-Ouest, comme nous ne disposons pas des données concernant la densité pour toutes les années d'études, les fichiers utilisés pour tester les effets de la densité étaient plus restreints que ceux utilisés pour tester les autres effets de l'environnement. De ce fait les AIC ne sont pas comparables entre eux. Pour ces jeux de données réduits nous avons recalculé le modèle nul (prod~1) et le modèle avec l'âge (prod~âge) et marqué la séparation avec les autres modèles d'un trait en gras. Il en va de même pour le Valbonnais en ce qui concerne les données de neige. Pour toutes les autres populations c'est le même jeu de donnée qui a servi pour tester les différents effets de l'environnement. Dans ces analyses l'âge est une variable discrète (2 ans, 3 ans, 4 à 10 ans et plus de 10 ans).

<i>Modèle</i>	<i>Maurienne</i>	<i>Prariond</i>	<i>Champsaur</i>	<i>Valbonnais</i>	<i>Nord-Ouest</i>	<i>St Ours</i>
prod~densité*neige	-	-	88,75	-	-	-
prod~densité+neige	-	-	87,10	-	-	-
prod~densité*NAO	-	-	88,81	-	139,28	<u>71,65</u>
prod~densité+NAO	-	-	87,24	-	137,28	75,88
prod~densité* âge	-	-	87,46	-	136,25	79,84
prod~densité+âge	-	-	85,52	-	137,45	76,26
prod~densité <sup>2</sup> * âge	-	-	90,07	-	141,78	77,35
prod~densité <sup>2</sup> + âge	-	-	86,57	-	139,25	77,52
prod~densité	-	-	85,75	-	<u>135,49</u>	73,95
prod~densité <sup>2</sup>	-	-	87,38	-	136,76	74,93
prod~âge			84,38		139,94	
prod~1			<u>83,77</u>		<u>141,26</u>	
prod~neige*âge	313,94	-	166,61	93,37	-	-
prod~neige+âge	<u>311,56</u>	-	<u>162,71</u>	90,92	-	-
prod~neige <sup>2</sup> *âge	318,20	-	167,82	95,19	-	-
prod~neige <sup>2</sup> +âge	312,82	-	164,70	91,61	-	-
prod~neige	313,59	-	178,93	92,64	-	-
prod~neige <sup>2</sup>	313,19	-	179,53	94,53	-	-
prod~âge				<u>89,79</u>		
prod~1				<u>90,70</u>		
prod~NAO*âge	316,65	122,25	168,74	<u>105,56</u>	145,50	79,06
prod~NAO+âge	312,94	<u>122,59</u>	166,04	110,13	145,29	76,16
prod~NAO <sup>2</sup> *âge	319,53	124,98	167,32	111,18	148,09	79,79
prod~NAO <sup>2</sup> +âge	314,16	124,16	165,91	110,97	146,04	77,65
prod~NAO	315,45	136,45	177,80	110,98	147,13	76,33
prod~NAO <sup>2</sup>	316,19	137,63	179,20	111,54	147,94	74,74
Prod~âge	313,37	125,21	167,01	108,12	<u>143,44</u>	74,31
Prod~1	316,27	137,86	177,42	109,64	146,52	74,54

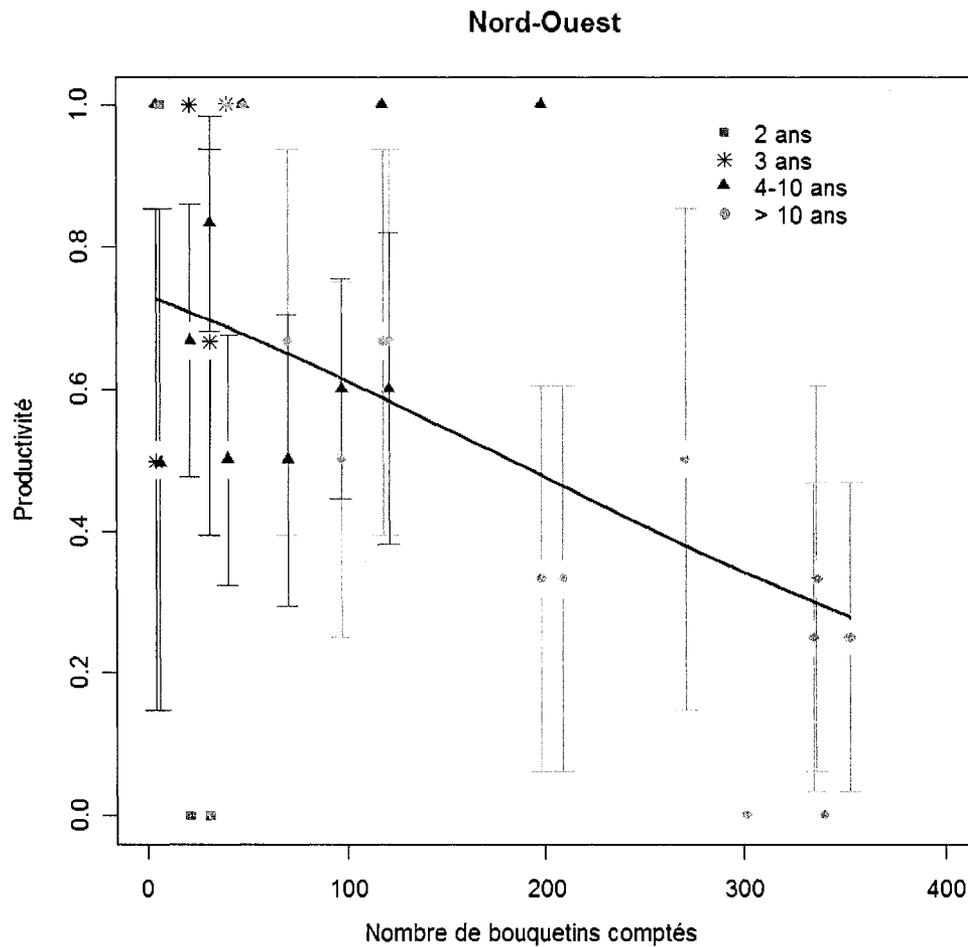
### H2 : Effet des conditions environnementales plus marqué chez les vieilles femelles

Nous avons mis en évidence dans différentes populations un effet des conditions de l'environnement sur la productivité des femelles en fonction de leur l'âge (Tableau 15).

#### Effet de la densité

Dans la population du Nord-Ouest, de façon générale la productivité des femelles diminue de façon significative avec la densité ( $\chi^2=7,773$ , ddl=1,  $p=0,005$  ; en échelle logit,  $-0,005\pm 0,002$ ,  $p=0,007$ , figure 22). Cette diminution de la productivité est associée avec une augmentation de l'âge moyen de l'échantillon de femelles marquées avec la densité, et de ce fait, est principalement due aux femelles de plus de 10 ans. En effet le modèle décrivant une interaction de la densité avec l'âge sur la productivité montrait une interaction proche de la significativité (effet de l'interaction densité\*classe âge :  $\chi^2=7,202$ , ddl=3,  $p=0,066$ ). Cependant si ce modèle décrit bien une diminution de la productivité des femelles de plus de 10 ans avec l'augmentation de la densité, cet effet n'est pas significatif (en échelle logit, densité\*>10 ans :  $-0,010\pm 0,007$ ,  $p=0,148$ ). Il en va de même pour les autres classes d'âge (en échelle logit, densité\*2 ans :  $-2,223\pm 207,8$ ,  $p=0,991$  ; densité\*3 ans :  $4,294e-02\pm 0,065$ ,  $p=0,510$  ; densité\*4-10 ans :  $0,002\pm 0,006$ ,  $p=0,697$ ).

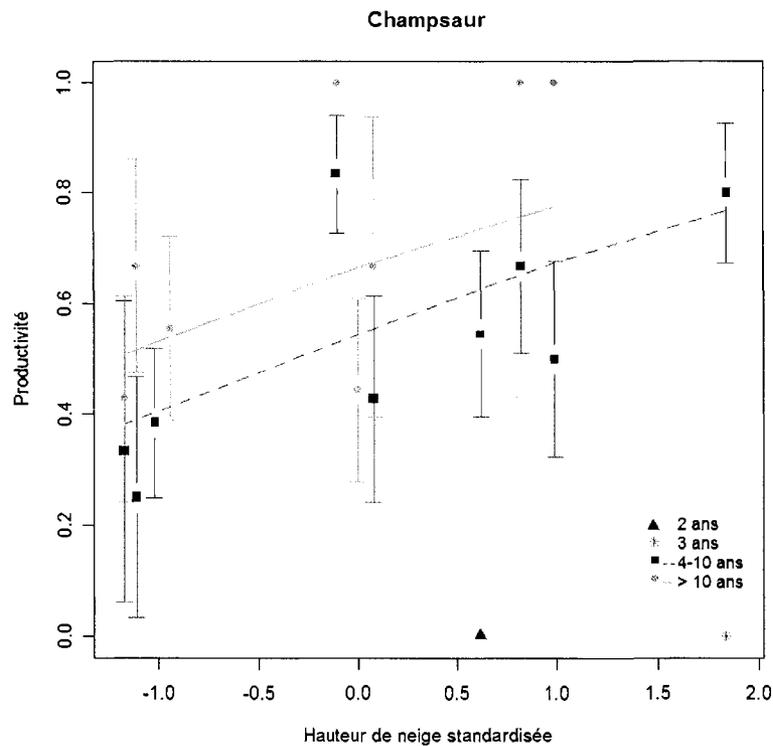
La diminution de la productivité avec l'augmentation de la densité semble donc plutôt le reflet d'un vieillissement des femelles marquées suivies puisque seules des femelles de plus de 10 ans sont présentes à forte densité et, nous l'avons vu précédemment, ces femelles ont une productivité plus faible que les femelles de 4 à 10 ans.



**Figure 22.** Variation de la productivité des femelles en fonction de la densité (nombre de bouquetins comptés) dans la population du Nord-Ouest. La courbe représente les prédictions du modèle linéaire (prod~densité). Les points représentent les observations de la productivité des femelles pour différentes densités. A titre indicatif nous avons indiqué à quelles classes d'âge correspondait chaque observation. Les observations sont indiquées avec leur écart-type.

### Effet de la neige

La productivité des femelles du Champsaur est dépendante de la hauteur moyenne de neige l'hiver précédent les naissances ( $\chi^2=6,299$ ,  $ddl=1$ ,  $p=0,012$ ) avec un effet additif de l'âge ( $\chi^2=16,412$ ,  $ddl=3$ ,  $p=0,001$ ). L'effet de la hauteur de neige l'hiver précédent à un effet positif sur la productivité des femelles (Figure 23 ;  $0,552\pm 0,227$ ,  $p=0,015$ ) avec une productivité des femelles de 4 à 10 ans plus faible que celle des femelles de plus de 10 ans mais de façon non significative (Figure 23 ; 4-10 ans :  $0,173\pm 0,241$ ,  $p=0,4721$  ; plus de 10 ans :  $0,507\pm 0,436$ ,  $p=0,245$ ).

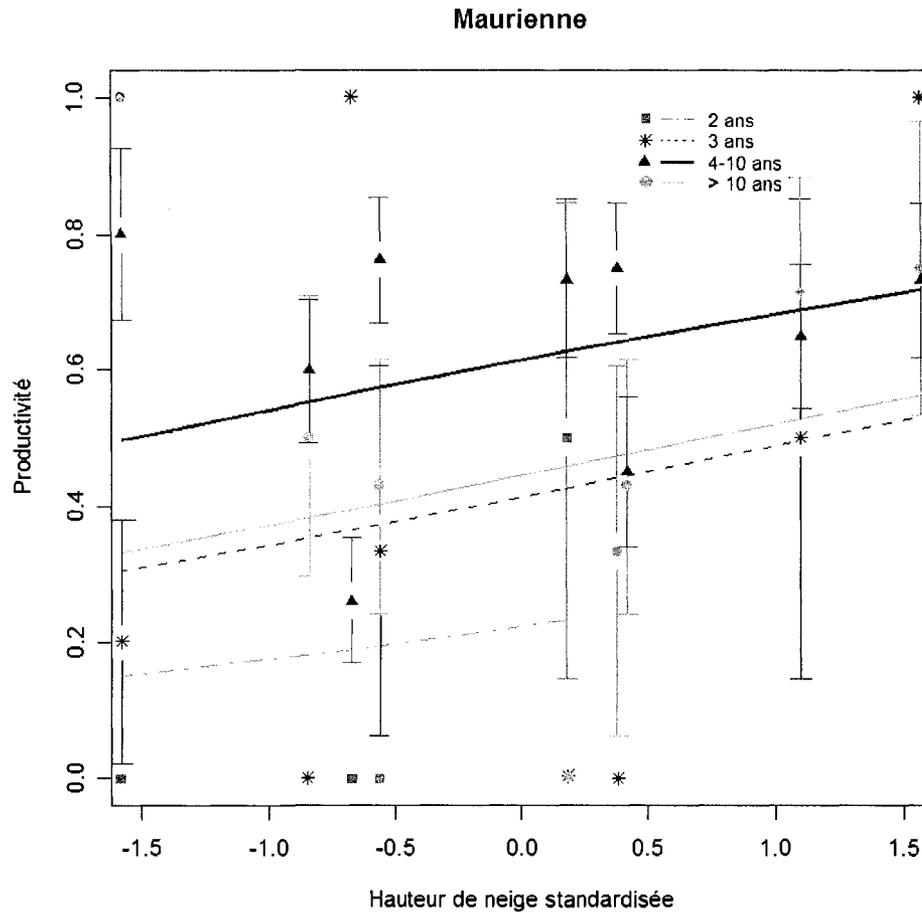


**Figure 23.** Variation de la productivité des femelles en fonction de la hauteur de neige et de leur âge dans la population du Champsaur. Les courbes représentent les prédictions du modèle linéaire additif ( $prod \sim neige + classe\ âge$ ) et les points représentent les observations pour différentes hauteurs de neige et différentes classes d'âge. Les observations sont représentées avec leur écart-type.

Les femelles de la population de Maurienne montrent aussi une productivité influencée par la hauteur moyenne de neige ( $\chi^2=4,60$ , ddl=1,  $p=0,03$ ) avec un effet additif de l'âge ( $\chi^2=11,29$ , ddl=4,  $p=0,02$ ). De façon générale la productivité des femelles augmente légèrement avec la hauteur moyenne de neige (Figure 24 ; en échelle logit,  $0,30\pm 0,15$ ,  $p=0,053$ ). Cependant la productivité des femelles de 2 ans n'est pas différente de 0 (en échelle logit,  $-1,25\pm 1,12$ ,  $p=0,26$ ) et pas différente de celle des femelles de 3 ans et de plus de 10 ans (en échelle logit, femelles de 3 ans :  $-0,35\pm 0,49$ ,  $p=0,48$  ; femelles de plus de 10 ans :  $-0,23\pm 0,31$ ,  $p=0,46$ ). La productivité des femelles entre 4 et 10 ans est plus élevée que celle des femelles des autres classes d'âge (en échelle logit,  $0,47\pm 0,16$ ,  $p=0,004$ ).

La productivité des femelles de 2 ans passe de moins de 20% à faible hauteur de neige à à peine 20 % avec une hauteur de neige moyenne. La productivité des femelles de 3 ans, à peu près équivalente à celle des femelles de plus de 10 ans, passe d'environ 35% à 50% avec l'augmentation de la hauteur moyenne de neige (Figure 24). En ce qui concerne les femelles entre 4 et 10 ans, leur productivité passe de 50% en moyenne à faible hauteur de neige à environ 70% à forte hauteur de neige (Figure 24).

Cependant cette relation entre la neige et la productivité est fortement influencée par la faible productivité en 2003 (une productivité d'un peu plus de 20% une année avec peu de neige). Cette année semble avoir présenté des anomalies dans la reproduction (décalage du pic des naissances à début août, femelles qualifiées de « bonnes femelles » avec un faible succès d'élevage), pas forcément liées à une anomalie climatique mais plutôt à un problème sanitaire (pathologie de reproduction, D. Gauthier, conversation personnelle). Entre 2001 et 2002 la survie des cabris à elle aussi chutée et cela indépendamment de l'âge ou des conditions climatiques pendant l'hiver. L'année 2003 est donc retirée de l'étude sur la productivité car elle est non représentative du comportement réponse de la population, de même que l'année 2002 pour la survie des cabris. Sans l'année 2003, il n'y a plus de relation significative de la productivité avec la hauteur moyenne de neige pendant l'hiver précédent ( $\chi^2=2,015$ , ddl=1,  $p=0,147$ )

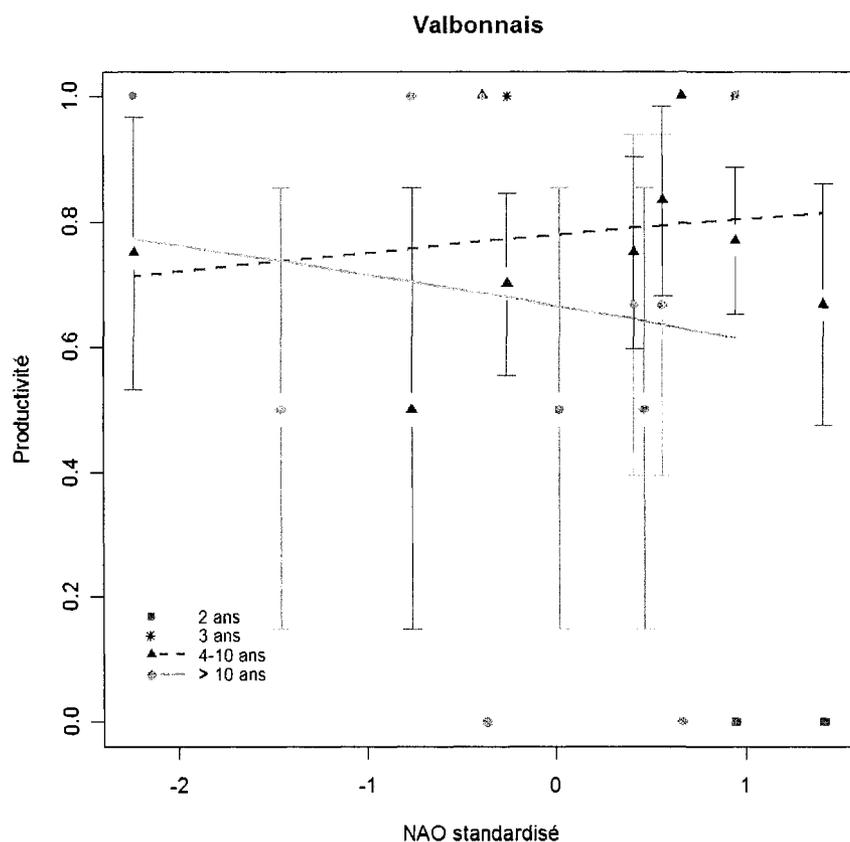


**Figure 24.** Variation de la productivité des femelles en fonction de la hauteur de neige et de leur âge dans la population de Maurienne. Les courbes représentent les prédictions du modèle linéaire additif (prod~neige + classe âge) et les points représentent les observations pour différentes hauteurs de neige et différentes classes d'âge. Les observations sont représentées avec leur écart-type.

#### Effet du NAO

La productivité dans la population du Valbonnais montre une sensibilité au NAO dépendante de l'âge de la mère (NAO\* classe âge :  $\chi^2=10,571$ , ddl=3,  $p=0,014$ ), avec un effet positif non significatif du NAO sur la productivité des femelles de 4 à 10 ans (en échelle logit,

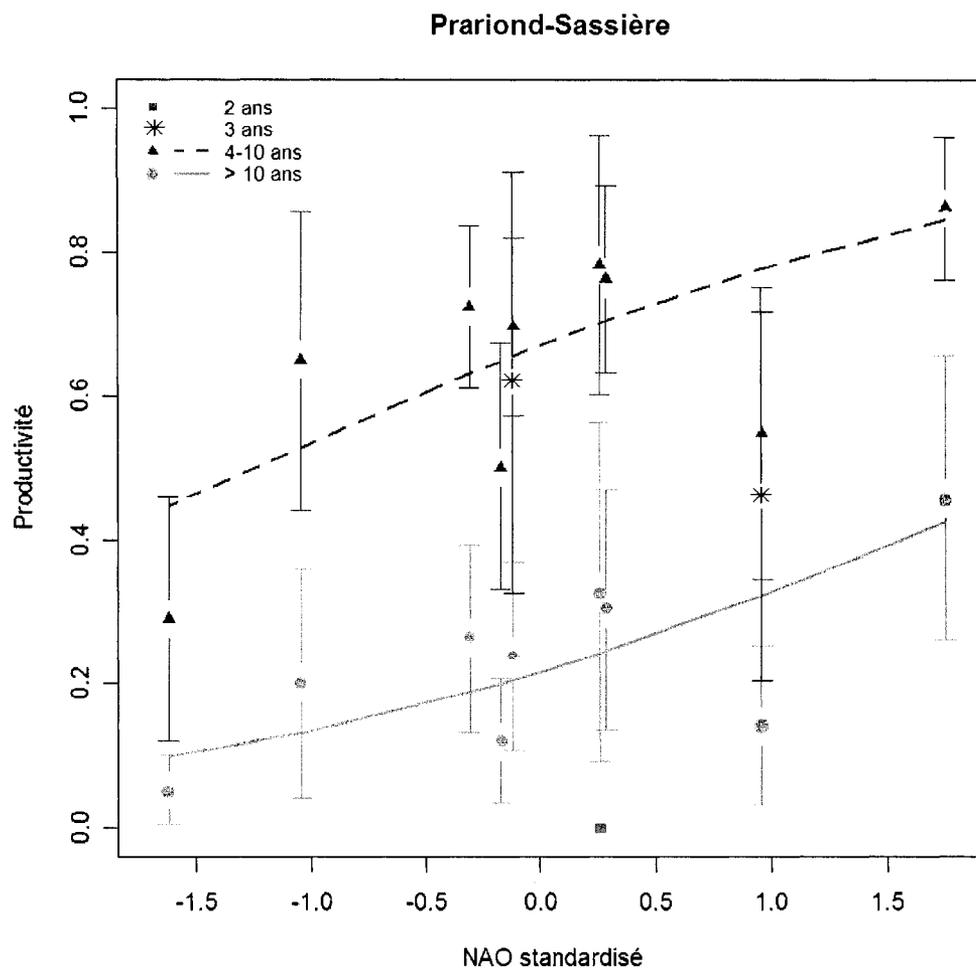
0,156±0,341,  $p=0,647$ ) et un effet négatif là encore non significatif du NAO sur la productivité des femelles de plus de 10 ans (Figure 25 ; en échelle logit,  $-0,393±0,669$ ,  $p=0,557$ ). La relation négative entre le NAO et la productivité des femelles de plus de 10 ans est principalement le fait de la productivité de 100% observée l'année où le NAO est inférieur à -2 (Figure 25). Il s'avère que ce point correspond à une seule femelle de plus de 10 ans ayant réussi à se reproduire cette année là.



**Figure 25.** Variation de la productivité des femelles Bouquetin en fonction des variations du NAO et de leur âge dans la population du Valbonnais. Les courbes représentent les prédictions du modèle prod~NAO\*classe âge et les points représentent les observations de la productivité des femelles de différentes classes d'âge pour différentes valeurs de NAO. Les observations sont représentées avec leur écart-type.

Nous avons aussi mis en évidence un effet de l'âge ( $\chi^2=19,849$ , ddl=3,  $p<0,001$ ) et un effet positif marginalement significatif du NAO ( $\chi^2=3,411$ , ddl=1,  $p=0,065$ ) sur la productivité des femelles à Prariond-Sassière. Cependant l'interaction entre ces deux facteurs n'était pas significative ( $\chi^2=4,349$ , ddl=2,  $p=0,114$ ). Nous observons donc un effet additif de l'âge et du NAO sur la productivité des femelles de Prariond-Sassière.

La productivité des femelles est corrélée positivement au NAO (Figure 26 ; en échelle logit,  $0,565\pm 0,274$ ,  $p=0,04$ ) les femelles produisant donc plus de cabris les années où l'hiver est doux (hautes températures et faibles précipitations) que les années où l'hiver est plus rigoureux. Si l'âge n'a pas d'effet significatif sur la productivité des femelles de 2 ans (en échelle logit,  $-16,71\pm 1696,73$ ,  $p=0,1$ ) et 3 ans ( $-0,393\pm 1,026$ ,  $p=0,701$ ) probablement à cause des petites tailles d'échantillons (respectivement  $n=2$  et  $n=4$ ), les femelles de 4 à 10 ans ont une productivité plus élevée (en échelle logit,  $0,705\pm 0,279$ ,  $p=0,011$ ) que les femelles de plus de 10 ans (en échelle logit,  $-1,289\pm 0,447$ ,  $p=0,004$ ). La productivité des femelles de 4 à 10 ans passe de 45% lorsque l'hiver est rigoureux à un peu plus de 80% lorsque l'hiver est doux, alors que celle des vieilles femelles (plus de 10 ans) passe de 10% les hivers rigoureux à 40 % lors des hivers doux (Figure 26).



**Figure 26.** Variation de la productivité des femelles Bouquetin en fonction des variations du NAO et de leur âge dans la population de Prariond-Sassière. Les courbes représentent les prédictions du modèle linéaire additif ( $prod \sim NAO + classe\ âge$ ) et les points représentent les observations de la productivité des femelles de différentes classes d'âge pour différentes valeurs de NAO. Les observations sont représentées avec leur écart-type.

### III.2.4.1.2- Conditions environnementales et survie des cabris

Nous nous sommes donc ensuite penchés sur les variations de la survie des cabris en fonction des conditions environnementales dans chaque population (Tableau 16).

**Tableau 16.** Sélection des différents modèles testant les effets des conditions environnementales sur la survie des cabris (SC) pour les différentes populations étudiées. En gras italique et souligné le modèle retenu. Dans le Champsaur comme nous ne disposions pas des données concernant la densité pour toutes les années d'études, le fichier utilisé pour tester les effets de la densité était plus restreint que celui utilisé pour tester les autres effets de l'environnement. De ce fait les AIC ne sont pas comparables entre eux. Pour ce jeu de données réduit nous avons recalculé le modèle nul (SC~1) et le modèle avec l'âge (SC~âge) et marqué la séparation avec les autres modèles d'un trait en gras. Pour toutes les autres populations c'est le même jeu de donnée qui a servi pour tester les différents effets de l'environnement. Dans ces analyses l'âge est une variable discrète (2 ans, 3 ans, 4 à 10 ans et plus de 10 ans).

<i>Modèle</i>	<i>Maurienne</i>	<i>Prariond</i>	<i>Champsaur</i>	<i>Valbonnais</i>
SC~densité*neige	-	-	8	-
SC~densité+neige	-	-	6	-
SC~densité*NAO	-	-	8	-
SC~densité+NAO	-	-	6	-
SC~densité*âge	-	-	8	-
SC~densité+âge	-	-	6	-
SC~densité <sup>2</sup> *âge	-	-	12	-
SC~densité <sup>2</sup> +âge	-	-	8	-
SC~densité	-	-	4	-
SC~densité <sup>2</sup>	-	-	6	-
SC~âge	-	-	4	-
SC~1	-	-	<u>2</u>	-
SC~neige*âge	120,33	-	37,97	95,89
SC~neige+âge	120,87	-	35,97	93,66
SC~neige <sup>2</sup> *âge	123,86	-	37,71	98,87
SC~neige <sup>2</sup> +âge	119,52	-	33,71	94,67
SC~neige	118,90	-	38,61	95,30
SC~neige <sup>2</sup>	119,33	-	33,79	96,35
SC~NAO*âge	122,02	63,48	35,54	96,88
SC~NAO+âge	121,05	60,63	<b><u>33,54</u></b>	94,10
SC~NAO <sup>2</sup> *âge	118,21	58,80	38,88	100,12
SC~NAO <sup>2</sup> +âge	118,22	61,00	34,88	95,71
SC~NAO	117,61	<b><u>58,32</u></b>	35,31	96,01
SC~NAO <sup>2</sup>	<b><u>114,56</u></b>	58,69	35,20	97,52
SC~âge	154,78	62,81	35,16	<b><u>92,20</u></b>
SC~1	152,55	61,40	37,72	94,15

### H1 : Effet en interaction de la densité et du climat hivernal sur la survie des cabris

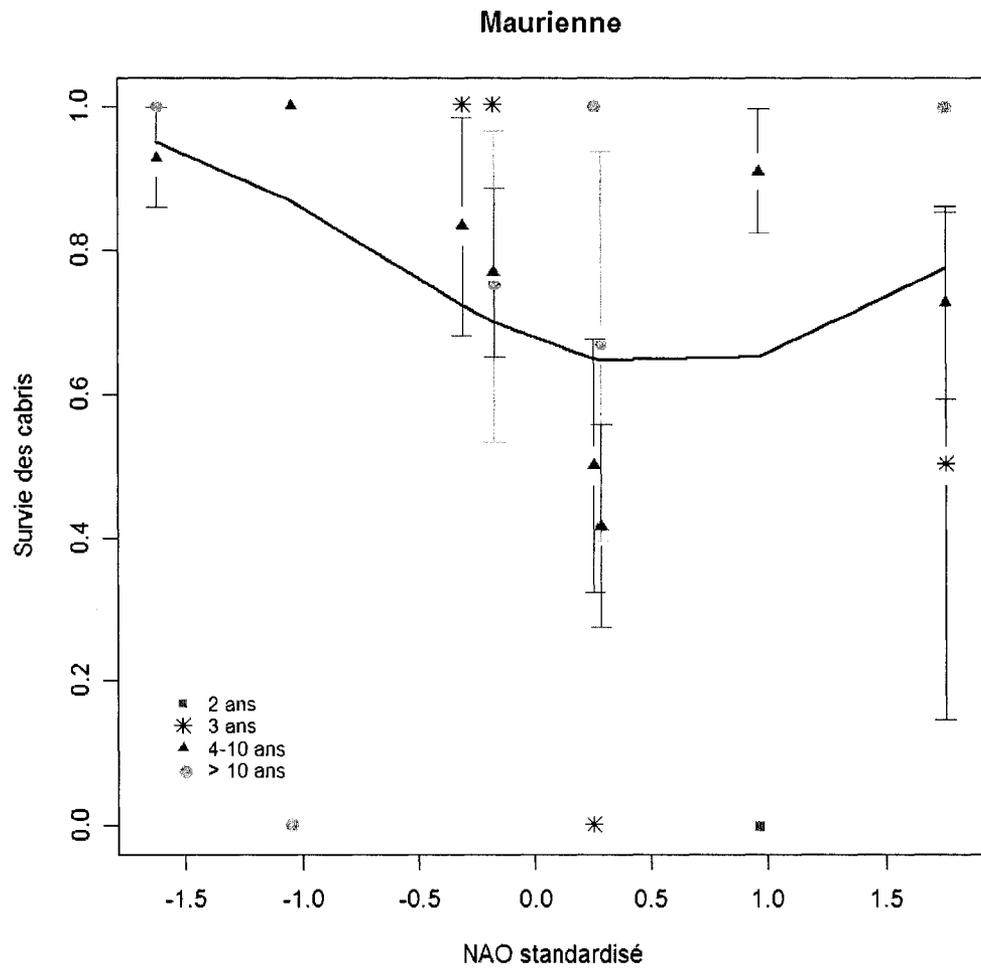
Dans la population du Champsaur nous n'avons pas mis en évidence d'effet de la densité en interaction avec les conditions climatiques sur la survie des cabris (Tableau 16).

### H2 : Effet des conditions environnementales plus marqué chez les vieilles femelles

La densité, en interaction ou non avec l'âge dans la population du Champsaur ne semble pas influencer la survie des cabris (Tableau 16). De même, la neige, en interaction ou non avec l'âge, ne semble pas influencer la survie des cabris dans aucune des populations considérées (Tableau 16). Cependant, nous avons mis en évidence un effet du NAO sur la survie des cabris dans plusieurs des populations.

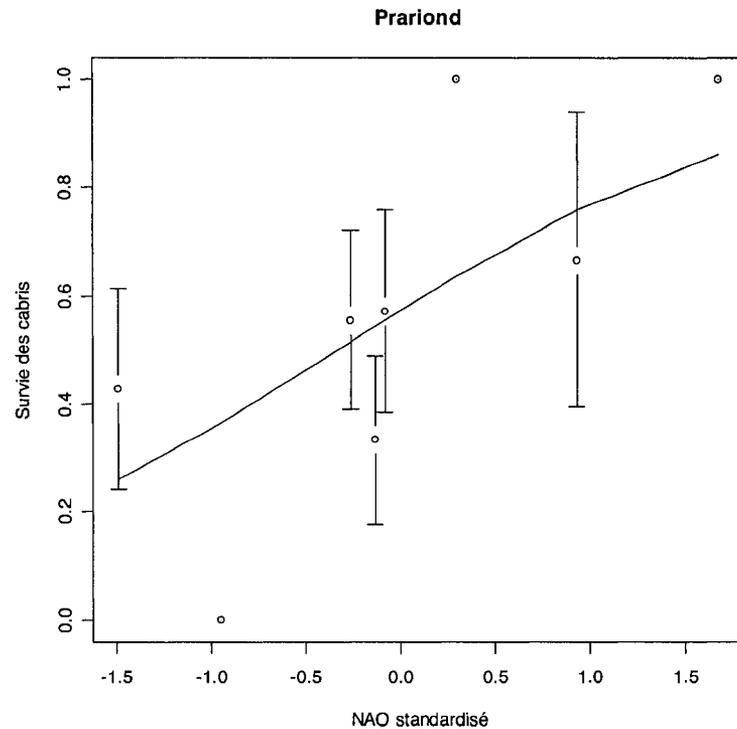
Tout d'abord dans la population de Maurienne nous avons effectivement mis en évidence un effet quadratique du NAO sur la survie des cabris ( $\text{NAO}^2$  :  $\chi^2=5,053$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p=0,025$ ).

Le terme quadratique est positif (en échelle logit,  $0,496 \pm 0,244$ ,  $p=0,042$ ) ce qui signifie que la survie des cabris va d'abord diminuer avec un faible NAO (températures basses et fortes précipitations ; figure 27) pour atteindre un minimum pour des valeurs moyennes de NAO et ensuite augmenter avec des valeurs de NAO plus élevées (températures plus élevées et faibles précipitations). À titre indicatif nous avons représenté à quelle classe d'âge de mère correspondait chaque observation de survie de cabris avec le NAO (Figure 27). La forme quadratique de la relation est principalement due à une survie moyenne des cabris des femelles de 4 à 10 ans pour des années où le NAO était moyen (hiver ni très doux, ni très froid). Les vieilles femelles semblent aussi présenter le même type de réponse mais de façon moins prononcée (Figure 27).



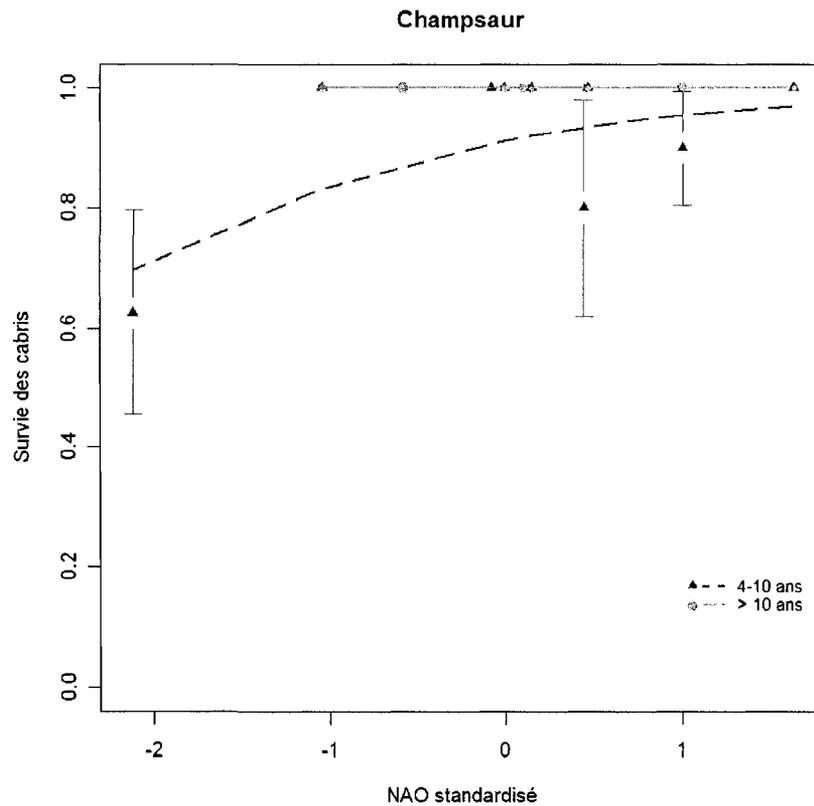
**Figure 27.** Variation de la survie des cabris en fonction du NAO dans la population de Maurienne. La courbe représente les prédictions du modèle SC-NAO<sup>2</sup>. Les points représentent les observations de la survie des cabris pour différentes classes d'âge des mères et pour différentes valeurs de NAO. Les observations sont représentées avec leur écart-type.

À Prariond-Sassière nous avons aussi trouvé que le NAO a un effet positif sur la survie des cabris (NAO :  $\chi^2=5,075$ , ddl=1,  $p=0,024$  ; en échelle logit,  $0,899\pm 0,444$ ,  $p=0,042$ ). Plus l'hiver est doux, meilleure est la survie des cabris à Prariond-Sassière (Figure 28).



**Figure 28.** Variation de la survie des cabris en fonction du NAO dans la population de Prariond-Sassière. La courbe représente les prédictions du modèle SC~NAO. Les points représentent les observations de la survie des cabris pour différentes valeurs de NAO. Les observations sont représentées avec leur écart-type.

Enfin dans le Champsaur aussi la survie des cabris est dépendante du NAO ( $\chi^2=4,405$ , ddl=1,  $p=0,034$ ) mais aussi de l'âge de la mère ( $\chi^2=3,778$ , ddl=1,  $p=0,052$ ). Cet effet est additif car l'interaction entre les deux facteurs n'était pas significative (Figure 29 ; NAO\*classe :  $\chi^2=5,441e-09$ , ddl=1,  $p=1$ ).



**Figure 29.** Variation de la survie des cabris en fonction du NAO et de l'âge de la mère dans la population du Champsaur. Les courbes représentent les prédictions du modèle SC~NAO+classe âge. Les points représentent les observations de la survie des cabris pour des mères de différentes classes d'âge et pour différentes valeurs de NAO. Les observations sont représentées avec leur écart-type.

Le NAO a tendance à avoir un effet positif sur la survie des cabris (Figure 29 ; en échelle logit,  $0,710 \pm 0,391$ ,  $p=0,069$ ). La survie des cabris des femelles de 4-10 passe d'environ 60% quand l'hiver est rigoureux à environ 95% lorsque l'hiver est doux alors que la survie des cabris de femelles de plus de 10 ans reste à 100% quelles que soient les conditions climatiques (figure 29). La survie des cabris des vieilles femelles est plus élevée que celles des femelles de 4 à 10 ans mais cette tendance n'est pas significative (en échelle logit, 4-10 ans :  $2,328 \pm 0,590$ ,  $p < 0,001$  ; plus de 10 ans :  $19,637 \pm 2157,056$ ,  $p=0,992$ ; figure 29).

### III.2.4.1.3- Conditions environnementales et succès d'élevage

Nous nous sommes donc ensuite penchés sur les variations du succès d'élevage des femelles en fonction des conditions environnementales dans chaque population (Tableau 17).

**Tableau 17.** Sélection des différents modèles testant les effets des conditions environnementales sur le succès d'élevage (SE) des femelles pour les différentes populations étudiées. En gras italique et souligné le modèle retenu. Dans le Champsaur comme nous ne disposions pas des données concernant la densité pour toutes les années d'études, le fichier utilisé pour tester les effets de la densité était plus restreint que celui utilisé pour tester les autres effets de l'environnement. De ce fait les AIC ne sont pas comparables entre eux. Pour ce jeu de données réduit nous avons recalculé le modèle nul (SE~1) et le modèle avec l'âge (SE~âge) et marqué la séparation avec les autres modèles d'un trait en gras. Dans ces analyses l'âge est une variable discrète (2 ans, 3 ans, 4 à 10 ans et plus de 10 ans).

<i>Modèle</i>	<i>Maurienne</i>	<i>Prariond</i>	<i>Champsaur</i>	<i>Valbonnais</i>
SE~densité*neige	-	-	89,21	-
SE~densité+neige	-	-	87,22	-
SE~densité*NAO	-	-	88,59	-
SE~densité+NAO	-	-	86,80	-
SE~densité*âge	-	-	87,47	-
SE~densité+âge	-	-	85,53	-
SE~densité <sup>2</sup> *âge	-	-	90,08	-
SE~densité <sup>2</sup> +âge	-	-	86,58	-
SE~densité	-	-	85,76	-
SE~densité <sup>2</sup>	-	-	87,38	-
SE~âge	-	-	84,38	-
SE~1	-	-	<b>83,77</b>	-
SE~neige*âge	223,61	-	171,89	124,50
SE~neige+âge	218,42	-	168,60	125,95
SE~neige <sup>2</sup> *âge	218,82	-	173,45	129,21
SE~neige <sup>2</sup> +âge	219,47	-	170,54	127,86
SE~neige	222,61	-	178,23	127,99
SE~neige <sup>2</sup>	223,68	-	179,61	129,92
SE~NAO*âge	221,45	102,83	173,77	124,10
SE~NAO+âge	218,67	102,65	169,78	125,72
SE~NAO <sup>2</sup> *âge	223,38	106,06	169,08	129,04
SE~NAO <sup>2</sup> +âge	<b>216,05</b>	104,42	168,12	127,71
SE~NAO	222,76	104,67	176,37	127,99
SE~NAO <sup>2</sup>	219,07	106,47	177,61	129,87
SE~âge	288,03	<b>101,58</b>	<b>168,57</b>	<b>123,96</b>
SE~1	289,51	103,71	178,05	125,99

H1 : Effet en interaction de la densité et du climat hivernal sur le succès d'élevage des femelles

Dans la population du Champsaur nous n'avons pas mis en évidence d'effet de la densité en interaction avec les conditions climatiques sur le succès d'élevage des femelles (Tableau 17).

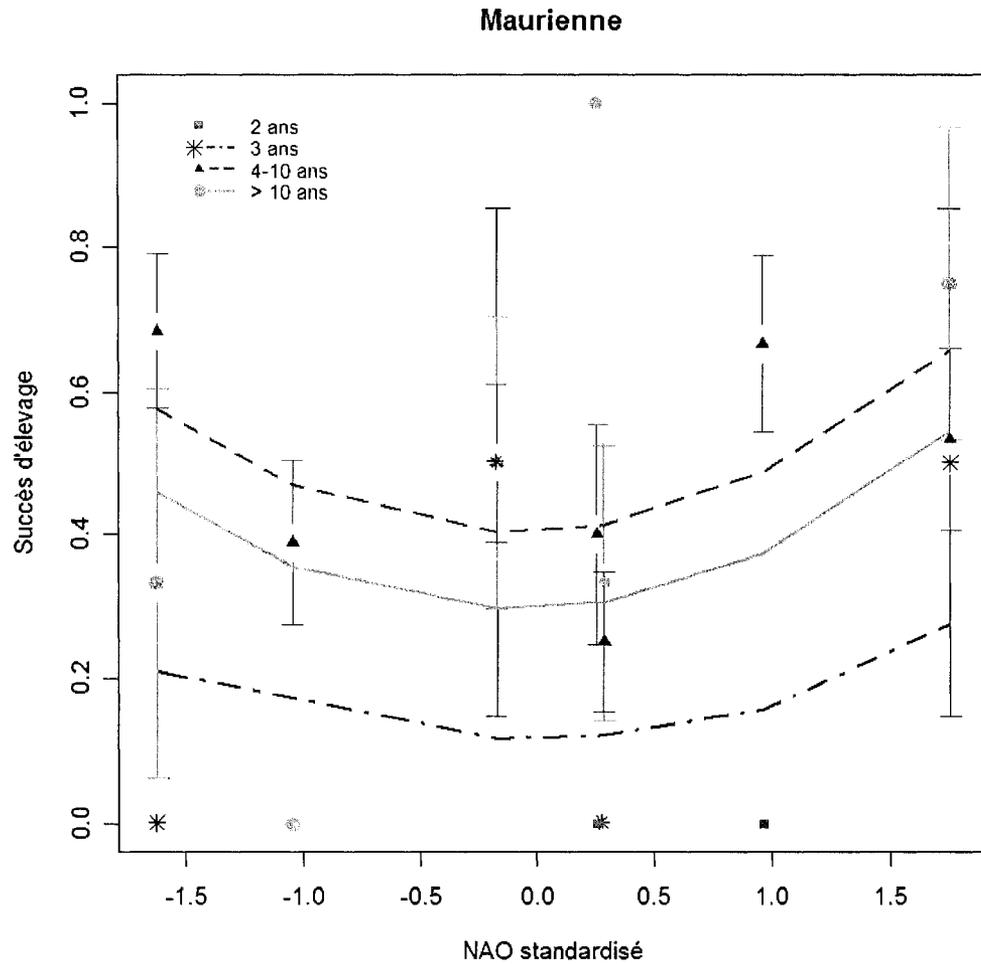
H2 : Effet des conditions environnementales plus marqué chez les vieilles femelles

La densité, en interaction ou non avec l'âge dans la population du Champsaur ne semble pas influencer le succès d'élevage des femelles (Tableau 17).

Dans aucune des populations étudiées le succès d'élevage des femelles ne semble être influencé par la hauteur moyenne de neige pendant l'hiver que l'on prenne en compte ou non l'âge de la mère (Tableau 17).

Les variations du NAO quant à elles semblent avoir un effet sur le succès d'élevage des femelles en Maurienne où nous avons mis en évidence un effet quadratique du NAO (NAO<sup>2</sup> :  $\chi^2=5,687$ , ddl=1, p=0,012) en addition avec la classe d'âge (Tableau 17 ; âge :  $\chi^2=9,024$ , ddl=3, p=0,029) sur le succès d'élevage des femelles.

Le terme quadratique a un effet positif (en échelle logit,  $0,304\pm 0,143$ , p=0,033) ce qui signifie que le succès d'élevage va d'abord diminuer avec l'augmentation du NAO (températures basses et fortes précipitations ; figure 30) pour atteindre un minimum pour des valeurs moyennes de NAO et ensuite augmenter avec des valeurs de NAO plus élevées (températures plus élevées et faibles précipitations). Les femelles de plus de 10 ans et celles de 3 ans ont un succès d'élevage plus faible que les femelles de 4 à 10 ans (Figure 30 ; en échelle logit, 3 ans :  $-2,018\pm 0,797$ , p=0,011 ; 4-10 ans  $-0,392\pm 0,246$ , p=0,111 ; plus de 10 ans  $-0,862\pm 0,436$ , p=0,048).



**Figure 30.** Variation du succès d'élevage des femelles en fonction du NAO dans la population de Maurienne. Les courbes représentent les prédictions du modèle  $SE \sim NAO^2 + \text{classe âge}$  pour les différentes classes d'âge. Les points représentent les observations de la survie des cabris pour différentes classes d'âge des mères et pour différentes valeurs de NAO. Les observations sont représentées avec leur écart-type.

### III.2.4.2- Discussion : impact des fluctuations climatiques et de la densité

De plus en plus d'études chez les ongulés rapportent des effets de la densité et du climat et de leur interaction sur les paramètres qui composent le recrutement (taux de reproduction et survie juvénile) (pour des revues voir Gaillard *et al.*, 1998a, 2000). Contrairement à nos attentes, nous n'avons mis en évidence aucun effet en interaction de la densité et du climat sur la productivité des femelles, la survie des cabris ou encore le succès d'élevage. De même le seul effet de la densité trouvé sur la productivité des femelles de la population du Nord-Ouest est en fait le reflet d'un effet confondant de l'âge car seules des femelles de plus de 10 ans sont présentes à forte densité et nous avons vu précédemment que les vieilles femelles avaient une productivité plus faible que celle des femelles 'prime age'. Ces résultats ne sont pas en accord avec ce qui est montré chez les autres espèces d'ongulés. Chez trois espèces d'ongulé différentes (le cerf, l'antilope Saiga (*Saiga tatarica tatarica*), et le mouton de Soay), Coulson *et al.* (2000) ont montré qu'une forte densité et de faibles températures hivernales ont une influence négative sur les taux de fécondité. De même, il a été mis en évidence chez le mouton de Soay un effet en interaction de la densité et du climat hivernal sur la survie des jeunes (Coulson *et al.*, 2001). Chez le mouflon d'Amérique la densité interagit avec le climat sur la survie néonatale (Portier *et al.*, 1998). Chez le cerf élaphe, l'âge moyen des femelles primipares augmente avec la densité (Bonenfant *et al.*, 2002).

Chez les ongulés de montagne de mauvaises conditions climatiques en hiver vont influencer le recrutement en réduisant les ressources alimentaires (ou leur accès) à cause de la profondeur de neige ou encore en augmentant les coûts de la thermorégulation lors des périodes neigeuses. Nous nous attendions donc à un effet négatif de la hauteur de neige sur les paramètres de reproduction. Nous n'avons pas trouvé d'effet négatif de la neige sur la productivité des femelles, la survie des cabris ou encore sur le succès d'élevage des femelles. Au contraire nous avons mis en évidence un effet positif de la hauteur de neige l'hiver précédent sur la productivité des femelles du Champsaur, probablement à travers un effet positif retardé de la neige sur la phénologie et la qualité de la végétation au printemps (Merrill et Boyce, 1991). Des résultats contrastés sur les effets de la neige et du climat hivernal sur les

paramètres de reproduction ont été rapportés chez d'autres ongulés de montagne. Chez l'isard, la survie des cabris (de début novembre à fin mars) est plus faible durant les hivers où l'enneigement est fort (Crampe *et al.*, 2002). Cependant chez le bouquetin, Girard (2000) avait déjà mis en évidence une absence de sensibilité de la survie des jeunes et de la productivité face aux précipitations neigeuses pendant l'hiver. Ces résultats rejoignent ceux trouvés par Jacobson *et al.* (2004) sur la population de bouquetins du parc du Grand-Paradis. En effet les auteurs s'attendaient à une forte diminution de la survie juvénile à forte densité lorsque l'hiver est rigoureux mais cela ne semble pas être le cas dans cette population. De même chez le mouflon d'Amérique la survie hivernale des jeunes n'est pas influencée par la neige ou par les températures pendant l'hiver (Portier *et al.*, 1998).

Le NAO à travers ses effets sur la végétation et sur les conditions climatiques influence plusieurs aspects de l'histoire de vie et de l'écologie des grand mammifères herbivores (Weladji *et al.*, 2002). Comme attendu pour les populations d'ongulés de montagne, le NAO montre un effet positif sur la productivité des femelles à FontSacnte-StOurs et à Prariond-Sassière, et sur la survie des cabris dans la Champsaur et à Prariond-Sassière. Beniston (1997) a montré qu'en Europe de l'Ouest des valeurs positives du NAO sont reliées à de hautes températures et de faibles précipitations. Ainsi, plus le NAO est fort, plus l'hiver est doux et meilleure est la productivité des femelles et la survie des cabris. Au contraire, plus le NAO est faible, plus l'hiver est rigoureux et plus la productivité des femelles et la survie des cabris diminuent. Chez le mouflon de Soay, Coulson *et al.* (2001) ont montré que la survie des jeunes est plus basse les hivers humides et venteux (correspondant pour cette région à de forte valeur de NAO contrairement à ce qui l'on observe dans la Alpes).

Dans le Valbonnais, la réponse de la productivité des femelles au NAO est différente selon les classes d'âge. Pour les femelles de 4 à 10 ans, nous retrouvons le patron de variation de productivité attendu : une augmentation de la productivité avec des hivers doux. De façon plus surprenante, une relation inverse apparaît pour les vieilles femelles, mais il semble que ce résultat tiennent surtout à la reproduction d'une seule femelle de plus de 10 ans pendant un hiver rigoureux. La population de Maurienne présente elle aussi une réponse au NAO assez étonnante pour la survie des cabris et le succès d'élevage. Nous n'avons mis en évidence aucune condition climatique particulière pour les valeurs moyennes de NAO dans cette

population, qui pourrait expliquer cette diminution de la survie et du succès d'élevage les années où le NAO est moyen. Par contre ces années se suivent et décrivent une diminution progressive de la survie des cabris et de ce fait du succès d'élevage. Cela pourrait être relié à un facteur autre que les conditions climatiques mais nous n'avons pas pu trouver de preuves ou d'informations concernant une autre piste.

## III.2.5- Coût de la reproduction sur la reproduction suivante

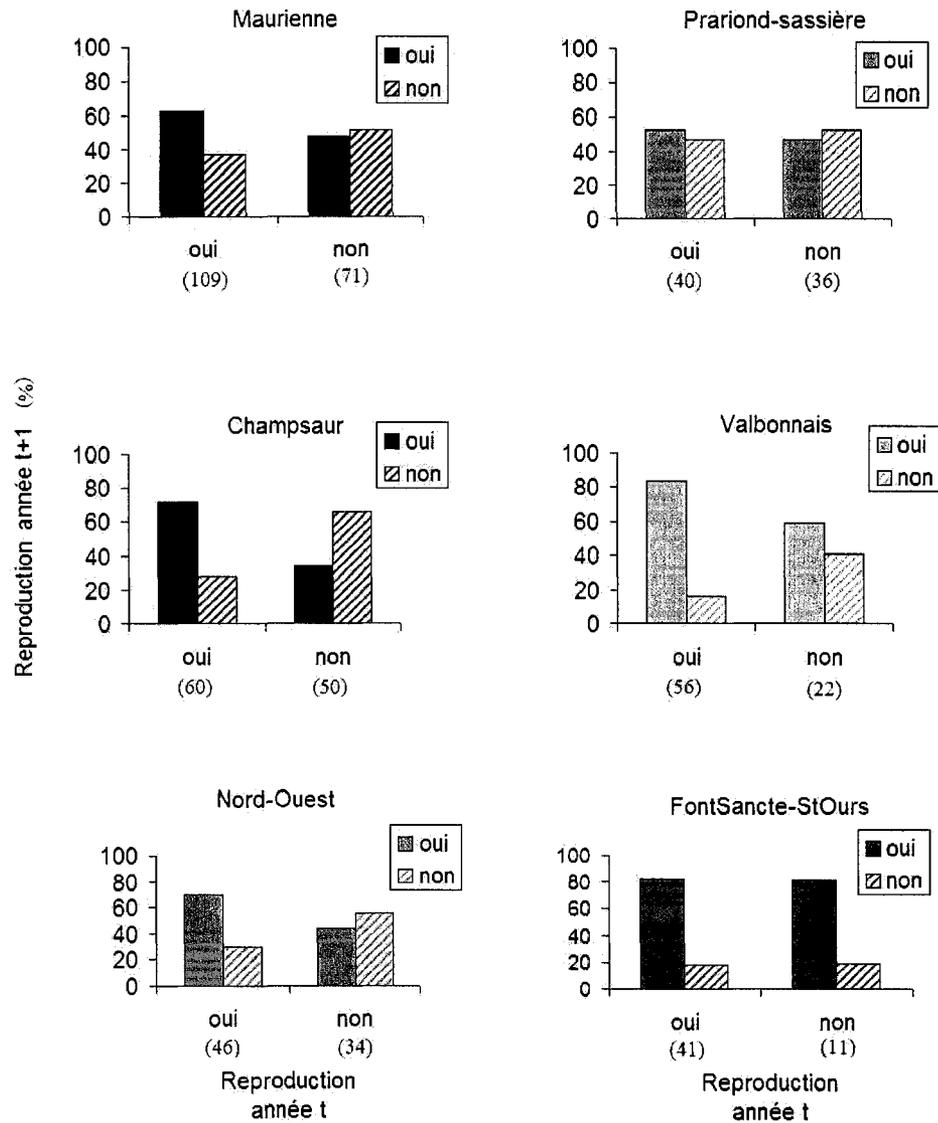
### III.2.5.1- Résultats

Le fait de se reproduire ou non une année a une influence sur la reproduction l'année suivante dans les populations du Nord-Ouest, de Maurienne, du Valbonnais et du Champsaur (Nord-Ouest :  $\chi^2=4,226$ , ddl=1,  $p=0,039$  ; Maurienne :  $\chi^2=3,567$ , ddl=1,  $p=0,058$  ; du Valbonnais  $\chi^2=4,179$ , ddl=1,  $p=0,040$  ; Champsaur :  $\chi^2=14,124$ , ddl=1,  $p<0,001$ ), mais pas dans les populations de FontSancte-StOurs et de Prariond-Sassière (St Ours :  $\chi^2=0,131$ , ddl=1,  $p=0,717$  (mais  $n<5$ ); Prariond :  $\chi^2=0,510$ , ddl=1,  $p=0,475$ ). On parle de coût à la reproduction si l'on observe un excès de couple 01 et 10, c'est-à-dire que si une femelle ne s'est pas reproduite une année donnée, elle a plus de chances de se reproduire l'année suivante et inversement. Or, dans nos populations nous trouvons souvent des excès de couples 11 et 00 (Figure 31).

Dans 5 des 6 populations étudiées, une femelle qui s'est reproduite une année donnée a plus de chances de se reproduire l'année suivante (Figure 31). Dans 4 des 6 populations, une femelle qui ne s'est pas reproduite une année donnée a moins de chances de se reproduire l'année suivante (Figure 31).

Ces résultats reflètent donc plus un effet de la qualité de la mère et non un coût de la reproduction. Une femelle de « bonne » qualité se reproduira deux années de suites, une femelle de mauvaise qualité, elle, se reproduira rarement deux années de suite.

Enfin à FontSancte-StOurs les femelles se démarquent des autres puisque dans cette population la reproduction une année donnée ne semble pas avoir de répercussion sur la reproduction suivante.



**Figure 31.** Proportion de femelles se reproduisant ou non à l'année t+1 (Reproduction l'année t+1) en fonction de la reproduction l'année précédente (oui : un cabri produit, non : pas de cabri). Les tailles d'échantillon des femelles s'étant reproduites ou non l'année t sont indiquées entre parenthèses sous l'axe des abscisses.

### III.2.5.2- Discussion : coût à la reproduction

La reproduction, qui inclut la gestation, la lactation et les soins aux jeunes, s'accompagne d'une augmentation des dépenses énergétiques. Ceci peut avoir des conséquences sur la survie de la mère, sur ses futures chances de reproduction ou encore sur la survie et la reproduction future de sa progéniture si elle dispose d'une quantité finie d'énergie à allouer à différentes fonctions (survie, croissance, reproduction). Le bouquetin est un 'capital breeder' c'est-à-dire qu'il accumule des réserves avant la période de reproduction qu'il utilisera plus tard pour sa reproduction. De ce fait la reproduction actuelle et la reproduction future sont liées par le partage de cette même énergie accumulée (Stearns, 1992). De plus, chez les espèces itéropares telles que le bouquetin des Alpes, les femelles vont devoir faire un compromis entre l'âge de première reproduction et la croissance. En effet plus une femelle se reproduit jeune, plus cela peut avoir une influence sur sa taille corporelle adulte et donc sur le long terme sur ses reproductions futures. Il y a donc plusieurs sortes de coût de la reproduction : les coûts immédiats (par exemple la survie du cabri lors de sa première année de vie, la survie de la femelle pendant et après la gestation ou encore un coût immédiat en terme de croissance), et les coûts futurs (par exemple l'influence sur les reproductions futures de la mère et de sa progéniture, sur la survie sur le long terme des mères)

Nous nous sommes intéressés aux coûts immédiats de la reproduction en nous attachant à regarder si le fait de produire un jeune une année avait une influence sur la production d'un jeune l'année suivante. Nos résultats montrent que l'état reproducteur d'une femelle une année donnée n'est pas indépendant de son état reproducteur de l'année précédente dans les populations du Nord-Ouest, de Maurienne, du Valbonnais et du Champsaur et inversement dans la population de FontSancte-StOurs et de Prariond-Sassière. Cependant un coût à la reproduction implique qu'une femelle qui s'est reproduite une année donnée aura moins de chances de se reproduire l'année suivante et inversement. La non indépendance des états reproducteurs des femelles deux années consécutives dans la majorité de nos populations ne montre pas un coût à la reproduction mais un effet qualité car nous observons qu'une femelle qui s'est reproduite une année donnée a plus de chances de se reproduire l'année suivante

qu'une femelle qui ne s'est pas reproduite et inversement. Nous observons aussi ceci dans la population de Prariond-Sassière.

Il est difficile de mettre en évidence un coût de la reproduction en regardant l'état reproducteur des femelles deux années consécutives car cette méthode ne différencie pas le coût à la reproduction de la qualité phénotypique de la mère. En effet il existe de grandes hétérogénéités entre les individus au sein d'une population (Stearns, 1992). Ainsi les femelles non reproductrices peuvent être des femelles de mauvaise qualité phénotypique (faible masse corporelle par exemple) ce qui va avoir pour conséquence de mauvaises capacités à la reproduction qui ne sont alors pas liées à l'état reproducteur de la femelle l'année précédente. De même, les femelles reproductrices peuvent être des femelles de bonne qualité phénotypique qui présentent des aptitudes à la reproduction, là encore indépendantes de l'état reproducteur l'année précédente.

Le coût à la reproduction pour la femelle va dépendre de son âge, de son poids, de sa condition physique, de sa qualité phénotypique, de son rang hiérarchique, de son histoire reproductive mais aussi des facteurs environnementaux : les coûts augmentant quand les conditions climatiques sont défavorables ou quand la densité augmente (Bérubé *et al.*, 1999 et Festa-Bianchet *et al.*, 1998). Etant donné que dans les populations bien établies la condition physique des femelles est supposée être moins bonne que dans les populations colonisatrices où il y a moins de compétition pour les ressources qui sont abondantes, nous aurions pu nous attendre à un coût de la reproduction dans les populations bien établies et pas dans les populations colonisatrices. Toïgo *et al.* (2002) n'ont pas pu mettre en évidence de coût de la reproduction dans deux populations de bouquetins l'une colonisatrice (Belledonne) l'autre bien établie (Maurienne). Dans la population colonisatrice les auteurs expliquent l'absence de coût par le fait que toutes les femelles de la population seraient de bonne qualité alors que dans la population bien établie le coût pourrait effectivement exister mais ne pas être détectable du fait de la grande variabilité phénotypique des femelles qui agirait comme un facteur confondant. Nous avons effectivement montré que dans la population de Maurienne il existe un effet de la qualité phénotypique des femelles sur la relation entre deux reproductions successives.

Le coût à la reproduction varie clairement avec la qualité phénotypique de la femelle mais aussi avec la densité et avec de mauvaises conditions climatiques. Chez les ‘capital breeder’, le coût à la reproduction augmente avec la densité de la population alors que la condition physique des femelles diminue (Festa-Bianchet *et al.*, 1998). Il existerait une valeur seuil de la condition physique des femelles au delà de laquelle la reproduction n’aurait plus de coût sur la reproduction ultérieure, les femelles ayant assez de ressources pour refaire leurs réserves avant la gestation suivante. Ainsi, seules les femelles en mauvaise condition physique subiraient un coût de la reproduction soit du fait d’une mauvaise qualité phénotypique soit à cause des mauvaises conditions environnementales. Chez le mouton de Soay les effets de la reproduction sur la survie des mères sont plus prononcés chez les femelles avec une faible masse corporelle et sont plus faibles chez les femelles plus lourdes ce qui implique bien un coût à la reproduction suivant la condition physique de la femelle (Clutton-Brock *et al.*, 1996). Dans la population de FontSancte-StOurs, nous n’avons pas mis en évidence la présence d’un coût de la reproduction ni, semble-t-il, d’effet de la qualité phénotypique des femelles. Cependant ceci n’implique pas que la reproduction ne soit pas coûteuse. En effet un coût de la reproduction pourrait intervenir plus tard chez la mère et non pas forcément l’année qui suit immédiatement l’évènement de reproduction considéré (pour des exemples chez le cerf voir Moyes *et al.*, 2006 et Nussey *et al.*, 2006), puisque nous l’avons vu, la reproduction une année donnée et les évènements de reproduction futurs sont liés par le partage de cette même énergie accumulée, le bouquetin étant un ‘capital breeder’.

Nous n’avons pris en compte que le coût de la gestation puisque nous n’avons considéré que les femelles qui produisent un jeune ou non. Chez les ongulés le principal coût énergétique de la gestation a lieu pendant les 1 à 2 derniers mois avant les naissances. Chez le mouton de Soay on observe un plus fort coût à la gestation que chez le cerf chez qui l’on observe un plus fort coût à la lactation (Clutton-Brock *et al.*, 1996). Ceci vient des différences dans la date de reproduction. Chez le mouton de Soay, le principal coût à la gestation a lieu en février-mars lorsque la nourriture est peu abondante et qu’il subit un coût de la thermorégulation alors que la lactation finit vers le mois de mai ce qui laisse tout l’été aux femelles pour améliorer leur condition physique et résulte en une fécondité qui échappe aux effets de la densité (Clutton-

Brock et Coulson, 2002). Au contraire chez le cerf, le coût énergétique de la gestation à lieu en avril-mai lorsque la nourriture est abondante et le climat plus favorable alors que la lactation va se terminer au début de l'hiver, les femelles entrant alors dans la période hivernale sans réserves énergétiques. Le bouquetin avec une mise bas au mois de juin se rapproche plus de la situation du cerf et s'il existe un coût à la reproduction, on s'attendrait peut-être plus à trouver un coût à la lactation plutôt qu'un coût à la gestation. Par la suite il serait intéressant de regarder un coût de la reproduction qui combinerait coût de la gestation, coût de la lactation et coût des soins indirects.

## Résumé

- Nous avons estimé les paramètres de reproduction des femelles (productivité, survie juvénile et succès d'élevage) pour chacune des populations de bouquetins étudiées ainsi que la variation de ces paramètres en fonction de l'âge, de la densité et du climat hivernal.
- Nous avons trouvé une productivité moyenne plus élevée dans les populations de bouquetins colonisatrices du Mercantour que dans celles stables de la Vanoise. Dans le Champsaur, la productivité moyenne est proche de celle trouvée pour les populations stables de notre étude.
- La survie juvénile moyenne, quant à elle, est très variable suivant les populations avec une très forte survie juvénile dans le Champsaur.
- Tout comme chez les autres espèces longévives d'herbivores, nos résultats montrent un effet très structurant de l'âge : la productivité augmente d'abord avec l'âge, puis atteint un plateau chez les adultes, et décline ensuite chez les vieux animaux.
- L'effet de l'âge de la mère sur la survie juvénile des jeunes produits est variable suivant la population considérée.
- Le recrutement chez les vieilles femelles est lui aussi contrasté suivant les populations et semble plutôt dépendre du contexte écologique.
- De façon générale, l'âge de primiparité est de 2 ans dans les populations colonisatrices et de 3 à 4 ans dans les populations stables.
- Nous n'avons pas mis en évidence d'effet de la densité sur les paramètres de reproduction.
- De même les effets des variations climatiques sur les paramètres de reproduction semblent être relativement faibles, suggérant une stratégie conservatrice des femelles de bouquetin.
- Enfin, nous n'avons pas mis en évidence de coût à la reproduction sur la reproduction suivante. Au contraire les femelles qui se reproduisent ont plus de chances de le faire à nouveau, traduisant un effet qualité sur la reproduction des femelles de bouquetin

---

## CHAPITRE 3

# SURVIE ADULTE

---

### Introduction

---

La survie annuelle adulte chez les grands vertébrés constitue un déterminant important à la fois de la dynamique des populations et des stratégies d'histoire de vie. En effet si elle présente une faible variabilité temporelle, elle a aussi une forte élasticité. De ce fait la survie adulte est considérée comme un des paramètres démographiques les plus importants chez les grands herbivores et l'étude des patrons de variation des taux de survie est d'un intérêt fondamental à la fois pour la gestion des populations et pour l'étude de leur évolution.

Le bouquetin des Alpes n'a pas fait l'objet de beaucoup d'études démographiques (Girard, 2000; Jacobson *et al.*, 2004; Sæther *et al.*, 2002; Toïgo, 1998; Toïgo *et al.*, 1997). Cependant il a été suggéré que cette espèce posséderait des patrons de survie qui le différencieraient des autres ongulés.

Tout d'abord, les premiers travaux sur la population du massif de Belledonne (Toïgo *et al.*, 1997), suggèrent qu'il n'y aurait pas de différences entre sexes dans la survie des adultes jusqu'à 10 ans : la survie annuelle des bouquetins mâles et femelles entre 2 et 9 ans est de 90 à 95%. Ce résultat est tout à fait surprenant, étant donné le fort dimorphisme sexuel de taille du bouquetin (65-110kg pour les mâles versus 40-50 kg pour les femelles (Couturier, 1962)), et va à l'encontre de ce que l'on retrouve chez presque toutes les autres espèces d'ongulés qui ont été étudiées. En effet, chez les autres espèces d'ongulés la survie des mâles est

typiquement plus faible et plus variable que celle des femelles (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Gaillard *et al.*, 1993; Jorgenson *et al.*, 1997; Owen-Smith, 1993). Le bouquetin semble donc être une exception à cette règle.

De ce fait, la faiblesse des causes extrinsèques de mortalité comme la prédation et la chasse, et la forte survie des adultes 'prime-age' à Belledonne (Toïgo *et al.*, 1997) laissent penser que chez le bouquetin une proportion substantielle d'adultes atteint la sénescence. Donc contrairement aux autres espèces où les vieux individus sont peu nombreux, chez le bouquetin les individus sénescents pourraient être une classe d'âge importante pour la dynamique des populations. La forte survie des bouquetins adultes des deux sexes nous donne donc l'opportunité de tester différentes théories sur le lien entre le dimorphisme sexuel et la survie mais aussi de quantifier les effets des différences en survie chez les individus âgés sur la dynamique des populations.

Jacobson *et al.* (2004) et Saether *et al.* (2002) ont montré que les changements d'effectifs des populations de bouquetins sont affectés par le climat hivernal et par la densité. Cependant, contrairement aux autres ongulés où la survie juvénile varie fortement face aux facteurs limitants (Gaillard *et al.*, 1998a), Jacobson *et al.* (2004) ont observé de faibles variations du recrutement face aux variations du climat et de la densité dans la population de bouquetins du parc du Grand Paradis, sur laquelle nous avons nous même travaillé. Jacobson *et al.* (2004) ont émis l'hypothèse, encore jamais testée, que l'accumulation de neige pourrait avoir un effet négatif sur la survie des individus sénescents (> 10-12 ans). Ces résultats alliés au fait qu'il pourrait-y avoir beaucoup d'individus âgés dans les populations de bouquetins, renforcent l'hypothèse d'un rôle prépondérant joué par les vieux individus dans la dynamique de ces populations.

Toutefois cette spéculation du faible effet des facteurs limitants sur le recrutement est basée sur une mesure de recrutement très peu précise, jugée peu fiable par Bonenfant *et al.* (2005) : le rapport du nombre de jeunes sur le nombre de femelles. En effet cette mesure est un ratio de deux composants, qui peuvent tous les deux varier. En utilisant cette mesure pour estimer le recrutement, on suppose donc que le nombre de femelles ne change pas. Cependant une variation du rapport du nombre de jeunes sur le nombre de femelles peut être le fait soit de la mortalité des juvéniles, soit d'un changement dans le nombre de femelles dû à la mortalité des

femelles ou à la proportion de femelles de 1 an qui sont nullipares. C'est pourquoi, Bonenfant *et al.* (2005) conseillent l'utilisation d'estimations précises, à partir d'individus marqués, de la survie et du taux de femelles gestantes, ce que nous allons pouvoir faire dans ce chapitre en ce qui concerne la survie.

Dans cette partie nous allons donc nous intéresser aux patrons de survie du bouquetin et à leurs éventuelles variations. Nous avons tout d'abord élargi les résultats de Toïgo *et al.* (1997) précédemment trouvés dans la population de Belledonne avec un plus grand nombre de données puisque nous avons pu rajouter 8 années de suivi et ainsi tester les effets de la densité sur les patrons de survie adulte (Toïgo *et al.*, 2007). Notre deuxième objectif est de voir si les résultats trouvés dans la population du Belledonne peuvent être généralisés à d'autres populations de bouquetins ou s'ils s'avèrent être spécifiques à cette population. Notre troisième objectif est de tester l'hypothèse soulevée par Jacobson *et al.* (2004) d'un effet de l'accumulation de neige sur la survie des individus sénescents.

Pour cela nous avons effectué une analyse comparative des patrons de survie de plusieurs populations de bouquetins des Alpes en nous intéressant tout d'abord aux effets du sexe et de l'âge sur ces patrons de survie pour ensuite nous pencher sur les effets du climat hivernal.

### III. 3.1- Méthode

---

#### III.3.1.1- Les données

A partir du suivi par les agents de terrain des individus marqués nous avons des données de Capture Marquage Recapture (CMR) (Lebreton *et al.*, 1992), appelées histoires de captures. Ces histoires de captures sont établies à partir de la ré-observation des individus marqués de la fin de l'hiver à la fin de l'été. La mortalité est supposée négligeable pendant cette période (la période critique pour la survie étant l'hiver pour les ongulés de montagne), et nous supposons que pendant cette étude il n'y a pas eu de perte de marques.

L'histoire de recapture d'un individu commence l'année où il a été marqué, et se traduit par une série de 0 (pour les années où l'animal n'a pas été vu) et de 1 (pour les années où l'animal a été vu), l'année de marquage étant exprimée par un 1 (Lebreton *et al.*, 1992). Les données pour les analyses de survie sont donc présentées sous la forme d'histoires de capture. Les études de survie nécessitent des données issues de suivis à long terme d'individus marqués, ce dont nous disposons pour les individus de ces populations (Tableau 18). Pour certaines populations, le marquage des individus est continu ce qui signifie que de nouveaux individus continuent d'être marqués dans ces populations. Dans les autres populations, seuls les individus ré-introduits sont marqués.

**Tableau 18.** Taille d'échantillon, durée des suivis et âge de première capture pour chacune des populations étudiées.

<i>Populations</i>	<i>Sexe</i>	<i>Période de suivis</i>	<i>Nombre</i>	<i>Age de 1ère capture</i>	
				Min	Max
<b>Vanoise</b>					
Marquage continu					
<i>Maurienne</i>	Mâles	1981- 2004	48	1 an	12 ans
	Femelles	1981- 2004	67	0 ans	17 ans
<i>Prariond</i>	Mâles	1987- 2004	65	1 an	14 ans
	Femelles	1987- 2004	28	0 ans	12 ans
<b>Grand Paradis</b>					
Marquage continu					
<i>Lévionaz</i>	Mâles	1999- 2006	83	2 ans	15 ans
	Femelles	2000- 2006	36	2 ans	14 ans
<i>PNGP</i>	Mâles	1986-2006	169	2 ans	15 ans
	Femelles	1986- 2006	32	1 an	16 ans
<b>Ecrins</b>					
<i>Valbonnais</i>	Mâles	1989- 2005	24	1 an	12 ans
	Femelles	1989- 2005	15	1 an	8 ans
<i>Champsaur</i>	Mâles	1994- 2005	14	1an	10 ans
	Femelles	1994- 2005	16	2 ans	8 ans
<b>Mercantour</b>					
<i>Nord Ouest</i>	Mâles	1987- 2005	22	1 an	7 ans
	Femelles	1987- 2005	27	1 an	12 ans
<i>St Ours</i>	Mâles	1995- 2005	17	1 an	6 ans
	Femelles	1995- 2005	11	1 an	10 ans
<b>Belledonne</b>					
Marquage continu					
<i>Sept Laux</i>	Mâles	1983- 2004	215	1an	12 ans
	Femelles	1983- 2004	117	1 an	13 ans

### III.3.1.2- Méthode d'analyse et sélection des modèles

Les méthodes de CMR (Lebreton *et al.*, 1992) sont basées sur la recapture (visuelle ou physique) d'individus marqués au cours du temps. Cette méthode estime de façon probabiliste non seulement la survie mais aussi la probabilité de recapture : elle admet qu'un individu ne soit pas observé, ni recapturé alors qu'il est vivant. Ainsi la probabilité de revoir ou recapturer un individu intervient au même titre que la survie pour expliquer l'observation ou non d'un individu marqué (Nichols, 1992).

Les méthodes de CMR permettent donc d'obtenir des estimations au maximum de vraisemblance de la survie ( $\Phi$ ) et de la probabilité de recapture ( $P$ ) et cela au moyen d'un modèle probabiliste.

Nos données de CMR seront analysées avec le logiciel M-SURGE<sup>2</sup> (Choquet *et al.*, 2004) qui, par l'analyse des histoires de recapture, peut tester divers modèles de survie et de probabilité de recapture et notamment l'effet de l'année et de l'âge (dont l'effet peut-être comparé selon qu'on le considère comme une variable continue, en classe d'âge, ou suivant le modèle de Gompertz) et d'autres variables externes, comme la densité et l'accumulation de neige, sur ces paramètres. Les probabilités de survie estimées vont correspondre à une survie annuelle. Le fort dimorphisme sexuel de taille chez le bouquetin laisse supposer des survies différentes pour les mâles et les femelles. Leurs données de CMR seront donc analysées séparément par sexe, comme il a été fait dans plusieurs études récentes d'ongulés dimorphiques (Loison *et al.*, 1999a).

Nous avons tout d'abord testé l'ajustement des données des mâles et des femelles au modèle de Cormack-Jolly-Seber (C.J.S. ; modèle où les probabilités de survie et de recapture sont dépendantes du temps :  $\Phi_t P_t$ ) avec le logiciel U-CARE (Choquet *et al.*, 2003). Si le modèle s'ajuste à nos données il sert alors de point de départ pour tester les autres modèles. En effet si ce modèle est ajusté alors un modèle emboîté plus compliqué l'est aussi de même qu'un modèle emboîté plus simple si l'effet de la variable retirée n'est pas significatif.

<sup>2</sup> <ftp://ftp.cefe.cnrs-mop.fr/biom/Soft-CR/>

A partir du modèle CJS nous avons ensuite testé l'effet du temps sur la probabilité de recapture et de survie. Par la suite en partant du modèle le plus approprié nous avons ajusté une série de modèles avec différents effets de l'âge sur la survie :

- $\Phi_a$  : modèle âge dépendant avec une estimation de la survie à chaque âge,
- $\Phi_c$  : modèle à 4 classes d'âge (Gaillard *et al.*, 2004) avec les juvéniles (de 1 à 2 ans), les adultes 'prime-age' (2 à 8 ans), les vieux adultes (de 8 à 13 ans) et les sénescents (13 ans et plus),
- $\Phi_{a\text{ lin}}$  : modèle linéaire où la survie est une fonction linéaire de l'âge avec un lien logistique ( $\text{logit}(\Phi)=a+bx$ ),
- $\Phi_{a\text{ quad}}$  : modèle quadratique où la survie est une fonction quadratique de l'âge avec un lien logistique ( $\text{logit}(\Phi)=a+bx+cx^2$ ).

En nous basant sur les résultats de Gaillard *et al.* (2004) qui montrent que la sénescence chez les ongulés peut-être modélisée de façon fiable avec le modèle de Gompertz, nous avons ajusté deux modèles de Gompertz pour décrire une décroissance continue de la survie avec l'âge :

- $\Phi_{G2}$  : le modèle de Gompertz à partir de 2 ans,  

$$\text{Log}(-\log(\Phi(a_i)))=\log(\alpha_2)+\beta*a_i$$
- $\Phi_{G8}$  : le modèle de Gompertz à partir de 8 ans, avec une survie constante entre 2 et 7 ans,  

$$\text{Log}(-\log(\Phi(a_i)))=\log(\alpha_8)+\beta*a_i$$

avec  $\Phi(a_i)$  la probabilité de survivre de l'âge  $a_i$  à l'âge  $a_{i+1}$ ,  $\alpha$  la mortalité initiale adulte qui représente le risque de mortalité initiale instantané (à 2 ans ou 8 ans suivant le modèle),  $\beta$  le taux de sénescence qui quantifie l'augmentation de la mortalité avec l'âge (voir Gaillard *et al.*, 2004 pour plus détails quant à l'ajustement des modèles de Gompertz avec des modèles de CMR).

Lorsque la survie était dépendante du temps nous avons aussi testé les modèles où la survie varie en fonction de l'année en interaction (\*) ou en addition (+) avec l'âge.

Afin de comparer la survie des mâles et des femelles nous avons utilisé les estimations de survie obtenues avec les modèles en classes d'âge, et tester s'il existait une différence entre les taux de survie mâles et femelles pour chaque classe d'âge avec un test de Wald.

Par la suite, afin de tester l'effet du climat hivernal sur les différentes classes d'âge chez les mâles et les femelles nous avons choisi de ne prendre que 2 classes d'âge (2-10 ans, 10 ans et plus) afin d'avoir assez d'individus de chaque classe d'âge une année donnée, et ainsi avoir une estimation plus précise de la survie. Cette partie de notre analyse a été conduite sur les populations pour lesquelles nous avons le plus d'individus à la fois chez les mâles et les femelles, c'est-à-dire les populations de Maurienne, du Lévisonaz et du massif de Belledonne. Nous avons alors comparé plusieurs modèles de survie en fonction de l'âge et de la variable représentant les conditions environnementales (hauteur moyenne de neige, NAO, densité) :

- $\Phi [2-10 + 10]$  avec une survie constante pour chaque classe d'âge,
- $\Phi [2-10 + 10] + t$ , avec un effet additif de l'âge et de l'année sur la survie des individus des deux classes d'âge,
- $\Phi [2-10 + 10] * t$ , avec un effet en interaction de l'âge et de l'année sur la survie des individus des deux classes d'âge,
- $\Phi 2-10 + [10] * t$ , avec une survie constante de 2 à 10 ans et un effet en interaction de l'âge et de l'année sur la survie des individus de plus de 10 ans,
- $\Phi [2-10 + 10] + cov$ , avec un effet additif de l'âge et de la variable environnementale sur la survie des individus des deux classes d'âge,
- $\Phi [2-10 + 10] * cov$ , avec un effet en interaction de l'âge et de la variable environnementale sur la survie des individus des deux classes d'âge,
- $\Phi 2-10 + [10] * cov$ , avec une survie constante de 2 à 10 ans et un effet en interaction de l'âge et de la variable environnementale sur la survie des individus de plus de 10 ans

Pour la population de Belledonne, comme nous ne disposons pas des données concernant la densité nous avons utilisé deux périodes. La première période de 1983 à 1997 est définie comme une période de bonnes conditions environnementales puisque la population est dans une phase colonisatrice et le milieu ne semble pas être limitant, et la période de 1997 à 2004 où une diminution des performances individuelles des bouquetins suggère une détérioration de l'environnement et un phénomène de densité dépendance (voir Toïgo *et al.* (2007) et Michallet et Toïgo (2004) pour plus de détails).

### Sélection des modèles

Le choix des modèles les mieux ajustés à nos données sera basé sur l'AIC (Akaike's Information Criterion) (Sakamoto *et al.*, 1986) qui permet la comparaison de deux modèles emboîtés ou non. La sélection des modèles basée sur l'AIC repose sur le principe de parcimonie qui établit un compromis entre la précision du modèle (mesurée par le nombre de paramètres) et sa justesse (mesurée par la déviance du modèle). On calcule l'AIC en rajoutant deux fois le nombre de paramètres du modèle à la valeur de la déviance. Les modèles sélectionnés sont ceux avec le plus petit AIC selon le principe de parcimonie. Quand la différence d'AIC entre deux modèles était inférieure à 2, nous avons sélectionné le modèle le plus parcimonieux, c'est-à-dire celui avec le moins de paramètres.

## **III.3.2- Résultats**

---

### **III.3.2.1- Patrons de survie sexe- et âge-spécifique des bouquetins de la population de Belledonne**

La population de Belledonne est donc une des premières populations ayant servi à l'étude des patrons de survie du bouquetin. En 1997, Toïgo *et al.* mettent en évidence une survie élevée quasiment constante au cours du temps et égale pour les mâles et les femelles entre 1 et 10 ans (mâles :  $\Phi=0,987$   $se=0,092$ , femelles :  $\Phi=0,982$   $se=0,014$ ). Ce résultat surprenant étant donné le fort dimorphisme sexuel du bouquetin, s'expliquerait par les conditions environnementales favorables auxquelles la population faisait face à cette période : une faible densité et une faible pression des facteurs limitants de la dynamique des populations (Toïgo *et al.*, 1997). En effet une étude comparative des taux de survie adulte chez les grands herbivores a montré que les mâles survivaient moins bien que les femelles seulement sous de mauvaises conditions environnementales (Toïgo et Gaillard, 2003), les femelles réduisant leur effort reproducteur au

profit de leur propre survie (Gaillard et Yoccoz, 2003) alors que les mâles des espèces polygynes investiraient plus de ressources dans leur effort reproducteur même sous de mauvaises conditions environnementales.

Nous avons repris l'analyse des patrons de survie des bouquetins de Belledonne (Toïgo *et al.*, 2007) mais en approfondissant les résultats trouvés par Toïgo *et al.* en 1997. En effet, au lieu de nous intéresser seulement aux effets de l'âge et du sexe sur les patrons de survie, nous avons à présent un jeu de données assez important pour étudier les effets de la densité sur les patrons de survie.

Plusieurs prédictions ont été testées. Tout d'abord nous devrions observer un phénomène de sénescence pour les individus des deux sexes. Ensuite nous nous attendons à ce que le modèle de Gompertz décrive mieux ce phénomène de sénescence qu'un modèle de classes d'âge. Enfin, en accord avec les nouvelles avancées concernant les théories d'histoire de vie (Toïgo et Gaillard, 2003) nous nous attendons à ce que :

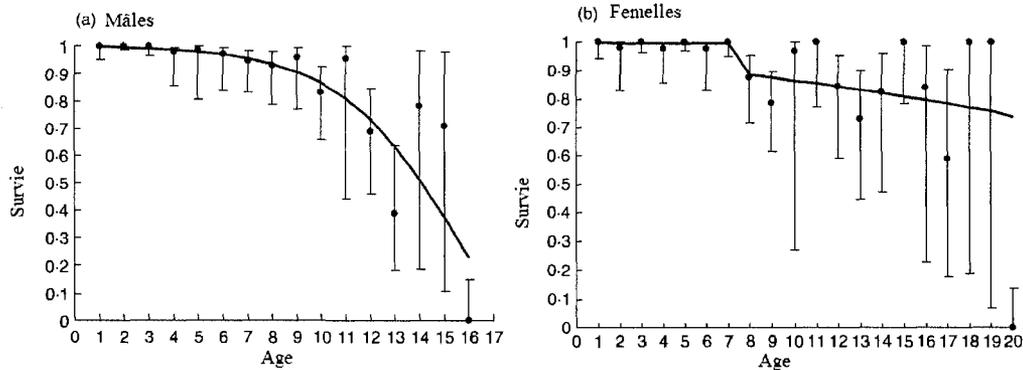
- 1) sous de bonnes conditions environnementales, la survie des mâles et des femelles 'prime age' soit similaire, alors que la survie des mâles 'prime age' devrait être inférieure à celle des femelles sous de mauvaises conditions environnementales.
- 2) la survie spécifique à chaque âge des mâles soit plus faible sous de mauvaises conditions climatiques que sous de bonnes conditions et que celle des femelles soit indépendante des conditions environnementales.

#### Patrons de sénescence

En ce qui concerne la sénescence, nous avons mis en évidence ce phénomène à la fois chez les mâles et les femelles avec comme meilleur modèle pour décrire les données le modèle de Gompertz à partir de 2 ans pour les mâles et le modèle de Gompertz à partir de 8 ans pour les femelles (voir Toïgo *et al.*, 2007, pour les tableaux de sélection de modèle)

Chez les mâles la mortalité initiale à deux ans est très faible ( $\alpha_2=0,003$   $se=0,002$ ) et le taux de sénescence assez élevé (Figure 32 ;  $\beta=0,387$ ,  $se=0,061$ ). Pour les femelles, le modèle de Gompertz à 8 ans estime une mortalité initiale (donc à 8 ans) de 0,061 ( $se=0,055$ ) et un faible taux de sénescence de 0,008 ( $se=0,069$ ) (Figure 32). Si l'on considère le modèle de Gompertz

à partir de 2 ans pour les femelles, la mortalité initiale est toujours très faible ( $\alpha_2=0,009$   $se=0,005$ ) et le taux de sénescence de 0,22 ( $se=0,041$ ), donc plus fort.



**Figure 32.** Modélisation de la survie des bouquetins de la population de Belledonne en fonction de l'âge avec la survie spécifique à chaque âge ( $\Phi_a \pm$  IC 95%, points) et le modèle de Gompertz (courbes) pour a) les mâles et b) les femelles. Le modèle de Gompertz pour les mâles est ajusté à partir de 2 ans alors que pour les femelles il est ajusté à partir de 8 ans.

#### Effet du sexe et de la densité

Aucune mortalité parmi les jeunes de un an mâles et femelles n'a été rapportée. Les individus 'prime age' ont des taux de survie similaires pour les deux sexes (Tableau 19, bonne période, mâles vs femelles:  $W=0,761$ ,  $p=0,223$ ; mauvaise période, mâles vs femelles  $W=0,630$ ,  $p=0,264$ ). Entre 8 et 13 ans, la survie des mâles semble légèrement plus forte que celle des femelles sous de bonnes conditions climatiques (Tableau 19;  $W=1,506$ ,  $p=0,007$ ), alors que sous de mauvaises conditions climatiques les individus des deux sexes ont les mêmes probabilités de survie (Tableau 19;  $W=0,310$ ,  $p=0,378$ ). Au delà de 13 ans, la survie des mâles est inférieure à celle des femelles pour les deux périodes (Tableau 19; bonne période, mâles vs femelles:  $W=2,242$ ,  $p=0,012$ , mauvaise période, mâles vs femelles:  $W=2,653$ ,  $p=0,004$ ).

**Tableau 19.** Estimations de la survie, écart-type ( $\Phi \pm se$ ) et résultats des tests de Wald comparant la survie pour deux périodes de performance de la population pour chaque classe d'âge pour les mâles et les femelles

	Age	Période		Test de Wald	
		Bonne	Mauvaise	W	p
		$\Phi \pm se$	$\Phi \pm se$		
Mâles	2-8 ans	0,986±0,012	0,980±0,013	0,353	0,375
	8-13 ans	0,965±0,028	0,847±0,032	2,764	0,009
	≥ 13 ans	0,257±0,156	0,506±0,112	1,301	0,171
Femelles	2-8 ans	0,999±0,012	0,992±0,014	0,648	0,352
	8-13 ans	0,888±0,043	0,863±0,041	0,663	0,337
	≥ 13 ans	0,693±0,116	0,851±0,066	0,882	0,118

La survie des femelles de tout âge dans le massif de Belledonne est donc indépendante des conditions environnementales et très élevée jusqu'à environ 13 ans. Dans cette population, une femelle qui survit jusqu'à l'âge de 2 ans a une probabilité de 55% de survivre jusqu'à 13 ans sous de bonnes conditions et 46% sous de mauvaises conditions. En ce qui concerne les mâles, si les individus 'prime age' ont une survie qui ne semble pas contrainte par les conditions de l'environnement, la survie des vieux individus diminue sous de mauvaises conditions. Cependant les mâles survivent aussi bien que les femelles jusqu'à l'âge de 13 ans, même sous de mauvaises conditions. Un mâle qui survit jusqu'à 2 ans à 77% de chances de survivre jusqu'à 13 ans sous de bonnes conditions, et 39% sous de mauvaises conditions environnementales. Avant la période de sénescence, les individus des deux sexes présentent une très forte survie.

Ces résultats confirment ceux de Toïgo *et al.* (1997) et laissent bien penser que le bouquetin du massif de Belledonne a un patron de survie différent des autres ongulés. Nous allons maintenant présenter les analyses menées sur les autres populations afin de voir si celles-ci permettent de mettre en évidence un patron de survie commun à toutes les populations de bouquetins dans les Alpes. Nous avons laissé les résultats de la population de Belledonne dans les analyses qui suivent afin de comparer plus facilement les résultats.

### III.3.2.2- Ajustement du modèle de CJS

Le modèle de Cormack-Jolly-Seber s'ajuste bien aux données pour les femelles et les mâles de Prariond-Sassière (femelles :  $\chi^2=0$ , d.d.l.=4,  $p=1$  ; mâles :  $\chi^2=11,870$ , d.d.l.=17,  $p=0$ , 808), du Valbonnais (femelles :  $\chi^2=0$ , d.d.l.=1,  $p=1$  ; mâles :  $\chi^2=3,13$ , d.d.l.=3,  $p=0$ , 371) et du Lévionaz (femelles :  $\chi^2=2,381$ , d.d.l.=3,  $p=0,497$  ; mâles :  $\chi^2=0,349$ , d.d.l.=11,  $p=0$ ). Pour les femelles de FontSancte-StOurs nous n'avons pas les données pour réaliser ce test. Nous n'avons détecté ni transience<sup>3</sup>, ni trap-dépendance<sup>4</sup> pour ces populations. Cependant pour les autres populations, nous avons mis en évidence une trap-dépendance positive (Maurienne : femelles :  $Z=-4,942$ ,  $p<0,001$  ; mâles :  $Z=-4,693$ ,  $p<0,001$  ; Belledonne femelles :  $Z=-6,147$ ,  $p<0,001$ , mâles :  $Z=-7,965$ ,  $p<0,001$  ; PNGP, femelles :  $Z=-2,861$ ,  $p=0,004$  ; mâles  $Z=-5,287$ ,  $p<0,001$  ; Champsaur, femelles :  $Z=-2,069$ ,  $p=0,038$ , mâles :  $Z=-1,645$ ,  $p=0,1$  ; Nord-Ouest, femelles :  $Z=-3,612$ ,  $p<0,001$ , mâles :  $Z=-2,858$ ,  $p=0,004$ , FontSancte-StOurs, mâles :  $Z=-2,076$ ,  $p=0,038$ ). Cela signifie qu'un individu vu une année donnée a plus de chances d'être vu l'année suivante qu'un individu qui n'a pas été vu. Cette trap-dépendance positive est caractéristique des recaptures visuelles faites toujours sur les mêmes secteurs et reflète alors de l'émigration temporaire ou une utilisation de la périphérie de l'aire d'étude par certains individus qui ont alors une plus faible probabilité d'être vu que ceux vivant exclusivement au cœur de la zone d'étude.

Pour prendre en compte cette trap-dépendance (voir Pradel, 1993), nous avons considéré que pour les populations concernées, la probabilité de recapture visuelle suivait un modèle à deux états avec l'état 1 (vu une année donnée) et l'état 2 (pas vu une année donnée). La probabilité de voir un individu dans l'état 1 est de 1, et la probabilité de voir un individu dans l'état 2 est de 0. De ce fait le modèle multi-état estime la probabilité de transition de l'état 1 à l'état 1, de l'état 2 à l'état 1 et les taux de survie.

<sup>3</sup> Transit d'individus. Correspond à la traduction du terme « transience »

<sup>4</sup> Hétérogénéité de capture. Correspond à la traduction du terme « trap-dependence »

### III.3.2.3- Effet de l'année sur les probabilités de survie et de capture

À partir du modèle de CJS nous avons d'abord testé si la probabilité de capture dépendait de l'année en comparant les modèles  $\Phi t P t$  et  $\Phi t P$ . L'année d'étude n'a pas d'effet significatif sur la probabilité de capture des femelles de FontSancte-StOurs, des mâles du Nord-Ouest, des mâles des Ecrins, des femelles et des mâles du Valbonnais, de Prariond-Sassière et du Lévisionaz (Tableau 20). Par contre pour les mâles et les femelles de Belledonne, de Maurienne, du PNGP, les femelles du Champsaur et du Nord-Ouest et les mâles de FontSancte-StOurs, le modèle avec une probabilité de capture dépendante du temps est meilleur que celui avec une probabilité de capture constante (Tableau 20).

A partir du modèle retenu nous avons alors testé l'effet du temps sur la survie. Chez les femelles, la survie est dépendante du temps dans le Lévisionaz (Tableau 20). Partout ailleurs (Champsaur, Valbonnais, Nord-Ouest, FontSancte-StOurs, Maurienne, Prariond-Sassière, PNGP et Belledonne) la survie est indépendante du temps (Tableau 20).

Pour les mâles, la survie est indépendante du temps dans le Champsaur, le Valbonnais, à FontSancte-StOurs, en Maurienne, à Prariond-Sassière et dans celle du PNGP. Dans le Nord-Ouest, le Lévisionaz et à Belledonne, la survie est dépendante du temps (Tableau 20).

**Tableau 20.** Modèles testant l'effet du temps sur la survie et la probabilité de capture et leurs AIC pour les mâles et les femelles des populations de bouquetins étudiées. Les modèles retenus sont indiqués en gras.

Population	Femelles		Mâles	
	modèle	AIC	modèle	AIC
Champsaur	$\Phi tPt$ vs $\Phi tP$	<b>96,95</b> vs 97,39	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi tP</math></b>	105,48 vs <b>97,89</b>
	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi Pt</math></b>	96,95 vs <b>91,63</b>	$\Phi tP$ vs <b><math>\Phi P</math></b>	97,89 vs <b>89,66</b>
Valbonnais	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi tP</math></b>	110,51 vs <b>96,51</b>	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi tP</math></b>	145,60 vs <b>133,71</b>
	$\Phi tP$ vs <b><math>\Phi P</math></b>	96,51 vs <b>85,58</b>	$\Phi tP$ vs <b><math>\Phi P</math></b>	133,71 vs <b>132,35</b>
Nord-Ouest	$\Phi tPt$ vs $\Phi tP$	<b>226,07</b> vs 240,27	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi tP</math></b>	184,82 vs <b>174,56</b>
	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi Pt</math></b>	226,07 vs <b>223,18</b>	<b><math>\Phi tP</math></b> vs $\Phi P$	<b>174,56</b> vs 179,30
St Ours	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi tP</math></b>	65,83 vs <b>62,01</b>	<b><math>\Phi tPt</math></b> vs $\Phi tP$	<b>128,55</b> vs 130,08
	$\Phi tP$ vs <b><math>\Phi P</math></b>	62,01 vs <b>58,29</b>	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi Pt</math></b>	128,55 vs <b>126,05</b>
Maurienne	<b><math>\Phi tPt</math></b> vs $\Phi tP$	<b>429,09</b> vs 462,35	<b><math>\Phi tPt</math></b> vs $\Phi tP$	<b>367,41</b> vs 414,75
	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi Pt</math></b>	429,09 vs <b>410,09</b>	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi Pt</math></b>	367,41 vs <b>363,64</b>
Prariond	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi tP</math></b>	91,51 vs <b>81,51</b>	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi tP</math></b>	294,60 vs <b>269,59</b>
	$\Phi tP$ vs <b><math>\Phi P</math></b>	81,51 vs <b>67,02</b>	$\Phi tP$ vs <b><math>\Phi P</math></b>	269,59 vs <b>256,03</b>
Lévionaz	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi tP</math></b>	120,12 vs <b>114,51</b>	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi tP</math></b>	251,09 vs <b>243,30</b>
	<b><math>\Phi tP</math></b> vs $\Phi P$	<b>114,51</b> vs 121,81	<b><math>\Phi tP</math></b> vs $\Phi P$	<b>243,30</b> vs 243,60
PNGP	<b><math>\Phi tPt</math></b> vs $\Phi tP$	<b>185,30</b> vs 199,49	<b><math>\Phi tPt</math></b> vs $\Phi tP$	<b>819,83</b> vs 843,70
	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi Pt</math></b>	185,30 vs <b>182,99</b>	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi Pt</math></b>	819,83 vs <b>805,61</b>
Belledonne	<b><math>\Phi tPt</math></b> vs $\Phi tP$	<b>799,08</b> vs 845,86	<b><math>\Phi tPt</math></b> vs $\Phi tP$	<b>1568,48</b> vs 1600,99
	$\Phi tPt$ vs <b><math>\Phi Pt</math></b>	799,08 vs <b>789,64</b>	<b><math>\Phi tPt</math></b> vs <b><math>\Phi Pt</math></b>	<b>1568,48</b> vs 1581,57

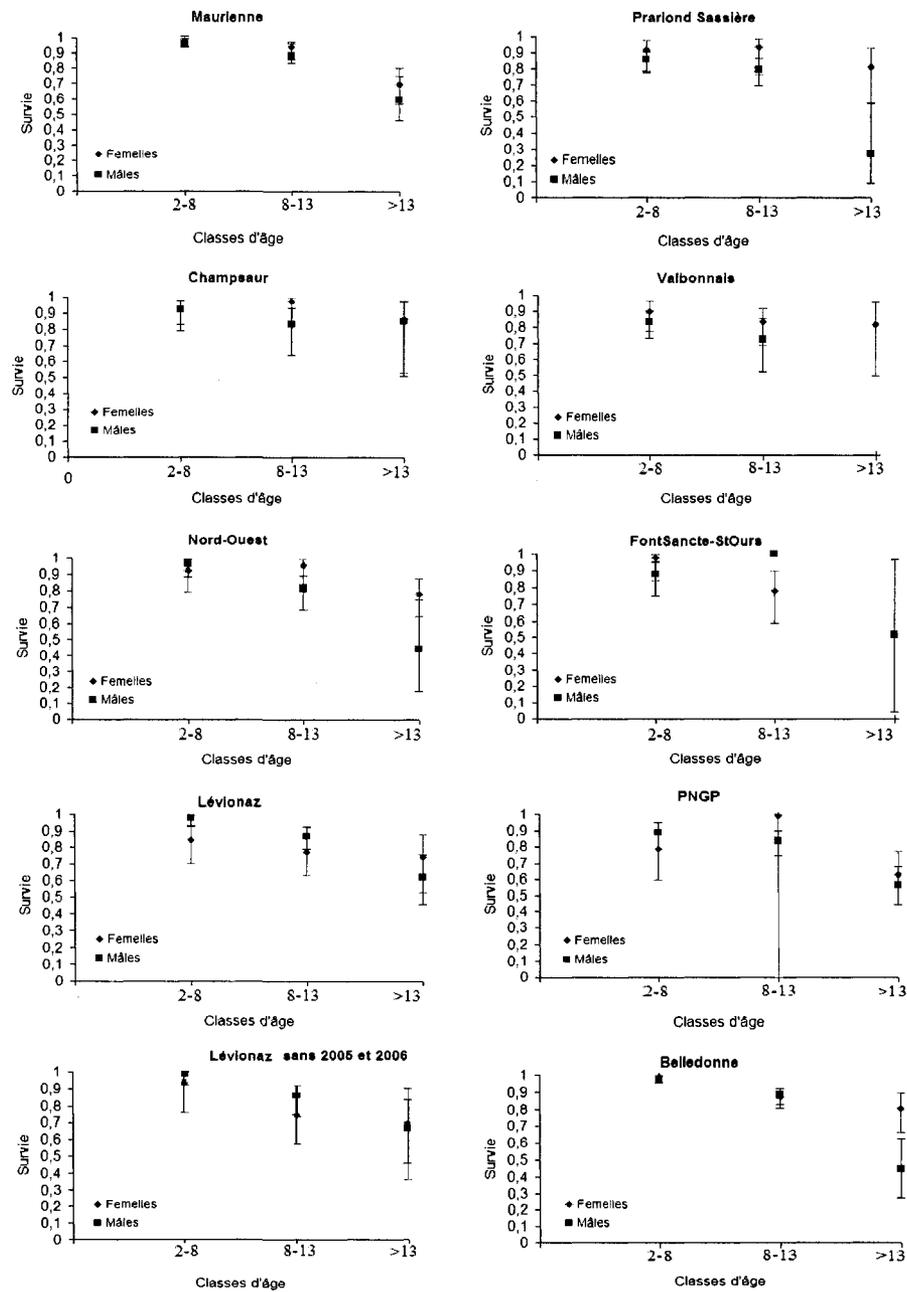
### III.3.2.4- Effet du sexe sur les patrons de survie

A partir du modèle à 4 classes d'âge (1 à 2 ans, 2 à 8 ans, 8 à 13 ans et 13 ans et plus) nous avons testé au moyen de tests de Wald l'effet du sexe sur les probabilités de survie. Comme nous n'avons que très peu d'individus de 1 à 2 ans et dans certaines populations aucun individu de cette classe d'âge, nous n'avons considéré que les 3 dernières classes d'âge.

Nous n'avons trouvé aucune différence significative de survie entre les mâles et les femelles pour chaque classe d'âge pour les populations de Maurienne, du Champsaur et du PNGP (Figure 33). Dans les populations de Belledonne et du Valbonnais les survies des mâles et des femelles 'prime age' et des vieux adultes ne diffèrent pas (Figure 33). Cependant après 13 ans, à Belledonne la survie des mâles devient plus faible que celle des femelles (Figure 33). Pour la population du Valbonnais il n'est pas possible de comparer les survies entre mâles et femelles de plus de 13 ans car il n'y a pas de mâles de plus de 13 ans.

Dans les populations du Nord-Ouest, FontSancte-StOurs et de Prariond-Sassière mâles et femelles ont une survie différentes à partir de l'âge de 8 ans avec toujours une plus faible survie des mâles par rapport aux femelles pour le Nord-Ouest et Prariond-Sassière alors que dans la population de FontSancte-StOurs, ce sont les mâles qui survivent mieux que les femelles (Figure 33). Pour cette dernière population là encore il n'est pas possible de tester l'égalité ou non des survies entre mâles et femelles de plus de 13 ans car il n'y a pas de femelles de plus de 13 ans dans cette population.

Enfin la population du Lévionaz est assez particulière car nous avons mis en évidence une survie différente des mâles et des femelles pour les individus de 2 à 7 ans et cela serait dû à une survie plus faible des femelles de cette classe d'âge par rapport aux mâles (Figure 33). Des observations de terrain laissaient supposer des problèmes de survie chez les femelles les deux dernières années d'études. En effet, si l'on ne prend pas en compte les données de survie des années 2005 et 2006 et que l'on ré-analyse les données, il n'y a aucune différence dans la survie des mâles et des femelles pour toutes les classes d'âges (Figure 33).



**Figure 33.** Estimation de la survie des mâles et des femelles bouquetins pour différentes classes d'âge dans 9 populations.

### III.3.2.5- Effet de l'âge sur la survie

Les bouquetins de certaines populations présentent une survie dépendante de l'âge puisque les AIC des modèles incluant l'âge sont plus faibles que ceux des modèles qui ne prennent pas l'âge en compte, et cela pour les individus des deux sexes à Belledonne, en Maurienne et dans le Nord-Ouest, pour les femelles de FontSancte-StOurs et pour les mâles du Valbonnais, de Prariond–Sassière, du Léviaz et du PNGP (Tableau 22).

Parmi les populations où une influence de l'âge sur la survie a été mise en évidence, le modèle en classe d'âge semble généralement apporter une assez bonne estimation des variations de survie en fonction de l'âge puisque  $\Phi_c P_t$  est le meilleur modèle pour décrire la survie pour les mâles de Maurienne et les femelles de Belledonne de même que  $\Phi_{c+t} P_t$  pour les mâles de Belledonne. Pour les femelles de FontSancte-StOurs, les mâles et les femelles du Nord-Ouest, les mâles de Prariond-Sassière et les mâles du PNGP, la différence d'AIC entre le modèle en classes d'âge et le meilleur modèle (celui avec le plus petit AIC parmi tous les modèles testés) est inférieure à 2 (Tableau 22).

En revanche l'âge ne semble pas avoir d'effet structurant pour les mâles et les femelles du Champsaur, pour les femelles du Valbonnais et de Prariond–Sassière, et pour les mâles de FontSancte-StOurs puisque les modèles avec une survie constante ont des AIC plus faibles que ceux avec une survie dépendante de l'âge (Tableau 22). En ce qui concerne les femelles du Léviaz l'année semble avoir un effet plus marqué sur la survie que l'âge (le modèle  $\Phi_t P$  ayant un AIC plus petit que le modèle  $\Phi_{c+t} P_t$ ).

**Tableau 21.** Estimation de la survie des bouquetins adultes pour le modèle constant ( $\Phi_{\pm se}$ ) et résultats du test de Wald comparant la survie entre les deux sexes. En gris, les sexes pour lesquels le modèle constant n'est pas le meilleur modèle et où l'on a trouvé un effet de l'âge sur la survie.

Population	Femelles	Mâles	Test de Wald
Prariond	0,89±0,033	0,80±0,026	2,14 ; p=0,03
Champsaur	0,94±0,021	0,88±0,041	1,30 ; p=0,19
Valbonnais	0,86±0,034	0,79±0,038	1,37 ; p=0,17
FontSancte	0,89±0,038	0,90±0,051	-0,16 ; p=0,87

Pour les populations pour lesquelles l'âge ne semble pas avoir d'effet structurant sur la survie nous avons testé l'égalité des taux de survie moyens entre mâles et femelles (Tableau 21). Pour la population de Prariond-Sassière, la survie des mâles est inférieure à celle des femelles. Cependant pour les populations du Champsaur, du Valbonnais et de FontSancte-StOurs, les mâles ne semblent pas avoir une survie plus faible que celle des femelles (Tableau 21).

**Tableau 22.** Nombre de paramètres (ddl), déviance et AIC des modèles testant les effets de l'âge sur la survie des mâles et des femelles Bouquetin. Les modèles avec les plus petits AIC sont en gras et ceux retenus sont en gras et en italique.

<i>Femelles St Ours</i>				<i>Mâles St Ours</i>			
Modèles	ddl	déviance	AIC	Modèles	ddl	déviance	AIC
$\Phi_a \text{ lin } P$	<b>3</b>	<b>49,34</b>	<b>55,34</b>	$\Phi P_t$	<b>12</b>	<b>102,05</b>	<b>126,05</b>
$\Phi_{G2} P$	<b>3</b>	<b>49,34</b>	<b>55,34</b>	$\Phi_t P_t$	19	90,55	128,55
$\Phi_c P$	4	47,64	55,64	$\Phi_c P_t$	15	99,57	129,57
$\Phi_{G8} P$	4	47,65	55,65	$\Phi_{G2} P_t$	14	101,64	129,64
$\Phi_a \text{ quad } P$	4	48,39	56,39	$\Phi_t P$	12	106,09	130,09
$\Phi P$	2	54,29	58,29	$\Phi_{G8} P_t$	15	100,61	130,61
$\Phi_t P$	11	40,02	62,02	$\Phi_a \text{ quad } P_t$	15	101,54	131,54
$\Phi_a P$	14	37,83	65,83	$\Phi_a \text{ lin } P_t$	14	105,36	133,36
$\Phi_t P_t$	15	35,84	65,84	$\Phi_a P_t$	26	95,24	147,24
<i>Femelles Nord-Ouest</i>				<i>Mâles Nord-Ouest</i>			
Modèles	ddl	déviance	AIC	Modèles	ddl	déviance	AIC
$\Phi_a \text{ quad } P_t$	<b>23</b>	<b>172,56</b>	<b>218,56</b>	$\Phi_{G8} P$	<b>6</b>	<b>152,84</b>	<b>164,84</b>
$\Phi_{G8} P_t$	23	172,72	218,72	$\Phi_{G2} P$	5	154,96	164,96
$\Phi_{G2} P_t$	<b>22</b>	<b>174,74</b>	<b>218,74</b>	$\Phi_a \text{ lin } P$	5	155,14	165,14
$\Phi_a \text{ lin } P_t$	22	174,95	218,95	$\Phi_c P$	6	153,4	165,4
$\Phi_c P_t$	23	173,8	219,8	$\Phi_a \text{ quad } P$	6	154,36	166,36
$\Phi P_t$	20	183,18	223,18	$\Phi_t P$	19	136,56	174,56
$\Phi_t P_t$	33	160,07	226,07	$\Phi_{c+t} P$	22	132,92	176,92
$\Phi_a P_t$	42	153,86	237,86	$\Phi P$	3	173,3	179,3
$\Phi_t P$	20	200,27	240,27	$\Phi_t P_t$	29	126,83	184,83
				$\Phi_a P$	23	144,48	190,48
				$\Phi_{a+t} P$	36	123,19	195,19
				$\Phi_{c+t} P$	39	124,58	202,58
				$\Phi_{a+t} P$	96	86,99	278,99

<i>Femelles Champsaur</i>				<i>Mâles Champsaur</i>			
Modèles	ddl	déviante	AIC	Modèles	ddl	déviante	AIC
$\Phi P_t$	13	65,63	91,63	$\Phi P$	3	83,66	89,66
$\Phi_a \text{ lin } P_t$	14	65,63	93,63	$\Phi_{G2} P$	5	82,01	92,01
$\Phi_{G2} P_t$	14	65,63	93,63	$\Phi_a \text{ lin } P$	5	82,01	92,01
$\Phi_c P_t$	15	63,82	93,82	$\Phi_{G8} P$	6	81,33	93,33
$\Phi_{G8} P_t$	15	65,05	95,05	$\Phi_c P$	6	81,39	93,39
$\Phi_a \text{ quad } P_t$	15	65,59	95,59	$\Phi_a \text{ quad } P$	6	82	94
$\Phi_t P_t$	19	58,96	96,96	$\Phi_t P$	13	71,89	97,89
$\Phi_t P$	13	71,39	97,39	$\Phi_t P_t$	20	65,49	105,49
$\Phi_a P_t$	28	52,81	108,81	$\Phi_a P$	20	70,62	110,62

<i>Femelles Valbonnais</i>				<i>Mâles Valbonnais</i>			
Modèles	ddl	déviante	AIC	Modèles	ddl	déviante	AIC
$\Phi P$	2	81,59	85,59	$\Phi_{G2} P$	4	118,93	126,93
$\Phi_a \text{ lin } P$	4	80,4	88,4	$\Phi_a \text{ lin } P$	4	119,03	127,03
$\Phi_{G2} P$	4	80,44	88,44	$\Phi_a \text{ quad } P$	5	119,03	129,03
$\Phi_a \text{ quad } P$	5	78,5	88,5	$\Phi_c P$	5	119,96	129,96
$\Phi_{G8} P$	5	80,32	90,32	$\Phi_{G8} P$	5	121,3	131,3
$\Phi_c P$	5	80,36	90,36	$\Phi P$	2	128,35	132,35
$\Phi_t P$	17	62,51	96,51	$\Phi_t P$	15	103,71	133,71
$\Phi_a P$	22	57,38	101,38	$\Phi_a P$	17	106,93	140,93
$\Phi_t P_t$	24	62,51	110,51	$\Phi_t P_t$	24	97,61	145,61

<i>Femelles Maurienne</i>				<i>Mâles Maurienne</i>			
Modèles	ddl	déviante	AIC	Modèles	ddl	déviante	AIC
$\Phi_{G2} P_t$	28	324,07	380,07	$\Phi_c P_t$	24	299,58	347,58
$\Phi_a \text{ lin } P_t$	28	324,47	380,47	$\Phi_a \text{ lin } P_t$	23	302,25	348,25
$\Phi_a \text{ quad } P_t$	29	324,27	382,27	$\Phi_{G2} P_t$	23	302,28	348,28
$\Phi_{G8} P_t$	29	325,21	383,21	$\Phi_{G8} P_t$	24	301,27	349,27
$\Phi_c P_t$	29	328,84	386,84	$\Phi_a \text{ quad } P_t$	24	302,22	350,22
$\Phi_a P_t$	49	310,38	408,38	$\Phi P_t$	21	321,65	363,65
$\Phi P_t$	25	360,09	410,09	$\Phi_a P_t$	41	283,9	365,9
$\Phi_t P_t$	40	347,1	429,1	$\Phi_t P_t$	35	297,41	367,41
$\Phi_t P$	25	412,35	462,35	$\Phi_t P$	21	372,75	414,75

<i>Femelles Prariond</i>				<i>Mâles Prariond</i>			
Modèles	ddl	déviante	AIC	Modèles	ddl	déviante	AIC
$\Phi P$	2	<b>63,02</b>	<b>67,02</b>	$\Phi_{G8} P$	5	<b>234,31</b>	<b>244,31</b>
$\Phi_{G2} P$	5	59,88	69,88	$\Phi_{a \text{ quad}} P$	5	234,61	244,61
$\Phi_{a \text{ lin}} P$	5	59,89	69,89	$\Phi_c P$	5	234,72	244,72
$\Phi_c P$	6	59,34	71,34	$\Phi_{G2} P$	4	<b>236,89</b>	<b>244,89</b>
$\Phi_{G8} P$	6	59,82	71,82	$\Phi_{a \text{ lin}} P$	4	237,45	245,45
$\Phi_{a \text{ quad}} P$	6	59,85	71,85	$\Phi P$	2	252,03	256,03
$\Phi_t P$	16	49,52	81,52	$\Phi_a P$	18	221,58	257,58
$\Phi_a P$	21	47,36	89,36	$\Phi_t P$	26	217,59	269,59
$\Phi_t P_t$	21	49,52	91,52	$\Phi_t P_t$	43	208,6	294,6

<i>Femelles Léviönaz</i>				<i>Mâles Léviönaz</i>			
Modèles	ddl	déviante	AIC	Modèles	ddl	déviante	AIC
$\Phi_t P$	7	<b>100,51</b>	<b>114,51</b>	$\Phi_{G2} P$	3	<b>200,98</b>	<b>206,98</b>
$\Phi_{c+t} P$	9	100,01	118,01	$\Phi_{a \text{ lin}} P$	3	201,66	207,66
$\Phi_t P_t$	10	100,51	120,51	$\Phi_{G8} P$	4	201,08	209,08
$\Phi_{a \text{ lin}} P$	3	114,66	120,66	$\Phi_{a \text{ quad}} P$	4	201,33	209,33
$\Phi_{G2} P$	3	114,66	120,66	$\Phi_c P$	4	206,08	214,08
$\Phi P$	2	117,81	121,81	$\Phi_{c+t} P$	10	198,22	218,22
$\Phi_{a \text{ quad}} P$	4	114,65	122,65	$\Phi_{c*} P$	22	174,28	218,28
$\Phi_{G8} P$	4	114,76	122,76	$\Phi_a P$	20	183,31	223,31
$\Phi_c P$	4	116,63	124,63	$\Phi_{a+t} P$	25	175,04	225,04
$\Phi_{a+t} P$	22	81,01	125,01	$\Phi_t P$	8	227,3	243,3
$\Phi_{c*} P$	18	89,2	125,2	$\Phi P$	2	239,6	243,6
$\Phi_a P$	17	101,75	135,75	$\Phi_t P_t$	13	225,09	251,09
$\Phi_{a*} P$	58	42,32	158,32	$\Phi_{a*} P$	86	127,28	299,28

<i>Femelles PNGP</i>				<i>Mâles PNGP</i>			
Modèles	ddl	déviante	AIC	Modèles	ddl	déviante	AIC
$\Phi_{a \text{ quad}} P_t$	24	<b>130,73</b>	<b>178,73</b>	$\Phi_{G2} P_t$	24	<b>734,19</b>	<b>782,19</b>
$\Phi_{G8} P_t$	24	<b>132,09</b>	<b>180,09</b>	$\Phi_{a \text{ lin}} P_t$	24	734,65	782,65
$\Phi_c P_t$	24	133,19	181,19	$\Phi_{G8} P_t$	25	732,67	782,67
$\Phi P_t$	21	141	183	$\Phi_{a \text{ quad}} P_t$	25	733,28	783,28
$\Phi_{G2} P_t$	23	138,31	184,31	$\Phi_c P_t$	25	734,09	784,09
$\Phi_{a \text{ lin}} P_t$	23	138,5	184,5	$\Phi P_t$	22	761,61	805,61
$\Phi_t P_t$	34	117,3	185,3	$\Phi_a P_t$	48	722,79	818,79
$\Phi_a P_t$	42	110,87	194,87	$\Phi_t P_t$	40	739,83	819,83
$\Phi_t P$	21	157,5	199,5	$\Phi_t P$	22	799,7	843,7

<i>Femelles Belledonne</i>				<i>Mâles Belledonne</i>			
Modèles	ddl	déviante	AIC	Modèles	ddl	déviante	AIC
$\Phi_c P_t$	26	705,35	757,35	$\Phi_{c+t} P_t$	42	1411,77	1495,77
$\Phi_{G8} P_t$	26	705,74	757,74	$\Phi_{G2} P_t$	25	1451,74	1501,74
$\Phi_{a\text{quad}} P_t$	26	712,48	764,48	$\Phi_{a\text{lin}} P_t$	25	1452,41	1502,41
$\Phi_{G2} P_t$	25	714,61	764,61	$\Phi_{a\text{quad}} P_t$	26	1450,93	1502,93
$\Phi_{a\text{lin}} P_t$	26	714,33	766,33	$\Phi_{a+t} P_t$	60	1383,64	1503,64
$\Phi_a P_t$	43	689,3	775,3	$\Phi_{G8} P_t$	26	1453,58	1505,58
$\Phi P_t$	23	743,64	789,64	$\Phi_c P_t$	26	1455,46	1507,46
$\Phi_t P_t$	40	719,08	799,08	$\Phi_a P_t$	46	1439,28	1531,28
$\Phi_t P$	23	799,86	845,86	$\Phi_{c+t} P_t$	78	1380,23	1536,23
				$\Phi_t P_t$	41	1486,48	1568,48
				$\Phi P_t$	23	1535,57	1581,57
				$\Phi_t P$	23	1555	1601
				$\Phi_{a+t} P_t$	188	1274,28	1650,28

#### Études des patrons de sénescence

Parmi les populations où l'âge a un effet sur la survie des bouquetins, le modèle de Gompertz à 2 ans, qui décrit la survie comme une fonction continue de l'âge, présente le plus souvent le plus faible AIC (Tableau 22). C'est le meilleur modèle pour les mâles du Léviroz, du Valbonnais et du PNGP et pour les femelles de Maurienne (Tableau 22 ; figures 34 et 35). Concernant les mâles et les femelles du Nord-ouest, les femelles de FontSancte-StOurs, et les mâles de Maurienne et de Prariond-Sassière, la différence d'AIC entre le modèle de Gompertz à 2 ans et le meilleur modèle (celui avec le plus petit AIC parmi tous les modèles testés) est inférieure à 2 (Tableau 22 ; figures 34 et 35). Pour les mâles de Belledonne le modèle de Gompertz à 2 ans est le meilleur des modèles décrivant une relation continue de la survie avec l'âge puisque son AIC le place juste derrière le modèle  $\Phi_{c+t} P_t$  qui est le meilleur modèle décrivant les données de survie des bouquetins de cette population (Tableau 22 ; figure 35). Pour les femelles de Belledonne et du PNGP, c'est le modèle de Gompertz à 8 ans qui décrit le mieux la relation entre la survie et l'âge (Tableau 22 ; figure 34). Pour les populations pour lesquelles nous n'avons pas trouvé d'effet structurant de l'âge sur la survie nous n'avons pas présenté les modèles de Gompertz à 2 ans.

En se basant sur le modèle de Gompertz à 2 ans, la mortalité initiale et le taux de sénescence varient entre les sexes et entre les populations (Tableau 23). Pour les femelles la mortalité initiale (à 2 ans) varie de 0,004 en Maurienne à 0,02 dans le Nord-Ouest et chez les mâles de 0,004 dans le Lévisonaz et à Belledonne à 0,055 dans le Valbonnais. Le taux de sénescence varie de 0,15 à 0,29 chez les femelles et de 0,19 à 0,35 chez les mâles.

**Tableau 23.** Estimation chez les mâles et les femelles Bouquetin de la mortalité initiale et du taux de sénescence à partir du modèle de Gompertz à 8 ans pour les femelles de Belledonne et les femelles du PNGP et à partir du modèle de Gompertz à 2 ans pour les deux sexes pour toutes les autres populations étudiées. En gris les populations pour lesquelles l'âge n'a pas d'effet structurant sur la survie pour un des deux sexes, ici présentées à titre indicatif afin de pouvoir comparer avec les résultats trouvés pour l'autre sexe.

Population	Femelles		Mâles	
	<i>m. i.</i>	<i>tx. séne.</i>	<i>m. i.</i>	<i>tx. séne.</i>
Belledonne	0,071	0,07	0,004	0,35
Maurienne	0,004	0,29	0,014	0,23
Prariond	0,037	0,11	0,046	0,19
Lévisonaz	0,086	0,10	0,004	0,35
PNGP	0,009	0,25	0,029	0,20
Valbonnais	0,092	0,006	0,055	0,21
FontSancte	0,008	0,33	0,199	- 0,10
Nord-Ouest	0,020	0,15	0,010	0,30

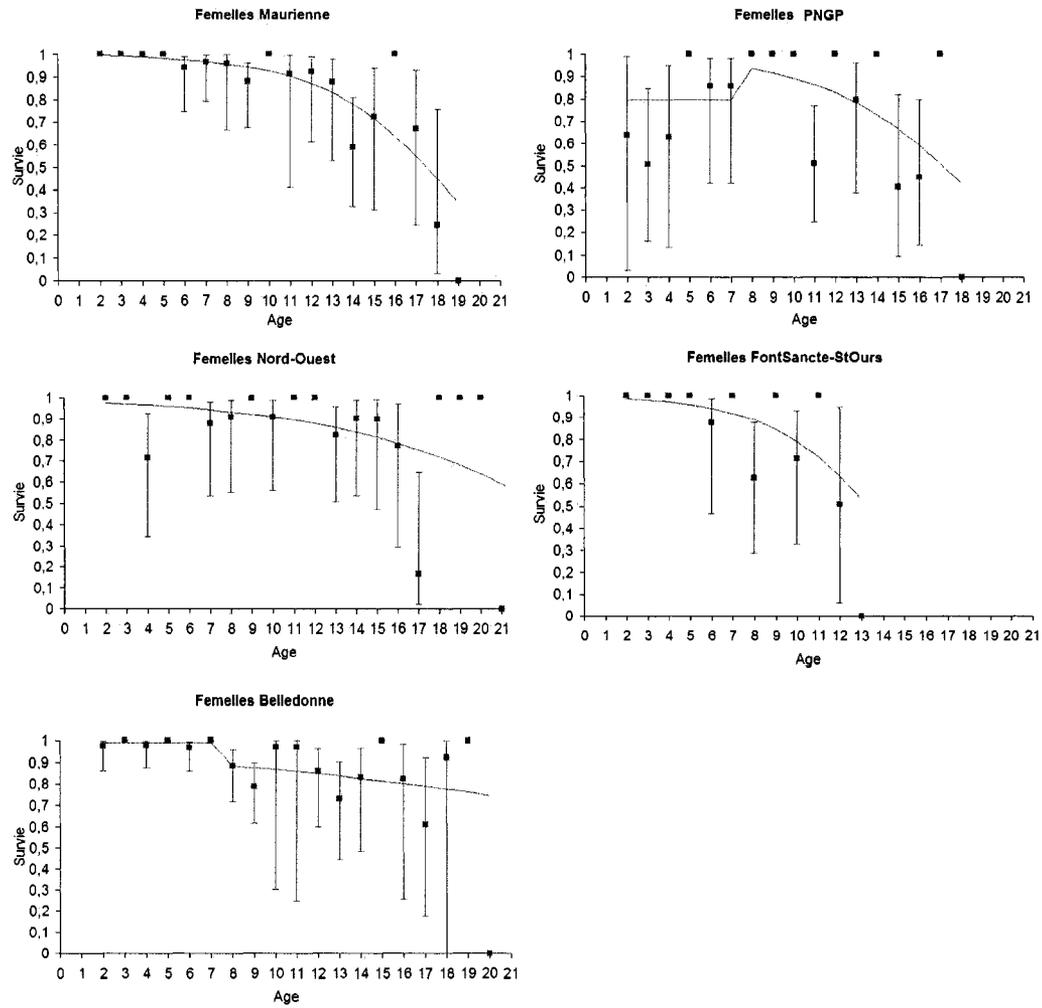


Figure 34. Modélisation de la survie des femelles Bouquetin en fonction de l'âge avec le modèle de survie spécifique à chaque âge ( $\Phi_a \pm IC\ 95\%$ , carrés pleins) et le modèle de Gompertz (courbes).

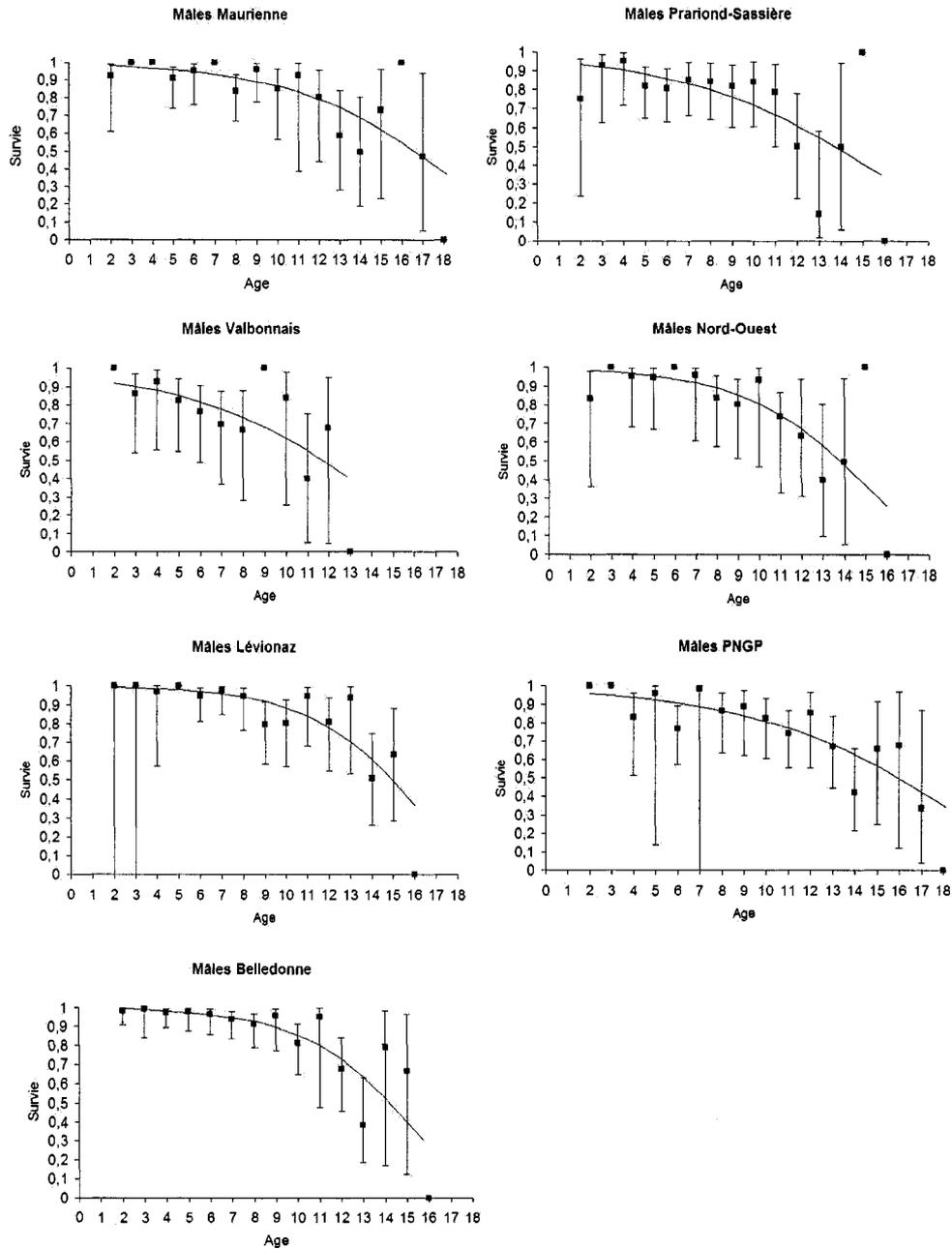


Figure 35. Modélisation de la survie des mâles Bouquetin en fonction de l'âge avec le modèle de survie spécifique à chaque âge ( $\Phi_a \pm IC\ 95\%$ , carrés pleins) et le modèle de Gompertz (courbes).

### III.3.2.6- Effet de la densité et du climat sur les patrons de survie

Il semblerait que la densité ne soit pas un des principaux facteurs structurant les patrons de survie du bouquetin puisque dans les populations de Belledonne et du Lévionaz les modèles tenant compte de l'effet de la densité ne présentent pas les plus faibles AIC (Tableau 24). Cependant, les modèles tenant compte du climat décrivent assez bien les variations de survie (Tableau 24). Pour les femelles de Belledonne, le modèle avec une survie constante des individus 'prime age' et un effet du NAO sur la survie des individus sénescents est meilleur que tous les autres modèles présentés (Tableau 24). La survie des femelles sénescents est plus faible lorsque l'hiver est rigoureux (valeurs négatives de NAO ; figure 36). La survie des femelles 'prime age' reste constante quelles que soient les conditions climatiques (Figure 36). Pour les mâles de Belledonne, les deux meilleurs modèles, qui ont des AIC très proches (Tableau 24, 1511,73 vs 1512,93), sont respectivement celui d'un effet additif du temps sur les deux classes d'âge et celui d'un effet additif de la neige sur la survie des individus 'prime age' et sénescents. Nous retiendrons celui avec un effet additif de la neige sur la survie des individus des deux classes d'âge (Tableau 24 ; figure 36). La hauteur moyenne de neige pendant l'hiver a un effet négatif à la fois sur la survie des mâles 'prime age' et sur celle des mâles sénescents (Figure 36).

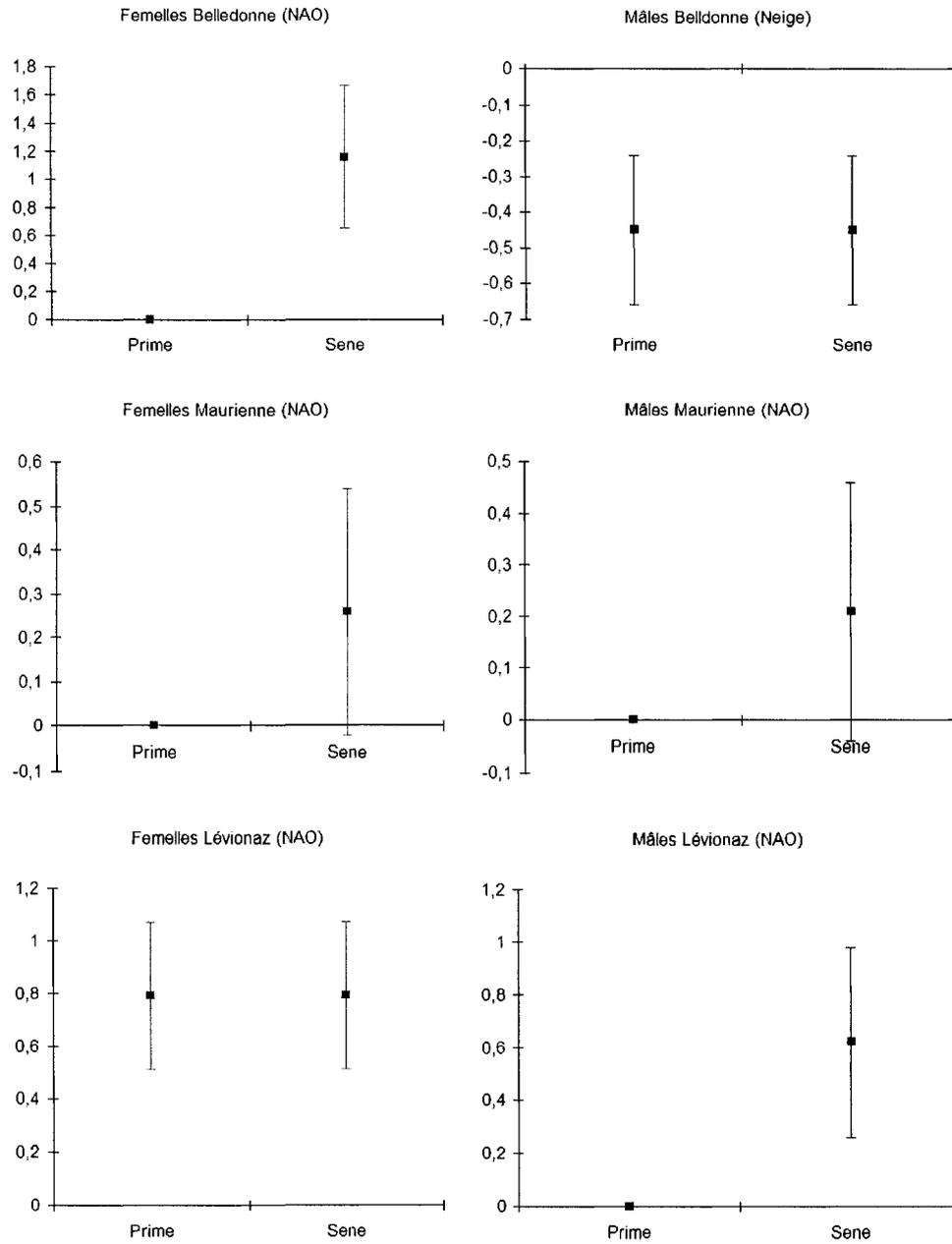
Pour les mâles et les femelles de Maurienne, les deux meilleurs modèles sont celui d'une survie constante pour les individus 'prime age' et sénescents, et celui d'une survie constante des individus 'prime age' et un effet du NAO sur la survie des individus sénescents (Tableau 24 ; femelles : 398,10 vs 399,21 ; mâles : 352,98 vs 354,26). Nous retiendrons ce dernier (Tableau 24 ; figure 36), cependant pour ce modèle, s'il y a effectivement une tendance d'un effet positif du NAO sur la survie des individus sénescents des deux sexes, la pente n'est pas significativement différentes de 0 (Figure 36).

En ce qui concerne les femelles de la population du Lévionaz nous avons trouvé que les deux meilleurs modèles sont celui d'un effet additif du temps sur les deux classe d'âge et celui d'un effet additif du NAO sur la survie des individus 'prime age' et sénescents (Tableau 24 ; 113,98

vs 115,08). Nous retiendrons ce dernier (Tableau 24 ; figure 36). Les femelles des deux classes d'âge ont une meilleure survie lorsque l'hiver est doux (Figure 36).

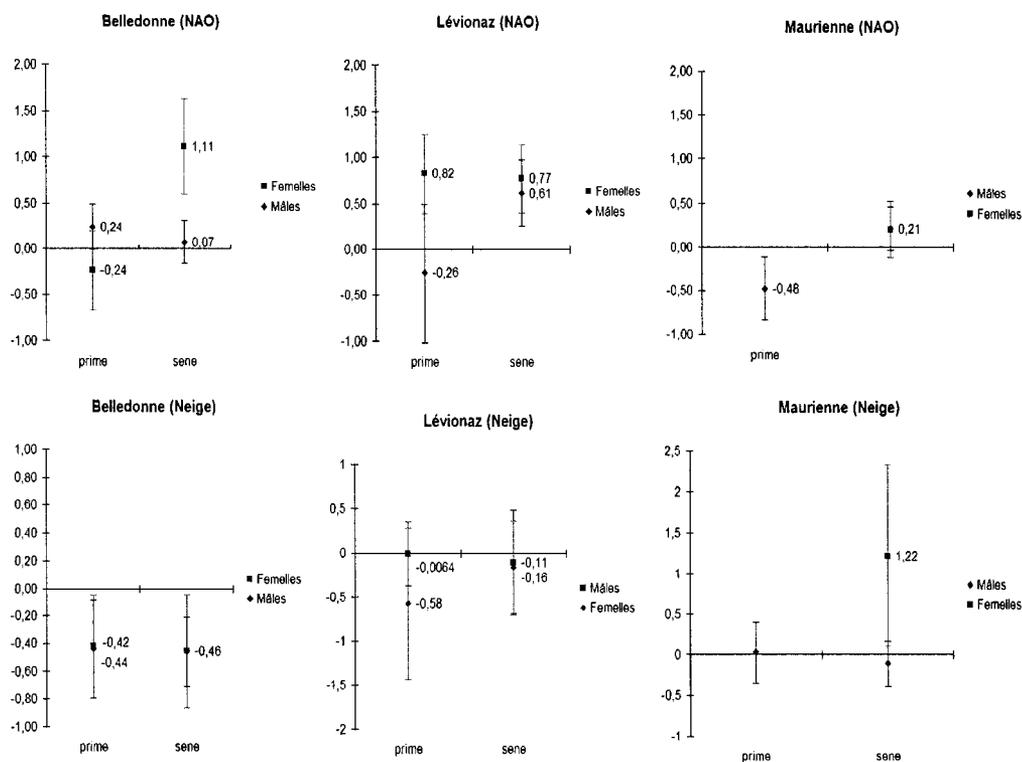
Pour les mâles de la population du Lévrier, les deux meilleurs modèles sont celui d'une survie constante des individus 'prime age' et un effet de la neige sur la survie des individus sénescents, et celui toujours d'une survie constante des individus 'prime age' mais cette fois avec un effet du NAO sur la survie des individus sénescents (Tableau 24, 222,39 vs 222,78). La survie des mâles 'prime age' n'est pas influencée par les conditions climatiques pendant l'hiver cependant les mâles sénescents voient leur survie augmenter lorsque l'hiver est doux (Figure 36), mais aussi, d'après le modèle  $\Phi(2-10)(10)*neige P$  (Tableau 24), la survie des individus sénescents est meilleure lorsque la hauteur moyenne de neige pendant l'hiver est forte (pente=0,45, se=0,23). Ce résultat semblant assez étonnant, nous avons regardé cette relation en détail. Si nous considérons le modèle  $\Phi(2-10)(10)*t P$ , il semblerait que cet effet positif de la neige sur la survie soit principalement le fait de la survie particulièrement faible des mâles sénescents la dernière année du suivi (survie de 2005 à 2006). Nous avons donc ré-analysé l'effet de la neige sur la survie des individus sénescents sans cette dernière année. La neige a alors un effet négatif non significatif sur la survie des mâles sénescents (pente=-0,11 se=0,49).

Nous nous sommes penchés sur les pentes des modèles  $\Phi(2-10,10)*nao$  et  $\Phi(2-10,10)*neige$  dans chaque population pour étudier les effets du climat sur les différentes classes d'âge pour les individus des deux sexes. Les résultats sont variables d'une population à l'autre (Figure 37). Si nous regardons les résultats du modèle  $\Phi(2-10,10)*nao$  à Belledonne, nous montrons que l'effet du NAO est négligeable sur la survie des femelles et des mâles 'prime age', de même que sur la survie des mâles sénescents (Figure 37). Par contre la survie des femelles de plus de 10 ans est meilleure lorsque le NAO augmente, c'est-à-dire quand l'hiver est plus doux (Figure 37). Dans la population du Lévrier le NAO n'a pas d'influence sur la survie des mâles 'prime age' (Figure 37). Cependant les mâles sénescents présentent une survie dépendante des variations du NAO, de même que les femelles 'prime age' et sénescents avec là encore une meilleure survie lorsque le NAO augmente (Figure 37).



**Figure 36.** Pentes ( $\pm$  erreur standard) issues des modèles sélectionnés pour décrire les effets du climat hivernal sur la survie dans les différentes populations de bouquetins.

En Maurienne, le modèle n'a pas été en mesure d'estimer la pente pour la relation entre la survie des femelles 'prime age' et le NAO. Le NAO n'a pas d'effet sur la survie des individus sénescents, par contre, il semblerait que les mâles 'prime age' survivent moins bien pour des valeurs positives de NAO (Figure 37).



**Figure 37.** Pentés issues des modèles  $\Phi(2-10,10)*nao$  (en haut) et  $\Phi(2-10,10)*neige$  (en bas) pour la survie des femelles (en rouge) et des mâles (en bleu) Bouquetin 'prime age' et sénescents

Si l'on examine l'effet de la neige sur la survie des mâles et des femelles 'prime age' et sénescents, dans la population de Belledonne, les résultats du modèle  $\Phi(2-10,10)*neige$  montrent un effet négatif de la neige sur la survie des mâles et des femelles des deux classes

d'âge (Figure 37). Aucune différence entre classes d'âge ou entre sexes n'est mise en évidence dans ce modèle. À Lévrier, la neige n'a pas d'effet sur la survie des mâles 'prime age' mais elle semble avoir un effet positif sur la survie des femelles 'prime age' (pente=0,45 se=0,38) et des individus sénescents des deux sexes (femelles sénescents : pente=0,33, se=0,28 ; mâles sénescents : pente=0,45, se=0,23) (Figure 37). Cependant en ce qui concerne les mâles nous l'avons vu précédemment cette relation devient négative lorsque la dernière année de suivi est enlevée. Etant donné qu'il a été rapporté, d'après des observations de terrain, une forte diminution de la survie la dernière année de l'étude, nous avons là encore regardé si en enlevant la dernière année du suivi (2006) la relation changeait. En effet si l'on retire l'année 2006 de l'analyse, l'effet de la neige sur la survie des femelles 'prime age' et sénescents devient négatif (femelles prime age : pente=-0,58 se=0,86, femelles sénescents : pente=-0,16, se=0,53, figure 37). Il semblerait que lors de l'année 2006 nous observions une diminution de la survie des individus qui ne serait pas liée à la hauteur de neige pendant l'hiver.

En Maurienne là encore le modèle n'a pas été en mesure d'estimer la pente pour la relation entre la survie des femelles 'prime age' et la neige. La survie des mâles en Maurienne ne semble pas être influencée par la hauteur de neige pendant l'hiver et celle des femelles sénescents augmente avec la hauteur moyenne de neige (Figure 37). Ce résultat est à prendre avec précaution étant donné que ce modèle est loin d'être le meilleur pour décrire les variations de la survie en fonction du climat pour les femelles de cette population (Tableau 24 ;  $\Phi(2-10,10)*\text{neige}$  : AIC=413,05 vs  $\Phi(2-10,10)$  : AIC=398,10) dont on a vu que la survie était constante dans le temps.

**Tableau 24.** Nombre de paramètres (ddl), déviance (dev) et AIC des modèles testant les effets du climat hivernal sur la survie des mâles et des femelles dans 3 des populations de bouquetins étudiées. Les modèles avec les plus petits AIC sont en gras et ceux retenus sont en gras et en italique. Afin de faciliter la comparaison avec le modèle sans effets du climat ( $\Phi(2-10,10)$ ), nous l'avons souligné.

Femelles Belledonne				Mâles Belledonne			
Modèle	ddl	dev	AIC	Modèle	ddl	dev	AIC
<i><math>\Phi(1)(2-10)(10)*nao</math> Pt</i>	26	722,22	774,22	<i><math>\Phi(1)(2-10,10)+t</math> Pt</i>	43	1425,73	1511,73
<i><math>\Phi(1)(2-10,10)*nao</math> Pt</i>	27	721,89	775,89	<i><math>\Phi(1)(2-10,10)+neige</math> Pt</i>	26	1460,93	1512,93
<u><math>\Phi(1)(2-10,10)</math> Pt</u>	25	726,35	776,35	$\Phi(1)(2-10)(10)*neige$ Pt	26	1463,07	1515,07
$\Phi(1)(2-10,10)+t$ Pt	43	690,44	776,44	<u><math>\Phi(1)(2-10,10)</math> Pt</u>	25	1466,02	1516,02
$\Phi(1)(2-10)(10)*neige$ Pt	26	725,28	777,28	$\Phi(1)(2-10)(10)*t(2per)$ Pt	26	1464,56	1516,56
$\Phi(1)(2-10,10)+neige$ Pt	27	723,31	777,31	$\Phi(1)(2-10,10)+t(2per)$ Pt	26	1465,19	1517,19
$\Phi(1)(2-10,10)+nao$ Pt	26	726,29	778,29	$\Phi(1)(2-10,10)+nao$ Pt	26	1465,26	1517,26
$\Phi(1)(2-10,10)+t(2per)$ Pt	26	726,32	778,32	$\Phi(1)(2-10)(10)*nao$ Pt	26	1465,95	1517,95
$\Phi(1)(2-10)(10)*t(2per)$ Pt	26	726,34	778,34	$\Phi(1)(2-10,10)*t$ Pt	55	1408,11	1518,11
$\Phi(1)(2-10)(10)*t$ Pt	39	700,44	778,44	$\Phi(1)(2-10,10)*t(2per)$ Pt	27	1464,55	1518,55
$\Phi(1)(2-10,10)*neige$ Pt	28	723,30	779,30	$\Phi(1)(2-10,10)*neige$ Pt	29	1460,93	1518,93
$\Phi(1)(2-10,10)*t(2per)$ Pt	27	726,31	780,31	$\Phi(1)(2-10,10)*nao$ Pt	27	1465,00	1519,00
$\Phi(1)(2-10,10)*t$ Pt	58	674,96	790,96	$\Phi(1)(2-10)(10)*t$ Pt	40	1448,08	1528,08
Femelles Maurienne				Mâles Maurienne			
Modèle	ddl	dev	AIC	Modèle	ddl	dev	AIC
<i><u><math>\Phi(0)(1)(2-10,10)</math> Pt</u></i>	28	342,10	398,10	<i><u><math>\Phi(2-10,10)</math> Pt</u></i>	23	306,98	352,98
<i><math>\Phi(0)(1)(2-10)(10)*nao</math> Pt</i>	29	341,21	399,21	<i><math>\Phi(1)(2-10)(10)*nao</math> Pt</i>	24	306,26	354,26
$\Phi(0)(1)(2-10,10)+nao$ Pt	29	341,30	399,30	$\Phi(1)(2-10,10)*nao$ Pt	25	304,36	354,36
$\Phi(0)(1)(2-10,10)*nao$ Pt	30	341,07	401,07	$\Phi(1)(2-10,10)+neige$ Pt	27	300,91	354,91
$\Phi(0)(1)(2-10)(10)*neige$ Pt	34	334,21	402,21	$\Phi(1)(2-10,10)+nao$ Pt	24	306,96	354,96
$\Phi(0)(1)(2-10,10)+neige$ Pt	35	335,92	405,92	$\Phi(1)(2-10)(10)*neige$ Pt	27	304,82	358,82
$\Phi(0)(1)(2-10)(10)*t$ Pt	46	319,79	411,79	$\Phi(1)(2-10,10)*neige$ Pt	31	299,62	361,62
$\Phi(0)(1)(2-10,10)*neige$ Pt	39	335,05	413,05	$\Phi(1)(2-10,10)+t$ Pt	39	285,27	363,27
$\Phi(0)(1)(2-10,10)+t$ Pt	46	323,80	415,80	$\Phi(1)(2-10)(10)*t$ Pt	39	290,70	368,70
$\Phi(0)(1)(2-10,10)*t$ Pt	61	305,87	427,87	$\Phi(1)(2-10,10)*t$ Pt	53	274,37	380,37

<i>Femelles Levionaz</i>				<i>Mâles Levionaz</i>			
Modèle	df	dev	AIC	Modèle	df	dev	AIC
$\Phi(2-10,10)+t$ P	8	97,98	113,98	$\Phi(2-10)(10)*neige$ P	4	214,39	222,39
$\Phi(2-10,10)+nao$ P	4	107,08	115,08	$\Phi(2-10)(10)*nao$ P	4	214,78	222,78
$\Phi(2-10,10)*nao$ P	5	107,07	117,07	$\Phi(2-10,10)+neige$ P	4	215,59	223,59
$\Phi(2-10)(10)*nao$ P	4	110,78	118,78	$\Phi(2-10,10)+nao$ P	4	215,71	223,71
$\Phi(2-10,10)+neige$ P	4	112,00	120,00	$\Phi(2-10,10)$ P	3	218,32	224,32
$\Phi(2-10,10)*t$ P	13	94,12	120,12	$\Phi(2-10,10)*neige$ P	5	214,39	224,39
$\Phi(2-10)(10)*t$ P	8	104,15	120,15	$\Phi(2-10,10)*nao$ P	5	214,67	224,67
$\Phi(2-10,10)$ P	3	115,18	121,18	$\Phi(2-10)(10)*t$ P	9	206,89	224,89
$\Phi(2-10)(10)*neige$ P	4	113,76	121,76	$\Phi(2-10,10)+densite$ P	4	217,93	225,93
$\Phi(2-10,10)*neige$ P	5	111,93	121,93	$\Phi(2-10,10)+t$ P	9	208,03	226,03
$\Phi(2-10,10)+densite$ P	4	114,07	122,07	$\Phi(2-10,10)*densite$ P	5	216,12	226,12
$\Phi(2-10)(10)*densite$ P	4	114,14	122,14	$\Phi(2-10)(10)*densite$ P	4	218,25	226,25
$\Phi(2-10,10)*densite$ P	5	113,95	123,95	$\Phi(2-10,10)*t$ P	15	200,39	230,39

### III.3.3- Discussion

Tout comme Toïgo *et al.* (1997) dans la population de Belledonne, nous n'avons pas trouvé de différences entre la survie des mâles et des femelles jusqu'à l'âge de 8 ans. Pour quatre autres populations (Maurienne, Champsaur, PNGP et Léviönaz après exclusion des 2 dernières années de suivi), pour toutes les classes d'âge, les mâles survivent aussi bien que les femelles. À Belledonne une différence de survie apparaît pour les individus sénescents, les mâles après 13 ans d'âge survivant moins bien que les femelles. Dans trois autres populations (Prariond-Sassière, Nord-Ouest et FontSancte-StOurs) cette différence apparaît à 8 ans avec les mâles survivant moins bien que les femelles sauf à FontSancte-StOurs où la survie des femelles est plus faible que celle des mâles entre 8 et 13 ans. Dans le Valbonnais l'âge n'avait pas d'effet structurant sur la survie des mâles et en considérant la survie moyenne dans cette population il n'y a pas de différences entre les sexes. Nous notons même que, dans les populations du parc du Grand-Paradis et dans le Nord-Ouest, pour certaines classes d'âge, les mâles survivent mieux que les femelles.

L'âge a un effet structurant sur la survie des bouquetins des deux sexes dans la majorité de nos populations, avec le modèle à 4 classes d'âge (1-2 ans, 2-7 ans, 8-12 ans, plus de 13 ans) donnant une bonne description des patrons de survie. Si nous faisons une moyenne sur toutes nos populations de la survie estimée par classe d'âge, de façon générale chez le bouquetin, les mâles et les femelles ont une très forte survie entre 2 et 8 ans, autour de 91%. De 8 à 12 ans la survie est toujours forte puisqu'elle s'élève à environ 86%, puis elle diminue après 13 ans et à une vitesse variable suivant la population considérée. En moyenne, dans nos populations, la survie après 13 ans est de 53% pour les mâles et de 75% pour les femelles.

Tout comme dans les autres populations d'ongulés, l'âge a un fort effet structurant sur la survie des individus des deux sexes (voir Gaillard *et al.*, 2000 pour une revue). Les grands herbivores suivent le modèle de Caughley avec un taux de survie selon l'âge en forme de cloche, avec une stade juvénile où la survie est souvent plus faible que la survie des individus du stade 'prime age', puis un stade sénescence avec un taux de survie qui diminue avec l'âge (Gaillard *et al.*, 2000; Garrott *et al.*, 2003; Jorgenson *et al.*, 1997; Loison *et al.*, 1994). La diminution de la survie avec l'âge n'est pas un fait exceptionnel (Gaillard *et al.*, 2003a), ce qui l'est plus en revanche, ce sont les fort taux de survie observés jusqu'à l'âge de 8 voir 13 ans juste avant la sénescence. Si des études rapportent le même patron d'une survie élevée chez les femelles (entre 0,90 et 0,97 entre 2 et 10 ans chez l'isard (Gonzales et Crampe, 2001), 0,97 chez les femelles de moins de 10 ans chez le wapiti (Garrott *et al.*, 2003), 0,97 chez les femelles 'prime age' chez le chamois (Loison *et al.*, 1994), 0,94 pour les femelles 'prime age' et 0,85 pour les vieilles femelles chez le mouflon d'Amérique (Jorgenson *et al.*, 1997)), les mâles chez le bouquetin présentent un patron de survie assez exceptionnel de par le fort taux de survie des individus 'prime age' et des vieux adultes jusqu'à 13 ans. Chez l'isard, le mouflon d'Amérique (Loison *et al.*, 1999a), le chevreuil (Gaillard *et al.*, 1993; Loison *et al.*, 1999a), le cerf (Catchpole *et al.*, 2004), ou encore le mouton de Soay (Catchpole *et al.*, 2000), les mâles présentent tous un patron de survie avec une diminution avant 8 ans, alors que le bouquetin montre une forte survie jusqu'à 8 ans voir 13 ans.

Le patron de survie des mâles chez le bouquetin, décrit par le modèle de Gompertz à 2 ans, présente une faible mortalité initiale et un fort taux de sénescence comparé à ce qui a été

trouvé chez une espèce dimorphique comme le mouflon d'Amérique ou chez une espèce faiblement dimorphique comme le chevreuil (Tableau 25). Si l'on considère le patron de survie des femelles chez le bouquetin, suivant le modèle de Gompertz à 2 ans, la mortalité initiale et le taux de sénescence sont assez similaires à ce qui est rapporté chez les femelles d'autres espèces d'ongulés (Tableau 25). La différence porte donc principalement sur les mâles.

**Tableau 25.** Mortalité initiale et taux de sénescence issus du modèle de Gompertz à partir de 2 ans chez les mâles et les femelles de mouflon d'Amérique et de chevreuil (issus de Gaillard *et al.*, 2004). En gras les résultats de notre étude sur le bouquetin.

<i>Espèce</i>	<i>Mortalité initiale</i>		<i>Taux de sénescence</i>	
	<i>Femelles</i>	<i>Mâles</i>	<i>Femelles</i>	<i>Mâles</i>
Mouflon d'Amérique	0,039	0,121	0,161	0,105
Chevreuil	0,021	0,064	0,199	0,171
<b>Bouquetin</b>	<b>0,004-0,111</b>	<b>0,004-0,05</b>	<b>0,08-0,29</b>	<b>0,19-0,35</b>

Ce patron de survie est assez étonnant si l'on considère le fort dimorphisme sexuel du bouquetin. Les populations de grands herbivores ont une forte structure d'âge et de sexe. Chez la plupart des espèces polygynes avec un fort dimorphisme sexuel de taille, les mâles et les femelles ont des tactiques d'histoire de vie contrastées et la survie des mâles est généralement plus faible que celle des femelles (e.g. Clutton-Brock *et al.* (1982) pour le cerf, Jorgenson *et al.* (1997) et Loison *et al.* (1999a) pour le mouflon d'Amérique, Gaillard *et al.*, (1993) pour le chevreuil, Loison *et al.* (1999a) pour l'isard). Ces différences de survie entre les mâles et les femelles sont souvent interprétées comme un résultat de la sélection sexuelle. La forte compétition intra sexuelle pour l'accès aux femelles lors du rut est à même d'entraîner une plus forte mortalité des mâles, de même que leur grande taille corporelle, impliquant de plus grands besoins énergétiques, les rendrait plus sensibles que les femelles à des stress climatiques ou nutritionnels. De plus pour des espèces comme le bouquetin où le rut a lieu au début de l'hiver, aux vues des dépenses énergétiques associées à la compétition intra sexuelle, et la diminution du temps de prise alimentaire pendant la période de reproduction, les mâles

aborderaient la période hivernale avec une mauvaise condition physique. De ce fait on s'attend à ce que la survie des mâles soit plus faible que celle des femelles.

Ce patron de survie unique présenté par les mâles chez le bouquetin pourrait être relié à une stratégie d'histoire de vie différente de ce que l'on observe chez d'autres espèces polygynes, impliquant une allocation d'énergie conservatrice. En effet, les bouquetins semblent allouer une faible quantité d'énergie à la croissance et à la reproduction, en comparaison avec des herbivores de taille similaire. Pendant le rut, les mâles essaient de défendre une seule femelle en œstrus à la fois. Toïgo (1998) observe pendant trois saisons de rut que chez le bouquetin, les mâles semblent réfractaires à s'engager dans des combats violents et établiraient plutôt une forte hiérarchie de dominance basée sur la taille corporelle et celle de leurs cornes. Chez le bouquetin, la croissance corporelle et celle des cornes se fait régulièrement tout au long de la vie (Toïgo *et al.*, 1999) ce qui implique que les mâles les plus gros avec les plus grosses cornes sont aussi les plus vieux et seraient ceux qui auraient accès aux femelles. Leur stratégie conservatrice serait donc principalement basée sur une maximisation de leur survie pour atteindre une grande taille corporelle et de cornes vers 12 ans d'âge où ils gagnent un accès complet aux femelles. La diminution de la survie des mâles bouquetin à partir de 12 ans et leur plus fort taux de sénescence par rapport aux mâles d'autres espèces d'ongulés soutiennent notre hypothèse d'un investissement dans la reproduction concentré dans les dernières années de vie.

La présence ou l'absence de différences dans les taux de survie entre les deux sexes serait donc plutôt le fait de l'environnement social et écologique. Dans une population où la compétition entre les mâles pour la reproduction est faible (à cause d'un biais de sex-ratio en faveur des femelles, ou encore un système promiscuiste) et où la nourriture n'est pas limitante, les mâles peuvent survivre aussi bien que les femelles (Toïgo *et al.* 1997). C'est ce que montrent Loison et Langvatn (1998) dans une population de cerfs en Norvège où il n'y a pas de différence dans les taux de survie adulte des mâles et de femelles. Ce patron est probablement dû à la grande quantité de nourriture disponible pendant l'été, qui permet aux mâles d'allouer dans leur croissance et dans un même temps, d'effectuer des réserves mais aussi à cause du biais de sex-ratio dû à la chasse qui diminue la compétition entre les mâles pendant le rut (Loison et Langvatn, 1998). Chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini*) il

n'existe pas non plus de différence entre les taux de survie des mâles et des femelles (Cransac *et al.*, 1997) sûrement du fait de l'absence de restriction dans les ressources dans le massif du Caroux-Espinouse. De même Loison *et al.* (1999a) soulevaient la question du lien entre le dimorphisme sexuel de taille, du coût de la polygynie pour les mâles et de la plus forte survie des femelles par rapport aux mâles, étant donné que la plus forte différence entre les taux de survie des mâles et des femelles a été trouvée pour l'espèce la moins dimorphique et la moins polygyne de leur étude : le chevreuil. Ils soulignent que la polygynie en elle-même est une faible mesure du niveau de compétition et des ressources énergétiques allouées à la reproduction par les mâles et qu'un système d'appariement polygyne avec une faible fréquence de combats entre les mâles peut ne pas entraîner une plus forte mortalité des mâles que chez des espèces moins polygynes.

En effet une étude comparative sur les taux de survie adulte de 18 espèces d'ongulés polygynes a montré que la différence de survie entre mâles et femelles n'est pas corrélée au niveau de polygynie ou au dimorphisme sexuel mais serait plutôt le fait des conditions environnementales. Ainsi les mâles survivraient moins bien que les femelles seulement sous de mauvaises conditions environnementales leur grande taille corporelle devenant coûteuse et entraînerait alors une possible diminution de leur survie, alors que sous des conditions favorables elle leur conférerait alors un avantage (Toïgo et Gaillard, 2003).

En effet nous avons montré pour la population de Belledonne que les vieux mâles étaient sensibles aux changements de densité, leur survie étant plus faible pour la période où la densité de la population est plus forte (Toïgo *et al.*, 2007). Les mâles 'prime age', tout comme les femelles de tout âge, ne semblent pas influencés par les variations de densité ce qui reflèterait leur stratégie conservatrice. Dans le Lévionaz nous n'avons pas mis en évidence d'effet de la densité sur la survie des individus quel que soit leur sexe et leur âge. De plus, le climat hivernal semble avoir des effets sur la survie des mâles et des femelles chez le bouquetin mais les résultats sont contrastés suivant la population. Nous nous attendions à ce que les mâles 'prime age' survivent moins bien que les femelles lorsque les conditions pendant l'hiver ont été mauvaises. De même la survie des femelles sénescences devait être affectée dans une moindre mesure par la sévérité de l'hiver que celle des vieux mâles.

Les modèles décrivant au mieux les variations des taux de survie avec les fluctuations climatiques montrent que dans la population de Belledonne, en accord avec ce que nous attendions, la survie des femelles 'prime age' n'est pas influencée par le climat hivernal (représenté par le NAO) alors que celle des femelles sénescentes est affectée par les effets du NAO, leur survie étant moins bonne lorsque l'hiver est rigoureux (faibles valeurs de NAO). Les mâles de Belledonne, eux, montrent principalement une sensibilité à la hauteur de neige, les mâles 'prime age' et sénescents voyant leur survie diminuer lorsque la hauteur moyenne de neige pendant l'hiver est forte. Notre hypothèse est donc validée dans cette population, les mâles 'prime age' survivant moins bien que les femelles lorsque les conditions environnementales deviennent défavorable. De même la survie des mâles et des femelles sénescents est sensible à de mauvaises conditions climatiques pendant l'hiver, même si nous n'avons pas mis en évidence d'effet plus marqué chez les mâles. Dans la population de Maurienne, mâles et femelles ont une survie constante dans le temps qui ne semble pas être sensible aux fluctuations climatiques pendant l'hiver. Dans la population du Lévionaz contrairement à ce que l'on pouvait attendre du fait de la canalisation de la survie des femelles 'prime age', les femelles des deux classes d'âge sont influencées par la rigueur de l'hiver, leur survie diminuant les années où l'hiver est dur (faible valeur de NAO). Dans cette population, la survie des mâles 'prime age' est peu variable car elle ne subit pas les effets du NAO. Cependant, les vieux mâles ont une meilleure survie lorsque l'hiver est doux (fortes valeurs de NAO). De plus nous n'avons pas trouvé que les vieux mâles étaient plus affectés que les femelles par les conditions climatiques pendant l'hiver.

L'absence d'effet du climat hivernal dans la population de Maurienne est assez étonnante, cette population étant une des plus anciennes avec un effectif stabilisé. Jacobson *et al.* (2004) ont montré un effet en interaction de la densité et du climat, et de ce fait, des conditions extrêmes du climat vont avoir un plus grand impact sur les paramètres démographiques à forte plutôt qu'à faible densité. Nous nous attendions donc à ce que dans les populations où la densité est forte comme en Maurienne, l'effet du climat soit plus marqué, or ce ne semble pas être le cas. La faible croissance de la population montre que la population est limitée cependant elle ne semble pas plus limitée les années où le climat est défavorable. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que même si l'effectif est stabilisé, les individus sont en bonne

condition physique et capables de faire des réserves pour faire face à de mauvaises conditions climatiques en hiver. D'autres populations ont montré une absence d'effet du climat sur la survie des adultes. Jorgenson *et al.* (1997) montrent que le climat hivernal n'affecte pas la survie des individus des deux sexes dans deux populations de mouflons d'Amérique. De même, dans une population de cerfs en Norvège il a été montré que la survie adulte n'était pas influencée par la rudesse de l'hiver ni chez les mâles, ni chez les femelles (Loison et Langvatn, 1998).

Nous l'avons vu précédemment, les femelles sont sélectionnées pour ne pas compromettre leur survie au dépend de leur reproduction (Gaillard et Yoccoz, 2003) et de ce fait montrent généralement une survie élevée et peu variable dans le temps. Nous ne nous attendions donc pas à ce que la survie des femelles 'prime age' dans le Lévisionaz soit influencée par la rigueur de l'hiver tout comme les femelles sénescents. Des observations de terrain ont rapporté une faible survie des femelles de cette population confirmées par notre travail puisqu'entre 2005 et 2006 la survie des femelles dans cette population diminuait ( $0,60 \pm 0,16$  pour les femelles 'prime age' et  $0,54 \pm 0,15$  pour les femelles sénescents). Il semblerait que cette faible survie des femelles puisse être en partie attribuée à une diminution de la survie lorsque les conditions climatiques en hiver sont défavorables. Cette faible résistance des femelles 'prime age' face à une dégradation du climat pourrait être le fait d'une moins bonne condition physique des femelles liée à une épidémie de kératoconjunctivite dans le Lévisionaz qui a surtout touché les femelles (Bassano, com. pers.). Il en est de même pour les mâles sénescents dont la survie a subi une forte diminution au cours de l'année 2006 qui elle n'est pas corrélée à une anomalie climatique.

Tout comme ce que l'on observe pour la survie des mâles dans la population de Belledonne, nous nous attendions à ce que la neige ait un effet négatif sur la survie des individus. Garrott *et al.* (2003) ont montré que la survie des vieilles femelles wapiti était négativement influencée par l'épaisseur de la couche de neige. De plus, dans la population de bouquetins du Grand-Paradis, les résultats de Jacobson *et al.* (2004) laissent penser que la survie adulte a augmenté les années où la hauteur de neige était faible. La profondeur de neige est susceptible d'affecter la survie de toutes les classes d'âge tout d'abord à travers les avalanches. Elle peut aussi avoir un coût en termes de thermorégulation, ou affecter la quantité et la qualité de ressources

disponibles, la nourriture étant moins accessible lorsque la couverture neigeuse est importante. L'effet de la profondeur de neige sur la survie pourrait donc jouer à travers un affaiblissement, voir une mort par famine pendant les mois d'hiver. Au cours de cette période, il est difficile pour le bouquetin de trouver de la nourriture et il est possible que beaucoup atteignent la fin de la saison dans des conditions physique précaires (von Hardenberg *et al.*, 2000). De plus le bouquetin semble être peu adapté pour se déplacer dans la neige ce qui implique là encore un coût dû à l'énergie requise pour la locomotion. La profondeur de neige et la durée de l'enneigement sont donc probablement des facteurs clés pour comprendre l'écologie des communautés des herbivores de haute montagne et donc du bouquetin (Loison *et al.*, 2003). Cependant comme mentionné précédemment, certaines études ont explicitement rapporté l'absence d'effet de la neige sur la survie des adultes. (Gonzales et Crampe, 2001; Jorgenson *et al.*, 1997; Loison et Langvatn, 1998). Le fait que l'on ait trouvé un effet négatif de la neige seulement dans la population de Belledonne n'est donc pas étonnant. Chez les ongulés de montagne, l'enneigement affecte peut être la survie seulement si les chutes de neige sont extrêmes (Loison *et al.*, 1999b). De plus, tout comme le suggèrent Loison *et al.* pour le chamois, dans certaines populations de bouquetins, la topographie et la diversité des sites disponibles pourrait leur permettre d'éviter les conditions neigeuses défavorables en changeant de secteur.

Des variations à grande échelle du climat, notamment à travers le NAO, peuvent aussi affecter les populations d'ongulés, les changements de pressions atmosphériques de l'Atlantique Nord pouvant influencer le climat local et donc agir sur la croissance de la végétation nécessaire à l'alimentation des ongulés (Post *et al.*, 1999). Cependant, comme les effets du NAO peuvent résulter en différents patrons climatiques locaux dans différentes régions (Mysterud *et al.*, 2000), ces interactions sont souvent complexes (Weladji *et al.*, 2002). Nous avons montré que le NAO a un effet positif sur la survie du bouquetin, celle-ci étant meilleure lorsque le NAO est positif (qui correspond dans les Alpes à un hiver chaud avec de faibles précipitations), et ceci pour les individus sénescents des deux sexes (sauf aussi pour les femelles 'prime age' du Léviotaz, mais ceci ne semble pas directement lié au climat). Des effets du NAO sur la survie ont été rapportés chez plusieurs espèces d'ongulés. Coulson *et al.* (2001) montrent que chez le mouton de Soay, pour toutes les classes d'âge et de sexe, la survie est plus faible lorsque les

hivers sont défavorables c'est-à-dire venteux et humides (fortes valeurs de NAO). Au contraire, Loison *et al.* (1999b) trouvent que dans les Alpes chez les chamois adultes, la survie diminue après des hivers doux (valeurs positives de NAO : fortes températures et faibles précipitations). Ces résultats montrent que les idées que l'on se fait des effets de la sévérité hivernale et de la neige sur la survie des herbivores sont bien plus complexes que ce que l'on pense.

Dans les deux populations où la sévérité hivernale a un impact sur la survie des bouquetins (Belledonne et Lévionaz), les individus sénescents des deux sexes sont affectés par le climat. Nous nous attendions cependant à ce que les vieux mâles, du fait du coût associé à leur grande taille corporelle (Toïgo et Gaillard, 2003), soient plus affectés que les vieilles femelles, ce que nous n'avons pas pu mettre en évidence. Une forte sensibilité des vieilles femelles a déjà été rapportée chez quelques espèces d'ongulés (pour une revue voir Gaillard *et al.*, 2000), même si sa mise en évidence est encore rare. Nous l'avons vu, de fortes pressions de sélection semblent agir sur les individus 'prime age' pour éviter tout comportement coûteux en terme de survie (comportement d'évitement du risque). Cependant on peut attendre une plus grande variabilité pour la survie des vieux individus par rapport aux 'prime age' puisque les pressions de sélection qui jouent sur la survie des vieux individus vont être plus faibles que celles qui agissent sur la survie des individus plus jeunes (Hamilton, 1966). Chez les femelles wapiti la quantité de neige a une influence seulement sur les individus sénescents (Garrott *et al.*, 2003). Nous avons mis en évidence un phénomène de sénescence à la fois chez les mâles et chez les femelles bouquetin, les individus sont donc moins à même de faire face à des conditions climatiques défavorables. Cette diminution peut aussi être due à une dentition en mauvais état chez les vieux individus, qui va diminuer leur capacité à se nourrir (Carranza *et al.*, 2004; Gaillard *et al.*, 1993; Garrott *et al.*, 2003). La faible quantité et la mauvaise qualité de la nourriture en hiver, associé aux coûts énergétiques liés à des conditions défavorables en hiver (thermorégulation, locomotion) peuvent, nous l'avons vu, entraîner une hausse de la mortalité par une mauvaise condition physique, due à un manque de nourriture qui peut être exacerbé chez les vieux individus à cause de leur mauvaise dentition.

De plus si les mâles 'prime age' à Belledonne ne présentent pas de diminution de leur survie à forte densité, il semble cependant qu'ils soient sensibles aux conditions climatiques en hiver

puisque, conformément à ce qui a été montré par Toïgo et Gaillard (2003), leur survie est moins bonne que celle des femelles sous des conditions défavorables. A forte densité en effet, les mâles 'prime age' dans le Belledonne survivent aussi bien que les femelles seulement lorsque les conditions climatiques en hiver sont favorables, puisque leur survie diminue lorsque que l'hiver est rigoureux. Les mâles 'prime age' dans le Lévionaz eux survivent aussi bien que les femelles. Peut être que ces individus ne subissent pas d'effet de la densité ce qui expliquerait les différences trouvées pour les mâles entre les populations de Belledonne et le Lévionaz. En effet Jacobson *et al.* (2004) ont montré que depuis 1990 la densité diminue dans le parc du Grand-Paradis.

## Résumé

- A partir des données de Capture-Marquage-Recapture issues du suivi à long terme de différentes populations de bouquetins, nous avons pu construire et comparer les patrons de survie des mâles et des femelles.
- Nous avons d'abord montré que dans toutes nos populations de bouquetins, qu'elles soient colonisatrices ou stables, mâles et femelles ont un taux de survie annuel très élevé jusqu'à l'âge de 8 ans, des différences apparaissant seulement chez les vieux individus lorsque la survie diminue. Pour quatre des neuf populations étudiées, mâles et femelles ont la même probabilité de survie pour toutes les classes d'âge.
- De façon générale, l'âge a un fort effet structurant sur les patrons de survie, avec une survie des adultes très forte pour les individus des deux sexes, puis une diminution de la survie chez les vieux individus, correspondant au phénomène de sénescence.
- Nous avons mis en évidence un effet de la densité sur la survie des vieux mâles dans le massif de Belledonne, leur survie étant plus faible à plus forte densité. Dans deux autres populations, la densité semble avoir peu d'impact sur les patrons de survie des individus des deux sexes.
- Enfin, pour deux des trois populations considérées, la survie des individus sénescents semble sensible aux variations du climat, notamment à la variation de la sévérité hivernale, la survie étant plus faible les années de mauvaises conditions climatiques.

---

## CHAPITRE 4

# BILAN DÉMOGRAPHIQUE

---

### Introduction

---

Jusqu'à présent nous nous sommes intéressés à l'estimation des paramètres démographiques et à leurs variations. Nous voulons maintenant connaître les relations qui lient les variations des effectifs d'une population aux variations de ses paramètres démographiques. En effet, tous les paramètres démographiques ne vont pas influencer le taux d'accroissement dans des proportions similaires. Il est donc d'un intérêt fondamental en écologie de savoir quelles vont être les influences des différents paramètres démographiques sur les variations du taux d'accroissement d'une population afin de mettre en place des plans de gestions des populations et éventuellement prévoir les fluctuations numériques des populations (Caswell, 2001). Par exemple pour prévenir un déclin dans une population il est bon de savoir quels paramètres démographiques sont susceptibles d'entraîner une forte réduction du taux d'accroissement.

Cette connaissance passe par l'estimation de l'élasticité du taux d'accroissement à un paramètre démographique qui va mesurer de combien un changement donné d'un paramètre démographique va faire varier le taux d'accroissement. Plus l'élasticité du taux d'accroissement à un paramètre démographique est forte, plus le changement donné de ce paramètre va avoir d'influence sur le taux d'accroissement et inversement. Cependant, les paramètres qui ont une grande élasticité ne sont pas forcément les plus importants s'ils ne varient pas. Au calcul de l'élasticité il est donc important d'ajouter l'étude des variations des

paramètres démographiques pour appréhender leur impact sur le taux de multiplication. Pour cela il existe deux approches. Les analyses prospectives se penchent sur ce qui arrive au taux de multiplication si un paramètre démographique varie : c'est le calcul de l'élasticité. Les analyses rétrospectives sont spécifiques à la variance observée et décomposent la variance du taux de multiplication en contributions de la variance des paramètres démographiques.

Dans ce travail nous avons effectué une analyse prospective en utilisant des modèles démographiques qui prennent en compte la structure d'âge de la population puisque les populations de grands mammifères, et en particulier de bouquetins, ont une forte structure d'âge et que les paramètres de reproduction et les patrons de survie varient suivant l'âge des individus. Dans un premier temps, nous avons estimé les taux de multiplication des différentes populations à partir des paramètres démographiques estimés dans les chapitres précédents, et par la suite, déterminé lequel de ces paramètres a le plus grand impact potentiel sur ces taux d'accroissement.

### III.4.1- Méthode

---

À partir de l'estimation des paramètres démographiques, nous avons construit un modèle démographique pour chaque population lorsque nous disposons des informations à la fois sur la reproduction et la survie. Nous avons utilisé le modèle matriciel de Leslie qui est un modèle déterministe, en temps discret, d'âge structuré et où les femelles dominant (nombre de femelles produites par mère). Ce modèle est souvent utilisé pour la gestion des populations d'ongulés (Eberhardt 1991, Gaillard et Yoccoz 2003).

La matrice de Leslie permet de prévoir les effectifs de chaque classe d'âge à l'année  $t+1$  à partir des effectifs par classes d'âge à l'année  $t$  juste avant les naissances et des paramètres démographiques de chaque classe d'âge. Cette matrice porte sur sa première ligne les paramètres de recrutement par classe d'âge et sur sa première sous-diagonale les survies annuelles des différentes classes d'âge. Au bout d'un certain temps, la structure de la

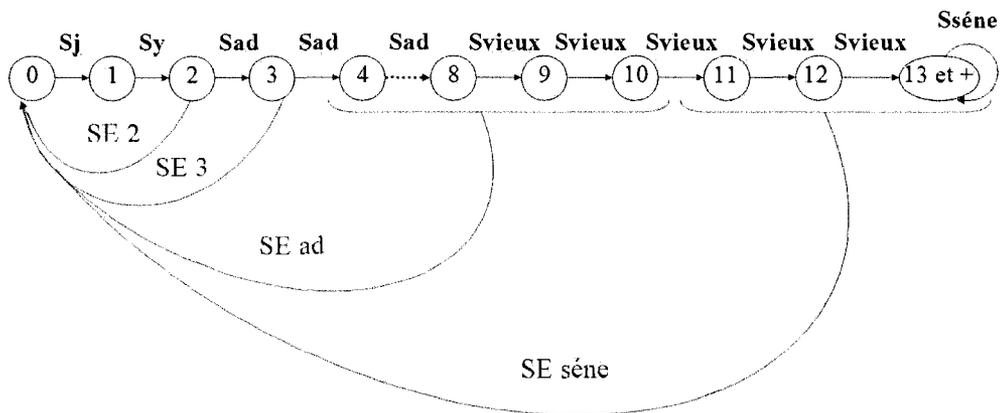
population converge vers une structure stable et le taux de multiplication ( $\lambda$ ) tend asymptotiquement vers une constante qui est la plus grande valeur propre de la matrice de Leslie. De même il est possible d'obtenir la structure d'âge stable qui correspond au vecteur propre à droite de la matrice de Leslie associé à  $\lambda$ .

Le modèle matriciel de Leslie peut estimer :

- ↳ le taux de multiplication asymptotique de la population ( $\lambda$ ),
- ↳ la durée de génération (âge moyen pondéré des femelles reproductrices)
- ↳ l'élasticité du taux de multiplication à chaque paramètre.

Les paramètres démographiques dans le modèle sont supposés être constants au cours du temps. Nous avons donc utilisé les estimations moyennes de survie (Tableau 26) et de succès d'élevage des femelles par classes d'âge (Tableau 27). Comme nous avons des données répétées pour le succès d'élevage des femelles nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés mixtes (glmmML). Le cycle de vie sur lequel la construction de la matrice est basée est représenté à la figure 38. Nous avons estimé que la sex-ratio était à l'équilibre. Le pas de temps est exactement égal à la durée de chacune des classes d'âge : l'intervalle de projection est donc l'année.

Parce que très peu de femelles ont été marquées à un an, la survie jusqu'à un an ne peut pas être estimée par CMR. Une analyse récente dans la population de Belledonne montrant que la survie des individus entre 1 et 2 ans est proche de 1 (Toïgo *et al.*, 2007), nous avons assigné une valeur de 0,95 à la survie des individus de 1 an.



**Figure 38.** Cycle de vie des femelles bouquetins. 1, 2, 3,...13 :classes d’âge; SE 2 : succès d’élevage des femelles de 2 ans ; SE 3 : succès d’élevage des femelles de 3 ans ; SE ad : succès d’élevage des femelles adultes (4 à 10 ans), SE sene : succès d’élevage des femelles sénescentes (11 ans et plus) ; S<sub>j</sub> : survie juvénile ; S<sub>y</sub> : survie des yearlings ; S<sub>ad</sub> survie adulte : survie annuelle des femelles entre 2 et 8 ans ; S<sub>vieux</sub> : survie annuelle des femelles entre 8 et 13 ans, S<sub>sene</sub> : survie annuelle des femelles de 13 ans et plus

La matrice de Leslie utilisée est donc structurée de la façon suivante :

0	Fr2	Fr3	Frad	Frad	Frad	Frad	Frad	Frad	Frad	Frsene	Frsene	Frsene
Sy	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	Sad	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	Sad	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	Sad	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	Sad	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	Sad	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	Sad	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	Svieux	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	Svieux	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	Svieux	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Svieux	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Svieux	Ssene

Avec :

- Fr2=S<sub>j</sub> x SE2 x Fec
- Fr3=S<sub>j</sub> x SE3 x Fec
- Frad=S<sub>j</sub> x SEad x Fec
- Frsene=S<sub>j</sub> x SE sene x Fec
- S<sub>j</sub>=1
- S<sub>y</sub>=0,95
- Fec=0,5

De plus, pour les populations du Mercantour, nous ne disposons que des données sur la productivité (Tableau 28). En absence d'estimations du succès d'élevage pour ces deux populations, nous nous sommes basés sur des valeurs d'autres populations de bouquetins pour lesquelles nous disposons des données à la fois sur la survie des cabris et sur la productivité des femelles (Tableau 28) : étant donné que les populations du Mercantour sont en phase colonisatrice et que les paramètres de reproduction moyens sont plus élevés dans ces populations, nous avons considéré des valeurs de survie juvénile de 0,66 ou 0,92.

**Tableau 26.** Taux de survie et succès d'élevage des femelles (issus de glmmML), estimés pour différentes classes d'âge dans les populations étudiées.

<i>Population</i>	<i>Survie</i>			<i>Succès d'élevage</i>			
	<i>2-7 ans</i>	<i>8-12 ans</i>	<i>&gt;13 ans</i>	<i>2 ans</i>	<i>3 ans</i>	<i>4-10 ans</i>	<i>&gt;10 ans</i>
Maurienne	0,97	0,93	0,69	0	0,14	0,36	0,30
Prariond	0,91	0,91	0,76	0	0,5	0,39	0,15
Champsaur	0,92	0,97	0,86	0	0	0,45	0,49
Valbonnais	0,89	0,83	0,81	0	0,49	0,45	0,14
Nord-Ouest	0,92	0,95	0,77	-	-	-	-
St Ours	0,97	0,78	0	-	-	-	-

**Tableau 27.** Productivité des femelles estimée pour différentes classes d'âge (issue de glmmL) dans les deux populations du parc du Mercantour.

<i>Population</i>	<i>2 ans</i>	<i>3 ans</i>	<i>4-10 ans</i>	<i>&gt;10 ans</i>
Nord-Ouest	0,177	0,68	0,70	0,49
FontSancte-StOurs	0,24	0,66	0,77	0,89

**Tableau 28.** Estimation de la survie juvénile ( $S_j$ ), du recrutement et de la productivité dans 4 populations de bouquetins dans des Parcs Nationaux français

<i>Population</i>	<i>recrutement</i>	<i>productivité</i>	<i><math>S_j</math></i>
Maurienne	0,36	0,56	0,65
Prariond	0,25	0,50	0,50
Champsaur	0,50	0,53	0,93
Valbonnais	0,40	0,73	0,55

### III.4.2- Résultats

Pour toutes les populations le taux de multiplication est supérieur à 1. Il est estimé à 1,052 en Maurienne et 1,033 à Prariond-Sassière (Tableau 29). Dans le parc des Ecrins, la population du Champsaur a un taux d'accroissement supérieur à celui du Valbonnais, puisqu'elle augmente d'environ 7% en un an contre 2% dans le Valbonnais (Tableau 29). Les populations du Mercantour ont une croissance plus forte avec, dépendamment de la valeur de survie juvénile considérée, des taux d'accroissement de 7% à 13% par an dans le Nord-Ouest et de 10% à 17% par an à FontSancte-StOurs (Tableau 29).

**Tableau 29.** Taux de multiplication ( $\lambda$ ), durée de génération (TB), pourcentage d'individus de 1 ans et de plus de 13 ans dans la population (%1an, % 13+) et élasticité aux différents paramètres démographiques pour 6 populations de bouquetins.  $e_r$  : élasticité au recrutement,  $e_y$  : élasticité à la survie des individus de 1ans,  $e_{pa}$  : élasticité à la survie 'prime-age',  $e_{sen1}$  : élasticité à la survie des individus de 8 à 12 ans et  $e_{sen2}$  : élasticité à la survie des individus de 13 ans et plus.

Population	$\lambda$	TB	%1an	%13+	Elasticité				
					$e_r$	$e_y$	$e_{pa}$	$e_{sen1}$	$e_{sen2}$
Maurienne	1,052	8	11,7	10,4	0,125	0,125	0,566	0,153	0,031
Prariond	1,033	6,67	12,6	12,3	0,150	0,150	0,565	0,106	0,031
Champsaur	1,073	9,62	13,7	14,8	0,104	0,104	0,501	0,188	0,103
Valbonnais	1,019	6,21	13,8	9,9	0,161	0,161	0,584	0,071	0,022
NW S <sub>j</sub> =0,66	1,077	6,85	15	9,6	0,146	0,146	0,545	0,128	0,035
NW S <sub>j</sub> =0,92	1,134	6,17	18,7	5,7	0,162	0,162	0,553	0,102	0,021
S <sup>t</sup> Ours S <sub>j</sub> =0,66	1,10	5,99	16,7	1,2	0,167	0,167	0,589	0,077	0
S <sup>t</sup> Ours S <sub>j</sub> =0,92	1,17	5,59	20,3	0,7	0,179	0,179	0,581	0,061	0

La durée de génération va de 5,6 à 9,62 ans suivant la population considérée (Tableau 29). De même le pourcentage d'individus de 1 an et de plus de 13 ans va être fonction de la population : il y a quasiment la même proportion de jeunes et vieux individus (8 à 12 ans) dans

les populations de Maurienne, Prariond-Sassière et du Champsaur alors que la proportion de vieux individus est un peu plus faible dans le Valbonnais et très basse dans les populations du parc du Mercantour (Tableau 29). En ce qui concerne les élasticités, le taux de multiplication est fortement sensible aux variations de la survie 'prime-age' dans toutes les populations. Si l'on compare l'élasticité aux paramètres de recrutement et celle à la survie des individus de 8 à 12 ans ( $e_{sen1}$  dans le tableau 29), dans les populations stables elles sont équivalentes.

### III.4.3- Discussion

---

Les taux de multiplication, la durée de génération et la distribution d'âge stable indiquent que les populations du parc de la Vanoise sont en phase de stabilisation : forte proportion d'individus de plus de 13 ans, âges moyens des femelles reproductrices parmi les plus élevés dans nos populations, et taux de multiplication loin du maximum potentiel de l'espèce (1,30). Il en va de même pour la population du Champsaur mais cela est moins marqué pour la population du Valbonnais qui présente le plus faible taux d'accroissement, mais une faible durée de génération et une moins grande proportion de vieux individus comparativement aux populations de Vanoise ou celle du Champsaur. La population de FontSancte-StOurs est clairement en croissance quelle que soit la valeur de survie juvénile considérée alors que la population du Nord-Ouest serait plutôt sur la voie d'un ralentissement de sa croissance si l'on considère la survie juvénile à 0,66. Ces résultats sont en accord avec ceux trouvés chez l'isard : une plus grande proportion d'individus de plus de 10 ans, une plus forte durée de génération et un impact potentiel d'un changement donné de la survie adulte beaucoup plus fort dans la population stable que dans la population en colonisation (Crampe *et al.*, 2006).

Dans nos populations, le taux de multiplication est plus sensible à une variation de la survie adulte qu'à une même variation des autres paramètres démographiques. C'est ce qui est généralement observé chez les autres espèces d'ongulés (voir Gaillard 1991, Gaillard *et al.*, 1998a, 2000 pour des revues). Suivant l'espèce d'ongulés considérée, Gaillard *et al.* (2003b)

ont montré qu'un changement dans la survie adulte peu affecter entre 3 à 8 fois plus le taux de multiplication que le même changement dans la survie juvénile (Tableau 30). Cependant il est souvent argumenté que si le taux de multiplication présente une forte élasticité à la survie adulte, celle-ci variant très peu dans le temps, elle est moins susceptible d'être un déterminant des fluctuations des effectifs des populations comparativement aux paramètres de recrutement, auxquels le taux de multiplication est moins sensible, mais qui varient beaucoup plus fortement au cours du temps (Gaillard *et al.*, 1998a, 2000). Par exemple, dans une population de wapitis, Garrott *et al.* (2003) montrent que les variations de l'effectif de la population sont principalement causées par la variabilité du recrutement. Chez le chevreuil, la survie juvénile est fortement liée aux variations des conditions environnementales contrairement à la survie 'prime age' qui, elle, y est relativement insensible (Gaillard *et al.*, 1993). Il a aussi été montré que l'effectif d'une population de rennes diminuait les années où le recrutement était faible, et que la mortalité des juvéniles et de vieux individus augmentait (Solberg *et al.*, 2001).

**Tableau 30.** Ratios entre l'élasticité à la survie adulte et l'élasticité à la survie juvénile pour différentes espèces d'ongulés (Tiré de Gaillard *et al.*, 2003b).

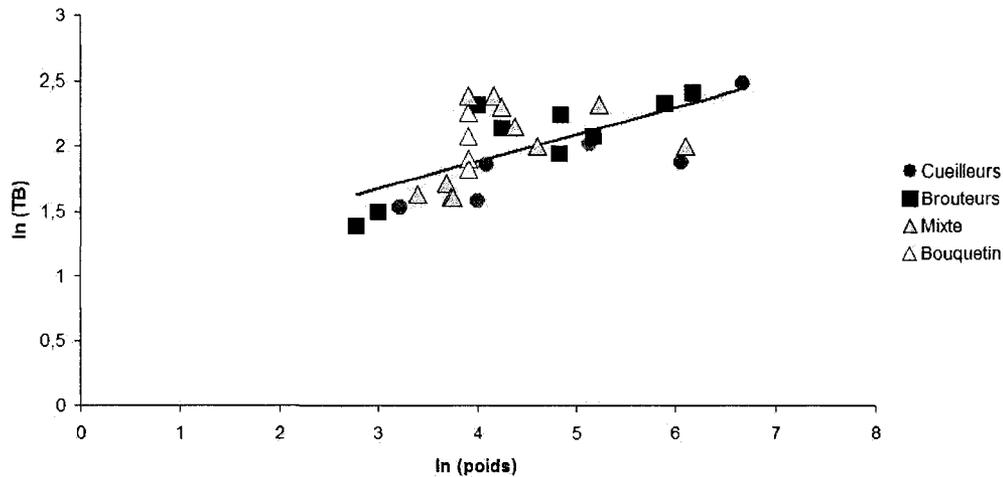
<i>Espèce</i>	<i>Ratio d'élasticité</i>
Antilocapre d'Amérique	8,53
Elan	6,77
Renne	6,48
Chèvre de montagne	5,99
Caribou	5,63
Grand Koudou	5,30
Cerf élaphe	4,81
Cerf mulet	4,45
Mouton de Soay	3,83

Seulement, dans les populations d'ongulés la proportion de vieux individus est souvent faible car peu d'individus survivent jusqu'à un âge où la sénescence agit. Or nous avons montré que dans les populations de bouquetins en phase de stabilisation il y a une proportion conséquente d'individus de plus de 13 ans (entre 10 et 15%) et nous avons aussi trouvé que le taux de multiplication était autant sensible à une variation dans les paramètres de recrutement qu'à une même variation dans la survie des vieux individus (de 8 à 12 ans).

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence des effets du NAO sur la survie des vieux individus. Or le NAO est le reflet d'accidents climatiques. Donc les chutes d'effectifs qu'observent Jacobson *et al.* (2004) peuvent effectivement être le reflet d'une chute de la survie des vieux individus voir des individus 'prime age'. Ces paramètres ayant une forte élasticité, leurs variations vont entraîner des fluctuations dans l'effectif de la population.

Chez le bouquetin, la durée de génération est comprise entre 6 et 9 ans dans les populations stables et entre 5 et 6 ans dans les populations colonisatrices. Ceci reflète la plus grande proportion de vieilles femelles qui se reproduisent dans les populations en phase de stabilisation par rapport aux populations colonisatrices et fait le parallèle avec les âges de première reproduction trouvés dans les différentes populations (2 ans dans les populations colonisatrices, 3 et 4 ans dans les celles en stabilisation).

Si nous comparons les valeurs obtenues pour les populations de Vanoise et du Champsaur avec celles trouvées pour d'autres populations d'ongulés dans une phase proche de l'équilibre ( $\lambda \approx 1$ ), la durée de génération du bouquetin se rapproche de celle du bison (8,72), du cerf élaphe (*Cervus elaphus elaphus*) (8,62) ou encore du daim (7,48) (Gaillard 1991). Il a aussi été montré qu'il existait une relation allométrique entre la masse corporelle et la durée de génération chez plusieurs espèces d'ongulés et qu'il est alors possible de prévoir la durée de génération et le ratio de sensibilité (Gaillard 1991) (Figure 39). Les femelles bouquetin pesant 40 à 50 kg nous pouvons nous attendre à une durée de génération de 6,5 ans (Gaillard 1991) ce qui est en accord avec nos résultats trouvés dans les populations en stabilisation du Valbonnais et de Prariond-Sassière mais pas dans les populations de Maurienne et du Champsaur où la durée de génération est un peu plus forte (respectivement 8 et 9,62). Cependant dans ce dernier cas elle reste dans la gamme de ce que l'on trouve pour d'autres espèces d'ongulés avec un régime alimentaire mixte (Figure 39).



**Figure 39.** Relation allométrique entre la durée de génération ( $\ln TB$ ) et la masse corporelle ( $\ln$  poids) en fonction du régime alimentaire (cueilleurs, brouteurs, mixte) pour 27 espèces d'ongulés dont le bouquetin

Nous avons montré que la structure d'âge, et donc la durée de génération, variait entre différentes populations de la même espèce suivant le statut démographique. Ces variations de la structure d'âge vont donc avoir une forte influence sur la dynamique de ces populations. Chez le bouquetin les populations stables présentent une proportion conséquente d'individus de plus de 8 ans de même qu'une proportion notable d'individus de plus de 13 ans susceptibles d'avoir un impact sur la dynamique de ces populations.

Il est important de souligner que ces analyses ne prennent pas en compte les mâles et ne sont basées que sur les femelles. De plus, nous n'avons pas non plus tenu compte la variabilité des paramètres démographiques au cours du temps, cependant nous avons montré qu'elle était faible chez le bouquetin.

## Résumé

- Pour les populations pour lesquelles nous avons l'estimation moyenne par classe d'âge de tous les paramètres de survie et de reproduction, nous avons construit un modèle démographique à partir duquel nous avons pu estimer le taux de multiplication de la population, la durée de génération et l'élasticité du taux de multiplication à chacun des paramètres démographiques.
- Les taux de multiplication obtenus indiquent que les populations de la Vanoise et des Ecrins seraient des populations stables (entre 2 et 7% de croissance par an). Les populations du Mercantour, quant à elles, semblent présenter une plus forte croissance (entre 7 et 13% par an).
- La structure d'âge et la durée de génération varient entre les différentes populations suivant leur statut démographique, avec 10 à 15% d'individus de plus de 13 ans et une durée de génération entre 6 et 9 ans dans les populations stables, contre 0,7 à 10 % d'individus sénescents et une durée de génération entre 5 et 6 ans dans les populations en croissance.
- Tout comme chez les autres espèces de grands herbivores, chez le bouquetin, le taux de multiplication présente différentes élasticités aux différents paramètres démographiques avec une plus grande élasticité à la survie adulte, puis à la survie des individus entre 8 et 12 ans, puis enfin au recrutement et à la survie des individus sénescents (plus de 12 ans).
- La sensibilité du taux de multiplication aux changements de la survie des vieux individus est relativement faible. Cependant, contrairement à la survie des vieux individus, les autres paramètres démographiques (recrutement, survie adulte) ne semblent pas présenter de fortes variations dans le temps. De ce fait, les variations annuelles de la survie des vieux individus joueraient un rôle important dans la dynamique des populations de bouquetins.  
Chez les autres espèces d'ongulés, la survie des vieux individus a un moindre rôle car très peu d'individus atteignent un âge avancé, et ce sont alors les variations de recrutement qui sont souvent le principal moteur de la dynamique de ces populations.

---

## CHAPITRE 5

# RÉFLEXION SUR LES COMPTAGES DANS LES PARCS NATIONAUX

---

### Introduction

---

La plupart des populations de grands herbivores sont l'objet de plans de conservation et de gestion intensive (Caughley et Sinclair, 1994) qui nécessitent une estimation de l'effectif de la population. En effet, le suivi numérique des populations est important pour comprendre comment elles réagissent face aux variations de l'environnement et à différentes actions de gestion (Yoccoz *et al.*, 2001). Cependant, pour beaucoup de populations sauvages, l'effectif réel est souvent difficile à estimer (Gaillard *et al.*, 2003b). Ainsi, les gestionnaires s'appuient souvent sur des données de comptage, les recensements complets étant rarement réalisables (Link et Sauer, 1997).

Différentes méthodes ont été développées pour estimer directement la taille de la population ou la densité, ou encore pour estimer différents indices corrélés avec les tendances des effectifs (Eberhardt, 1978). Il existe un compromis évident entre la qualité et la quantité des données et l'effort requis pour les obtenir (Pollock *et al.*, 2002). La plupart des tentatives pour évaluer les tendances temporelles de l'effectif des populations ont adopté une des deux approches suivantes (mais pour une alternative possible voir Morellet *et al.* 2007) : (1) les analyses de séries temporelles de comptages qui consistent généralement en des estimations annuelles de l'effectif, et (2) les modèles démographiques basés sur des estimations annuelles

des composants de la valeur sélective, obtenues à partir du suivi à long terme d'animaux individuellement reconnaissables grâce aux méthodes de Capture Marquage Recaptures (Gaillard *et al.*, 2003b). De façon générale, le coût des méthodes de CMR sont prohibitives et les données de comptages sont de ce fait la seule façon de suivre les changements d'effectifs des populations (Link et Sauer, 1997).

Indépendamment de l'approche utilisée, le paramètre clef à estimer est le taux de croissance de la population mesuré comme le taux d'accroissement malthusien ( $r$ ) ou comme son antilog, le taux de multiplication  $\lambda$  (Gaillard *et al.*, 2008). Le taux maximal d'accroissement ( $r$ -max *sensus* Caughley 1977) est un trait spécifique aux espèces, reflétant les stratégies d'histoire de vie (Stearns, 1976), et qui a lieu d'être uniquement lorsque les ressources sont abondantes et qu'une population s'accroît à son taux maximum possible. Suivant les conditions environnementales, le taux d'accroissement présente de grandes variations et de ce fait peut être considéré comme un indicateur de performance de la population (Morellet *et al.*, 2007). Par conséquent, les changements du taux d'accroissement jouent un rôle critique dans les prises de décisions pour la gestion (Loison *et al.*, 2002).

Bien qu'il existe plusieurs méthodes pour estimer le taux de multiplication des populations à partir de séries temporelles de comptages (Lebreton et Millier, 1982), la procédure la plus utilisée est la régression du logarithme des estimations annuelles des comptages sur le temps : la pente de la régression nous donne une mesure directe du taux d'accroissement (Gaillard *et al.*, 2003b). Depuis une vingtaine d'année, les Parcs Nationaux français ont adopté cette méthode et conduit des comptages des populations d'ongulés à intervalles de temps réguliers afin de suivre les changements d'effectifs. Bien que les comptages semblent raisonnablement fiables pour le suivi de populations en expansion, ils semblent cependant sous-estimer les effectifs des populations bien établies (Gaillard *et al.*, 2003b; Morellet *et al.*, 2007). De ce fait il semble nécessaire d'évaluer notre capacité à estimer les tendances de populations à partir de comptages.

Contrairement aux autres ongulés européens, le bouquetin vit généralement dans des zones montagneuses ouvertes au dessus de la limite des arbres. Parce qu'ils sont supposés être bien visibles, les gestionnaires ont supposés que le nombre de bouquetins peut être précisément estimé à partir de comptages au sol (Hirzel, 2001; Saether *et al.*, 2007b). Les gestionnaires se

reposent donc souvent exclusivement sur un unique comptage au sol chaque année pour évaluer le statut des populations de bouquetins (Girard, 2000). Bien qu'il ait été rapporté que les estimations basées sur les comptages au sol de bouquetins sont fiables et précises (Saether *et al.*, 2007b), dans la population de bouquetins de Belledonne, les comptages sous-estiment l'effectif de la population de 20 à 60% (Gaillard *et al.*, 2003b; Toïgo, 1998).

Nous nous sommes intéressés ici à la fiabilité des comptages dans l'estimation des effectifs de 6 populations différentes de bouquetins. Comme nous l'avons vu dans les chapitres précédents, le marquage des individus et leur suivi nous permettent d'avoir aussi des estimations précises des paramètres démographiques pour chaque classe d'âge. De ce fait nous avons comparé les taux de multiplication observés calculés à partir des séries temporelles de comptages avec le taux de multiplication attendu, calculé avec les matrices de projections basées sur les paramètres démographiques.

### III.5.1- Méthode et résultats

---

Nous avons comparé les taux de multiplications estimés à partir des comptages ( $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$ ,  $\lambda_3$ ,  $\lambda_4$  ; voir Partie III chapitre 1) avec ceux calculés à partir des modèles démographiques (voir Partie III, chapitre 4). Lorsque les estimations obtenues à partir des deux méthodes différaient pour une population, nous nous sommes penchés en détail sur les séries temporelles de comptage de cette population en regardant la distribution annuelle des  $\lambda_{3t}$  (voir § III.1.1.2).

Dans la population de Prariond-Sassière pour laquelle nous avons une longue série temporelle de comptages, nous avons testé la présence d'une auto-corrélation négative, qui est attendue dans le cas de sur- et sous-estimation de la taille de la population. Cette auto-corrélation a été testée au moyen d'un test de groupement multiple (test GM). Pour la population du Champsaur, nous disposions de données de comptages en Décembre et en Janvier, nous avons donc évalué la concordance entre les deux séries de comptages par une régression.

Comparaison des estimations de  $\lambda$  obtenues avec les comptages et les modèles démographiques.

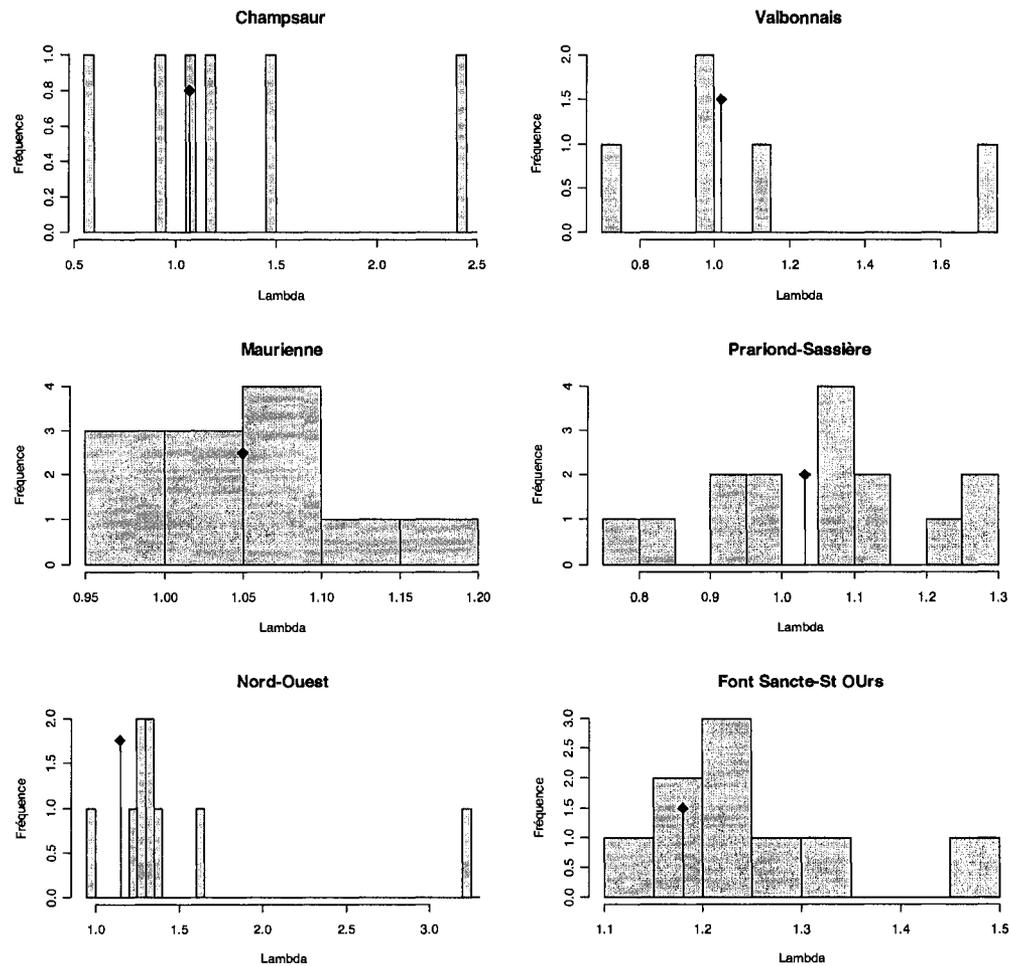
Mis à part pour la population de Maurienne et après 1990 à Prariond-Sassière, les  $\lambda$  estimés à partir des modèles démographiques étaient plus faibles que ceux estimés à partir des comptages annuels (Tableau 31).

**Tableau 31.** Estimations de  $\lambda$  à partir des comptages ( $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$ ,  $\lambda_3$ ,  $\lambda_4$  et leur intervalle de confiance à 95% (IC)) ou avec des modèles démographiques ( $\lambda$  Leslie) à partir d'estimations de CMR basées sur des individus marqués dans 6 populations de bouquetins. Pour les populations du parc du Mercantour aucune mesure de survie juvénile n'était disponible. Pour calculer le succès d'élevage, nous avons utilisé 3 scénarios (survie juvénile de 0,66, 0,92, 1) basées sur la survie juvénile observée dans d'autres populations de bouquetins. En gras les valeurs de  $\lambda$  obtenues en considérant une survie juvénile de 0,66, en italique lorsque la survie juvénile était de 0,92 et en gras italique avec une survie juvénile de 1.

Populations	$\lambda_1$ [95% IC]	$\lambda_2$	$\lambda_3$ [95% IC]	$\lambda_4$	$\lambda$ Leslie
Maurienne	1,047 [1,038- 1,057]	1,048	1,049 [1,016- 1,081]	1,036	1,052
Prariond	1,055 [1,038- 1,072]	1,051	1,047 [0,971- 1,123]	1,049	1,032
-avant1990	1,063 [0,994- 1,138]	1,078	1,119 [0,968- 1,269]	1,059	-
-après 1990	1,013 [0,999- 1,027]	1,014	1,011 [0,928- 1,094]	1,010	1,032
Champsaur	1,232 [1,081- 1,404]	1,194	1,284 [0,777- 1,791]	1,169	1,073
Valbonnais	1,085 [0,992- 1,186]	1,059	1,111 [0,789- 1,434]	1,049	1,019
Nord-Ouest	1,457 [1,354- 1,568]	1,312	1,519 [1,082- 1,956]	1,464	<b>1,07</b> <i>1,13</i> <b>1,15</b>
St ours	1,240 [1,218- 1,263]	1,292	1,243 [1,176- 1,312]	1,241	<b>1,10</b> <i>1,17</i> <b>1,19</b>

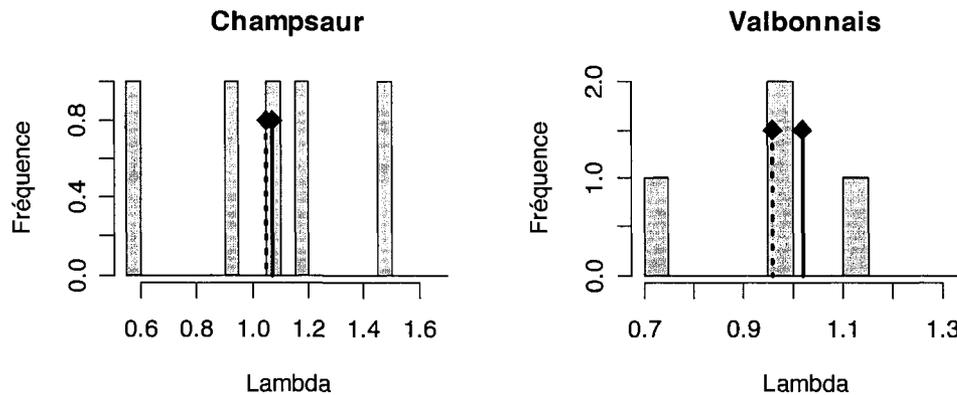
Nous avons donc regardé les distributions annuelles des  $\lambda_{3t}$  obtenus avec les comptages pour déterminer si le  $\lambda$  obtenu avec les modèles démographiques appartenait à la distribution observée des  $\lambda_{3t}$  obtenus avec les comptages (Figure 40). En Vanoise, le  $\lambda_{3t}$  estimé à partir des comptages va de 0,97 à 1,15 en Maurienne et de 0,78 à 1,27 pour toute la période d'étude à Prariond-Sassière (Figure 40). Dans les Ecrins,  $\lambda_{3t}$  va de 0,59 à 2,42 dans le Champsaur, et de 0,74 à 1,72 dans le Valbonnais (Figure 40). Dans les populations du Mercantour, dans le Nord-Ouest et à FontSancte-StOurs,  $\lambda_{3t}$  va respectivement de 0,99 à 3,25 et de 1,11 à 1,46 (Figure 40). Les plus fortes estimations, obtenues pour les deux populations des Ecrins et du

Mercantour, sont plus élevées que le maximum de 1,35 attendu pour un ongulé monotoxe tel que le bouquetin (Gaillard *et al.*, 2000).



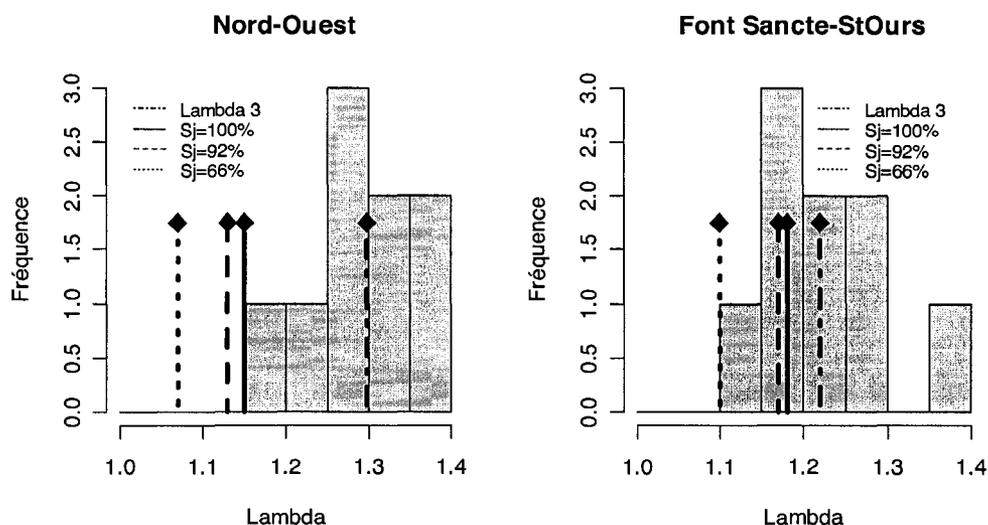
**Figure 40.** Distribution des  $\lambda_{3t}$  estimés à partir des comptages annuels de bouquetins (la barre noire indique la valeur de  $\lambda$  estimée à partir des modèles démographiques)

Dans les Ecrins la forte valeur de  $\lambda_{3t}$  correspond à l'année 2001 dans le Champsaur et 2003 dans le Valbonnais. Si ces années sont enlevées, la moyenne des  $\lambda_{3t}$  (donc  $\lambda_3$ ) se rapproche alors du  $\lambda$  estimé à partir des modèle démographiques ( $\lambda_3=1,055$  pour le Champsaur et  $\lambda_3=0,959$  pour le Valbonnais, figure 41)



**Figure 41.** Distribution des  $\lambda_{3t}$  estimés à partir des comptages de bouquetins après avoir enlevé les valeurs surestimées de  $\lambda$  (i. e.,  $>1,35$ , la valeur maximale pour un ongulé monotoque) dans les deux populations du Parc National des Ecrins. La ligne en pointillés est la moyenne des  $\lambda_{3t}$  et la ligne pleine est  $\lambda$  estimé avec les modèles démographiques.

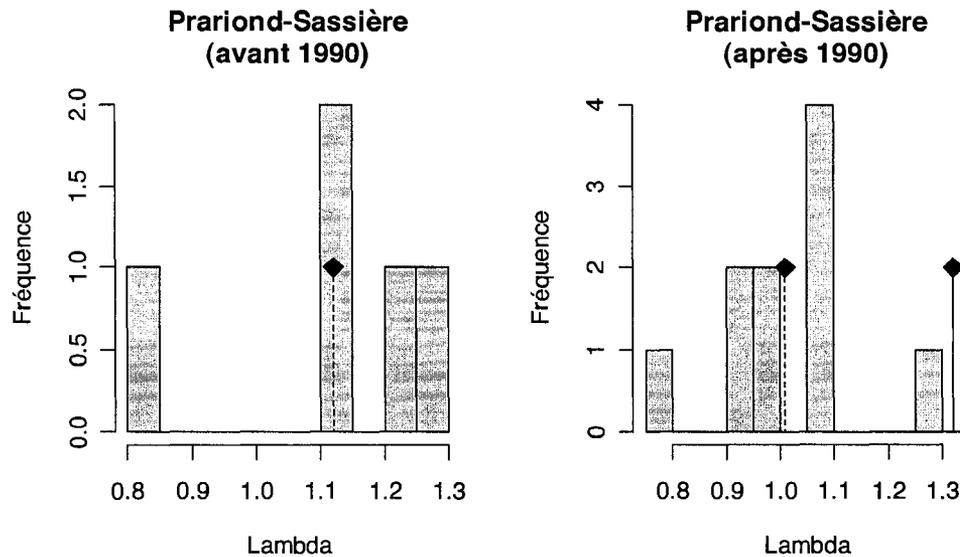
Dans le Mercantour, les fortes valeurs de  $\lambda_{3t}$  correspondent aux années des différentes ré-introductions de bouquetins dans les populations. Lorsque nous prenons en compte les ré-introductions dans l'estimation de  $\lambda_{3t}$ , la moyenne ( $\lambda_3$  dans le tableau 31) passe à 1,29 dans le Nord-Ouest et à 1,22 à FontSancte-StOurs (Figure 42). Cependant, même lorsque nous prenons en compte les ré-introductions, l'estimation de  $\lambda_3$  à partir des comptages est plus élevée que l'estimation obtenue avec les modèles démographiques, quelle que soit la valeur de survie juvénile considérée (Figure 42), car des surestimations de certains  $\lambda_{3t}$  ( $> 1,35$ ) doivent être enlevées des données de comptages. Dans le Nord-Ouest, les valeurs de  $\lambda$  estimées à partir du modèle démographique ne tombent pas dans la distribution des  $\lambda_{3t}$  estimées à partir des comptages annuels.



**Figure 42.** Distribution des  $\lambda_3$ , estimés à partir des comptages après avoir corrigé pour les animaux ré-introduits dans les deux populations de bouquetins du Parc national du Mercantour. Les différentes lignes verticales correspondent à  $\lambda_3$  (la moyenne des  $\lambda_3$ ) et aux différentes valeurs de  $\lambda$  estimées avec les modèles démographiques pour différentes valeurs de survie juvénile ( $S_j=0,66$ ,  $S_j=0,92$ ,  $S_j=1$ ).

Comme nous l'avons mentionné, pour la population de Prariond-Sassière, lorsque nous considérons la période d'étude entière, il y a une légère surestimation des  $\lambda$  obtenus à partir des comptages comparativement à celui obtenu avec le modèle démographique (Tableau 31), cependant nous n'avons pas mis en évidence de valeurs douteuses dans la distribution des  $\lambda_3$  (Figure 40). Lorsque nous considérons les deux périodes démographiques,  $\lambda_3$  avant 1990 est de 1,12. Après 1990,  $\lambda_3$  (1,01) est plus faible que la valeur de  $\lambda$  estimée avec le modèle démographique, et cette dernière ne tombe pas dans la distribution de  $\lambda_3$  estimée à partir des comptages annuels après 1990 (Figure 43).

De plus comme nous nous y attendions, dans cette population nous avons mis en évidence une autocorrelation négative des  $\lambda_3$  (test GM :  $p < 0,001$ , tableau 32).



**Figure 43.** Distribution des  $\lambda_{3t}$  estimés à partir des comptages annuels de bouquetins avant et après 1990 à Prariond-sassière. La ligne en pointillés est la moyenne des  $\lambda_{3t}$  pour la période considérée (avant ou après 1990), la ligne pleine est le  $\lambda$  estimé avec le modèle démographique. La survie des femelles à Prariond-Sassière ne dépendant pas du temps, nous avons supposé que la survie des différentes classes d'âge était la même avant et après 1990, mais comme nous ne disposions du succès d'élevage qu'après 1998 pour cette population, nous avons seulement pu comparer le  $\lambda$  estimé avec le modèle démographique avec la moyenne des  $\lambda_{3t}$  après 1990.

Les deux séries de comptages dans le Champsaur donnent des estimations similaires de  $\lambda_1$  (1,19 vs 1,21 respectivement en Décembre et Janvier) et sont fortement corrélées (pente : 0,87  $\pm$  0,22,  $R^2=0,73$ ,  $p=0,007$ ).

**Tableau 32.** Changement dans le temps des  $\lambda_3$  dans la population de bouquetins de Prariond-Sassière. Chaque valeur de  $\lambda_3$  correspond au rapport de l'effectif de l'année t+1 sur l'effectif de l'année t.

Années	$\lambda_3$
1985	1,147
1986	0,831
1987	1,252
1988	1,117
1989-1991	1,246
1991	0,940
1992	1,084
1993	0,960
1994	1,065
1995	1,093
1996	0,960
1997	0,901
1998	1,274
1999	0,782
2000 -2003	1,054

### III.5.2- Discussion

Nos résultats suggèrent que les comptages au sol donnent des estimations satisfaisantes des tendances des populations de bouquetins avec certaines précautions, comme nous l'attendions du fait des caractéristiques du bouquetin qui en font une espèce appropriée pour les comptages au sol : sa grande taille corporelle, l'utilisation diurne d'habitats ouverts et sa grégarité.

Le taux de multiplication d'une année à l'autre était cependant surestimé certaines années,  $\lambda$  étant plus élevé que ce qui est biologiquement possible pour cette espèce. De telles valeurs venant généralement d'une sous-estimation marquée une année donnée doivent être identifiées et enlevées des analyses. En éliminant ces problèmes, les comptages au sol donnent une idée acceptable des tendances dans les populations sur plusieurs années même s'ils ne sont pas nécessairement fiables à chaque année. Gonzales-Voyer *et al.* (2001) arrivent à la même

conclusion suite à une analyse de comptages aériens d'une population de chèvres de montagne.

Pour la population de Maurienne, nous n'avons pas détecté de problèmes apparents dans les données de comptages, les résultats obtenus avec les deux méthodes étant similaires : la population augmente de 3 à 5 % par an, sûrement à cause d'une réponse densité dépendante des traits liés à la reproduction (Girard, 2000).

À Prariond-Sassière, sur la période d'étude entière, nous avons trouvé une faible surestimation de  $\lambda$  à partir des séries temporelles de comptages par rapport aux modèles démographiques. Ce résultat n'est pas surprenant étant donné que pendant la période d'étude, la population a fait face à une phase d'expansion et de stabilisation, alors que le modèle démographique estimait  $\lambda$  seulement pendant la période de stabilisation de la population. Dans ces conditions, le modèle démographique ne peut que mener à une plus faible estimation de  $\lambda$  par rapport aux comptages. Dans cette population, nous n'avons pas trouvé de valeurs « aberrantes » de  $\lambda$  (i.e.,  $\lambda > 1,35$ ) dans la distribution des  $\lambda_{3t}$ , mais une autocorrelation négative était évidente. Une mauvaise fiabilité des comptages peut expliquer cette autocorrelation. Considérons une population avec un taux de multiplication de  $\lambda_a$  entre les deux premières années de la période d'étude, et un taux de multiplication  $t$  de  $\lambda_b$  entre les deux années suivantes. Supposons que la première année, l'estimation de la taille de la population était juste, mais que la deuxième année, elle sous-estime la taille de la population. Le taux de multiplication estimé  $\lambda_a'$  va être inférieur au taux de multiplication réel de la population ( $\lambda_a$ ). Si la troisième année la taille de la population est estimée correctement, le taux d'accroissement  $\lambda_b'$  sera plus fort que le vrai taux  $\lambda_b$ . Un tel patron apparaît dans les comptages des populations de bouquetins car certaines années, pour des raisons inconnues, les comptages sont sévèrement sous-estimés. Cependant il semble important de souligner que ce problème n'arrive que parce que des sous-estimations de l'effectif sont possibles lors des comptages. En effet, des sur-estimations sont peu probables du fait de l'organisation rigoureuse des agents de terrain pour éviter les doubles comptages. Sachant que les sous-estimations sont un fait avéré, le principal problème est de pouvoir évaluer cette sous-estimation et surtout sa variabilité d'une année sur l'autre.

En ce qui concerne les autres populations, le modèle démographique mène à une estimation de  $\lambda$  légèrement plus faible que celle des séries de comptages. Dans le Valbonnais, les comptages

sur-estiment  $\lambda$  comparativement au modèle démographique. Ce résultat cependant semble principalement le fait de quelques valeurs aberrantes plus élevées que le taux de multiplication maximum possible pour une population de bouquetins. Après avoir enlevé ces valeurs, les données montrent une sous-estimation du  $\lambda$  obtenu à partir des comptages par rapport au modèle démographique (0,95 pour les comptages vs. 1,02 pour la matrice de Leslie).

Dans le Champsaur, les comptages annuels indiquent une population colonisatrice qui augmente de 20% par année, alors que selon le  $\lambda$  estimé à partir du modèle démographique, cette population croît d'environ 7% chaque année. Après avoir corrigé les valeurs aberrantes, comme attendu, le  $\lambda$  estimé avec les comptages ( $\lambda_3=1,055$ ) était plus faible que celui estimé avec les modèles démographiques ( $\lambda=1,07$ ).

Les deux populations du Parc National du Mercantour sont en expansion, mais les valeurs estimées de  $\lambda$  à partir des comptages annuels ( $\lambda_{3t}$ ) étaient plus fortes que celles obtenues avec les modèles démographiques (indépendamment de la valeur de survie juvénile considérée), à cause de ré-introductions et de comptages imprécis. Les raisons de ces imprécisions dans les comptages de bouquetins dans le parc du Mercantour sont inconnues.

A partir du plus long suivi, à Prariond-Sassière, nous avons détecté des autocorrélations négatives dues à des incertitudes dans les comptages chaque année. Un autre problème majeur avec les données de comptages est l'asymétrie dans la détection rétrospective des valeurs erronées. Parce que chaque espèce a une valeur maximum de  $\lambda$ , toute valeur supérieure à ce maximum peut être considérée comme une valeur aberrante. Inversement, des faibles valeurs de  $\lambda$  ne seront pas forcément considérées comme des valeurs erronées. Dans le Champsaur, le calcul de  $\lambda$  en 2001 et 2004 suggère que la population décroît de moitié entre deux comptages de Décembre successifs, mais pas avec les comptages de Janvier. Les comptages de Janvier nous permettent donc de détecter des erreurs dans les comptages de Décembre, soulignant ainsi la nécessité de répliquer les comptages dans les parcs.

Nos modèles démographiques ont estimé  $\lambda$  à partir d'une matrice de Leslie construite avec les estimations moyennes des paramètres démographiques. La matrice tient donc compte des variations d'âge mais les variations dans les histoires de vie viennent aussi de nombreux autres facteurs comme la densité dépendance (Fowler, 1987), les variations de l'environnement et aussi du sexe, qui n'étaient pas pris en compte dans notre étude. De plus la matrice est basée

sur des individus marqués qui ne sont plus nécessairement représentatifs de la population entière particulièrement pour les populations où seuls des animaux ré-introduits ont été marqués. Les performances démographiques des animaux ré-introduits peuvent être différentes de celles des animaux natifs de la population, particulièrement si la structure d'âge des individus marqués diffère de celle de la population totale.

Des différences dans la structure d'âge entre les bouquetins marqués ou non sont susceptibles d'avoir lieu dans les populations du Champsaur et du Valbonnais où l'échantillon d'individus marqués suivis vieillit dans le temps puisqu'aucun nouvel individu n'a été marqué. À Prariond-Sassière, avec un marquage continu des individus natifs, les résultats appuient notre prédiction que les comptages devraient sous-estimer la taille de la population. Un marquage non biaisé et continu dans le temps des individus est nécessaire pour assurer que l'échantillon d'individus marqués dans le temps est représentatif de la population.

Actuellement, les comptages annuels sont l'outil le plus utilisé pour suivre les populations de bouquetins (Jacobson *et al.*, 2004; Sæther *et al.*, 2002; Saether *et al.*, 2007b). Nos résultats suggèrent que les comptages donnent des estimations acceptables des tendances des populations, après avoir vérifié la présence de valeurs erronées. De telles précautions n'ont pas été prises dans les précédentes études sur le bouquetin basées sur les comptages. Ces analyses sont donc à même d'avoir été biaisées par des valeurs de taux de multiplication annuels plus forts que le maximum biologique possible pour le bouquetin. Comme nous l'avons illustré par la fréquence de sous-estimations marquées certaines années, sans possibilité d'identifier les facteurs qui les causent, les comptages annuels de bouquetins ne peuvent pas être utilisés pour estimer l'effectif d'une population une année donnée. Par contre, des séries temporelles de comptages où l'absence de valeurs erronées a été vérifiée sont nécessaires pour amener des informations utiles pour la gestion des populations. La réplication des comptages pendant une même année devrait apporter des informations plus fiables de l'effectif des populations et des tendances en offrant une façon de détecter les anomalies dans les comptages, comme nous l'avons montré dans le cas de la population du Champsaur. Étant donné le temps et le coût des comptages au sol, la réplication des comptages devrait peut-être nécessiter de réduire l'effort d'échantillonnage.

## Résumé

- Bien que les comptages au sol soient souvent utilisés afin de suivre les populations d'ongulés, plusieurs études ont montré que les comptages d'ongulés ont une faible précision et conduisent souvent à sous-estimer l'effectif des populations.
- Nous avons évalué la performance des comptages de bouquetins effectués dans les Parcs Nationaux français en analysant jusqu'à 23 ans de données de recensement annuels pour 6 populations de bouquetins dont une partie des animaux était marquée.
- Pour chaque population, nous avons comparé le taux de multiplication obtenu à partir des données de recensement (estimé à partir de 4 méthodes différentes) avec le taux de multiplication calculé à partir du modèle démographique basé sur les paramètres estimés à partir des méthodes de Capture-Marquage-Recapture.
- L'adéquation entre les estimations basées sur les comptages et celles du taux de multiplication obtenues à partir des modèles démographiques suggèrent une bonne performance des comptages tels que pratiqués pour suivre les variations d'effectifs des populations de bouquetins sous réserve que les sous-estimations occasionnelles des comptages soient identifiées et prises en compte.
- Des sous-estimations substantielles des comptages certaines années peuvent mener à des estimations du taux de multiplication biologiquement impossible ( $\lambda > 1,35$ ) et, pour les plus longues série temporelles disponibles, à des auto-corrélations négatives marquées.
- Nous recommandons aux gestionnaires de répliquer les comptages une même année afin de détecter et corriger les erreurs de comptages. Afin de réduire les erreurs, les biologistes analysant les séries temporelles de comptages d'ongulés devrait vérifier la plausibilité des taux de multiplications estimés à partir de deux comptages consécutifs.

---

## NOUVELLES CONTRIBUTIONS APPORTÉES PAR CE TRAVAIL

---

- Avant cette étude, nous ne savions pas quel était le statut démographique actuel des différentes populations de bouquetins dans les Alpes françaises. Suite à nos analyses nous pouvons maintenant identifier trois catégories de statuts démographiques avec des populations stables, des populations en voie de stabilisation, et des populations encore en croissance. Ceci est important pour une meilleure compréhension des processus de limitations des populations et donc de leur fonctionnement.
  
- Etant donné que chez les espèces itéropares les femelles ont une stratégie d’histoire de vie conservatrice et sont sélectionnées pour ne pas compromettre leur survie au profit de leur reproduction, nous nous attendions chez le bouquetin à une forte sensibilité des paramètres de recrutement aux variations climatiques et de la densité. Nous montrons au contraire une faible variabilité des paramètres de recrutement qui implique une stratégie d’histoire de vie très conservatrice des femelles bouquetin. Ce résultat est important car il implique que contrairement à ce qui est observé chez les autres espèces d’ongulés, les variations de recrutement ne sont pas le principal moteur de la dynamique des populations de bouquetins.
  
- Chez les espèces avec un fort dimorphisme sexuel comme chez le bouquetin, on s’attend à ce que la survie annuelle des mâles adultes soit inférieure à celle des femelles. Nous montrons que cette différence, lorsqu’elle est présente, n’apparaît que pour les vieux bouquetins. Ce résultat est important car il confirme que la survie adulte pour les deux

sexes est plus élevée chez le bouquetin que pour les autres espèces d'ongulés et que cette forte survie est une caractéristique propre à cette espèce.

- Avant cette étude nous ne savions pas si l'hypothèse d'une forte sensibilité de la survie des vieux individus aux variations de l'environnement était vérifiée, la question des effets du climat sur la survie des individus sénescents chez les ongulés ayant été peu étudiée du fait des petits échantillons de vieux individus généralement à la disposition des chercheurs. Suite à nos résultats nous pouvons maintenant dire que la survie des individus sénescents, mais pas celle des individus adultes, est sensible aux effets du climat notamment à l'effet négatif des hivers rigoureux. Ce résultat est important car il soutient l'idée que les variations annuelles de la survie des vieux adultes joueraient un rôle important dans la dynamique des populations de bouquetins.
- Bien que les comptages au sol soient souvent utilisés comme outil de suivi des populations de grands herbivores, plusieurs études ont montré que ces comptages ont une faible précision et conduisent à sous-estimer le plus souvent l'effectif de la population. Cependant, il a été argumenté que certaines caractéristiques biologiques du bouquetin qui le rendraient bien visible en faisaient une espèce bien adaptée aux comptages aux sols. Avant cette étude nous ne savions donc pas si les comptages au sol utilisés dans les espaces protégés permettaient de rendre compte efficacement des variations numériques des populations de bouquetins. Nos analyses montrent que sous certaines conditions, les comptages au sol donnent une estimation satisfaisante des tendances des populations de bouquetins.

---

**PARTIE IV**  
**DISCUSSION GÉNÉRALE**

---

## IV.1- Synthèse des résultats

---

L'analyse de la dynamique des différentes populations de bouquetins nous a permis de mettre en évidence le fait que ces populations se trouvent à différents stades démographiques. Celles du Mercantour sont en expansion avec un taux d'accroissement élevé, une primiparité à 2 ans, une durée de génération plus courte et donc un taux de renouvellement plus rapide, une forte productivité des femelles par rapport aux autres populations, mais aussi une moins grande proportion d'individus sénescents. Au contraire, celles de la Vanoise et des Ecrins ont une croissance beaucoup plus faible, loin du potentiel maximal du bouquetin, un âge de primiparité retardé à 3, 4 ans, une productivité plus faible, un faible recrutement, une plus grande proportion d'individus de plus de 13 ans et un taux de renouvellement plus faible, autant de caractéristiques de populations bien établies.

L'âge en général a un fort effet structurant sur les paramètres démographiques chez le bouquetin, cependant nous avons observé une grande variabilité de la contribution des vieilles femelles au recrutement des jeunes entre les populations. Ces différences ne semblent pas liées au statut démographique des populations, mais montrent plutôt une dépendance des paramètres de reproduction des vieilles femelles au contexte écologique. En ce qui concerne la survie, elle est très élevée et égale pour les deux sexes dans toutes les populations, jusqu'à 8-10 ans, âge à partir duquel nous avons mis en évidence un phénomène de sénescence avec une diminution de la survie.

Le bouquetin des Alpes semble fort bien adapté à la stochasticité environnementale du milieu montagnard car il y est peu sensible. Le faible impact des fluctuations climatiques et de la densité sur les paramètres de reproduction montre qu'il faut que les populations atteignent de très fortes densités et/ou subissent une anomalie climatique importante pour observer des changements de ces paramètres. Il en va de même pour les patrons de survie des mâles et des femelles qui principalement ne présentent une sensibilité aux fluctuations de l'environnement que pour les vieux individus.

Tout comme les autres populations de grands herbivores, chez le bouquetin, le taux d'accroissement des populations est plus sensible à un changement de la survie adulte qu'un

même changement du recrutement. Cependant, nous montrons aussi que dans la plupart des populations, le taux d'accroissement semble autant sensible à un changement de la survie des vieux individus qu'à un même changement dans le recrutement. La faible variation du recrutement face aux variations de l'environnement, et la forte sensibilité des vieux individus aux fluctuations du milieu alliée à leur présence en une plus grande proportion par rapport aux autres ongulés, montrent que les vieux individus jouent un rôle important dans la dynamique des populations de bouquetins tout comme l'avaient suggéré Jacobson *et al.* (2004) dans la population du Grand Paradis à partir de l'analyse des comptages.

## **IV.2- Le bouquetin : un ongulé pas tout à fait comme les autres...**

---

La théorie d'histoire de vie prédit que les individus qui ont atteint la maturité sexuelle allouent de l'énergie à la fois à la maintenance et à la reproduction. Mais parce qu'ils n'ont qu'une quantité limitée d'énergie à allouer, ils ne peuvent pas maximiser à la fois leur reproduction et leur survie. De ce fait les individus qui investissent plus dans la reproduction devraient en payer le coût en ayant de plus faibles chances de survie que ceux qui investissent moins dans la reproduction (Stearns, 1992).

Chez les espèces polygynes comme la plupart des ongulés, les facteurs influençant le succès reproducteur sont différents entre les sexes, entraînant une sélection de traits différents entre les mâles et les femelles (Clutton-Brock, 1987). Chez les grands herbivores, la valeur sélective des femelles est fortement et positivement associée avec leur longévité (Gaillard *et al.*, 2003a). Pendant la phase adulte, la sélection naturelle devrait favoriser les individus avec une forte résistance aux facteurs de mortalité, ce qui implique de faibles variations de la survie adulte des femelles face aux fluctuations du milieu. De ce fait, chez les ongulés, la survie adulte des femelles est élevée, peu variable, et présente une forte élasticité, les femelles sont donc

sélectionnées pour ne pas jouer sur leur survie afin de se reproduire. Seuls les événements extrêmes tels que des épidémies et des accidents climatiques sont à même d'induire une variation substantielle dans la survie adulte, cependant ce sont des épisodes ponctuels faisant varier la survie adulte autour d'une moyenne à long terme remarquablement constante (Gaillard et Yoccoz, 2003). Ainsi des populations comme celles de bouquetins, peuvent présenter des patrons de survie similaires malgré des conditions environnementales (densité et climat) différentes. Cette constance dans les patrons de survie adulte des femelles, due à une réduction de l'effort reproducteur des femelles au profit de leur propre survie lorsque les conditions environnementales sont défavorables, est le fait d'une stratégie d'évitement du risque (Gaillard et Yoccoz, 2003). La très forte survie adulte des femelles bouquetin et leur faible sensibilité aux fluctuations de l'environnement suggèrent qu'elles ont adopté cette stratégie conservatrice. Cependant cet évitement du risque pour la survie résulte en une prise de risque pour la reproduction. La survie juvénile est donc fortement variable face aux fluctuations du milieu chez les ongulés (Gaillard *et al.*, 2000). Cependant, nos résultats laissent penser que les femelles bouquetin ont une stratégie d'évitement du risque extrême par rapport aux femelles des autres espèces d'ongulés. Cette stratégie très conservatrice d'allocation d'énergie est peut-être due à un plus faible investissement dans la reproduction, du fait de la faible sensibilité des paramètres de reproduction aux changements de densité et climatiques dans les populations de bouquetins étudiées. Si les femelles investissent vraiment très peu dans la reproduction, les conditions écologiques devront être réellement extrêmes pour observer des variations dans les paramètres de reproduction des femelles bouquetins.

Au contraire, chez les espèces dimorphiques et polygynes, les mâles devraient plus investir dans leur croissance afin d'atteindre une position sociale dominante et multiplier les opportunités d'accouplement afin de maximiser leur valeur sélective (Toïgo, 1998; Toïgo *et al.*, 2007). Ceci passe par une compétition entre les mâles qui, si elle est forte, peut avoir pour conséquence une augmentation de la mortalité adulte. De plus le dimorphisme sexuel de taille présenté par la plupart des ongulés entraîne de plus grands besoins énergétiques chez les mâles de par leur grande taille corporelle qui les rend plus sensibles que les femelles à des conditions limitées du milieu. Cet effet est accentué chez les espèces pour lesquelles le rut a lieu au début de l'hiver. Les combats étant coûteux en énergie et les mâles réduisant leur temps de prise

alimentaire pendant la période de reproduction (Loison, 1995; Pelletier, 2005; Toïgo, 1998), ils vont aborder l'hiver avec moins de réserves énergétiques et donc en moins bonne condition physique. De ce fait on s'attend à une plus forte mortalité hivernale des mâles par rapport aux femelles. Chez le bouquetin, par contre, malgré un dimorphisme sexuel de taille extrême, les mâles survivent aussi bien que les femelles jusqu'à l'âge de 8-10 ans. Ceci est en accord avec les résultats de Toïgo et Gaillard (2003) qui montrent que les différences de survie entre les sexes n'apparaissent que sous de mauvaises conditions environnementales, la grande taille des mâles devenant alors coûteuse en énergie. De plus ils montrent que le coût du dimorphisme sexuel, à travers des différences dans les patrons de survie des mâles et des femelles, est plus marqué dans les populations stables que dans les populations colonisatrices. Nous n'avons pas mis en évidence de plus grandes différences de patrons de survie entre sexes en fonction des statuts démographiques des populations ce qui signifie que les variations des conditions environnementales doivent être très marquées pour observer des différences dans les patrons de survie entre sexes chez le bouquetin. De plus, seule la survie des vieux mâles chez le bouquetin semble être sensible aux fluctuations de l'environnement. Ceci nous amène à penser que, tout comme les femelles, les mâles adoptent une stratégie d'évitement du risque à travers une stratégie conservatrice d'allocation de l'énergie et ce jusqu'à un âge avancé. Lors du rut, les mâles pratiquent le 'tending' c'est-à-dire qu'ils essaient de défendre une seule femelle en œstrus à la fois (Toïgo, 1998). Les bouquetins semblent établir une hiérarchie de dominance basée sur la taille du corps et des cornes et seraient réticents à s'engager dans des combats. Les mâles bouquetin ont une croissance continue et assez lente tout au long de leur vie (Toïgo *et al.*, 2007; Toïgo *et al.*, 1999; von Hardenberg *et al.*, 2004). Les mâles les plus vieux sont donc les plus gros et sont ceux qui ont les plus grosses cornes et donc sont fort probablement ceux qui ont accès aux femelles en œstrus. Les mâles auraient donc une tactique d'histoire de vie conservatrice basée sur la maximisation de leur survie jusqu'à 10 ans, âge auquel ils atteignent une taille corporelle et de corne qui leur assure un plein accès aux femelles. Ce seraient donc principalement les mâles de plus de 10 ans qui participeraient au rut, et paieraient ainsi les conséquences négatives d'une telle participation, comme chez les mâles plus jeunes des autres espèces d'ongulés, à travers une diminution de la survie à partir de cet âge. La forte diminution de la survie des mâles chez le bouquetin après 12 ans cadre bien avec cette théorie.

## **IV.3- Limites et perspectives de l'étude**

---

### **IV.3.1- Suivi de la reproduction dans les populations de bouquetins**

Il semble tout à fait indispensable de poursuivre le suivi de la reproduction des femelles dans les différentes populations de bouquetins et plus spécifiquement du recrutement. Nous disposons d'un jeu de données un peu limité en ce qui concerne ces données, d'une part parce que ces suivis sont assez récents, donc nous n'avons pas toujours beaucoup d'années de suivi, d'autre part parce que l'observation des femelles au moment des naissances, mais surtout après l'hiver, est difficile. Il est possible que l'on ait une sous-estimation du succès d'élevage lors des observations car si une femelle est vue avec son cabri elle est notée suivie avec certitude, en revanche si elle n'est pas observée avec un cabri elle est notée non suivie, mais on ne peut pas être certain qu'elle n'a pas de cabri.

De plus, le faible nombre en moyenne de répétitions par mère nous empêchait de conduire les analyses avec des modèles linéaires généralisés mixtes. Or les tests effectués pour détecter d'éventuels coûts à la reproduction nous ont permis de mettre en évidence un effet qualité des femelles dans la productivité deux années consécutives. Il serait donc tout à fait intéressant de pouvoir mieux quantifier la part de variabilité entre les mères.

De plus le fait que nos résultats semblent montrer une faible sensibilité des paramètres de reproduction des femelles bouquetin aux conditions environnementales, par rapport aux autres espèces d'ongulés, incite à poursuivre ces suivis pour confirmer ces différences avec un plus grand jeu de données.

➤ Nous recommandons donc avant tout de marquer davantage de femelles pour avoir une plus grande taille d'échantillon et de continuer leur suivi, notamment dans les populations du Mercantour pour lesquelles nous ne disposons que des informations sur la productivité des femelles, afin de pouvoir déterminer si les cabris ont survécu à l'hiver et sont de ce fait toujours vivants 9 mois après les naissances. Le marquage des cabris semble difficilement

réalisable, la solution serait peut-être de former et spécialiser des agents dans le suivis des données liées à la reproduction.

### **IV.3.2- Etude des patrons de survie**

Il est important que le marquage des individus dans une population soit continu, c'est-à-dire que le plus souvent possible (chaque année serait l'idéal) de nouveaux individus soient marqués. En effet, dans les populations où seuls les individus ré-introduits sont marqués et donc suivis, après quelques années, ces individus ne sont plus représentatifs de la population dans laquelle ils évoluent car la structure d'âge de l'échantillon vieillit par rapport à la structure d'âge de la population. Le marquage de nouveaux individus permet d'augmenter le nombre d'individus des différentes classes d'âge suivis. Nous l'avons vu, l'âge a un effet structurant très marqué dans nos populations. Cependant nous avons été obligés de limiter notre étude de l'impact des conditions environnementales à trois populations pour lesquelles nous avons assez de données sur chaque classe d'âge chaque année. Et même, alors que nous avons vu que le modèle à 3 classes d'âge (2-7 ans, 8-12 ans, plus de 13 ans) décrivait bien les variations de la survie chez le bouquetin, du fait du faible nombre d'individus pour une même année dans ces 3 classes, nous avons été obligés de prendre en compte des classes d'âge moins précises (2-10 ans, plus de 10 ans) pour les analyses de l'impact des fluctuations du milieu. Or chez le bouquetin, la survie est toujours très élevée entre 8 et 12 ans, donc en étant obligés de prendre des classes d'âge moins pertinentes pour cette espèce, nous pouvons passer à côté, ou minimiser l'importance des vieux individus (plus de 13 ans) dans la dynamique de ces populations. Seule la poursuite des marquages et des suivis dans le temps nous permettra d'effectuer des analyses plus fines, et donc de mieux comprendre la dynamique de cette espèce.

➤ Nous insistons sur l'importance d'un marquage continu dans les populations de bouquetins et sur la poursuite des suivis, essentiels pour augmenter le nombre d'individus des

différentes classes d'âge et mieux appréhender leur rôle dans les fluctuations des populations de bouquetins.

Il semblerait que, chez le bouquetin, il y ait très peu de mortalité en été et que le plus gros se passe en hiver. Afin d'étudier cela il pourrait-être intéressant de mener des études de la survie saisonnière : de juin à novembre et de novembre à avril. En termes de probabilité de recapture, ceci permettrait aussi de prendre en compte les migrations saisonnières des individus.

➤ Nous suggérons par la suite d'effectuer des études de survie saisonnière pour une analyse plus fine des patrons de survie afin de confirmer que la principale période de mortalité est bien l'hiver mais aussi grâce aux probabilités de recapture, étudier les mouvements saisonniers des individus .

Nous l'avons vu, les mâles chez le bouquetin présentent des patrons de survie qui semblent montrer une tactique conservatrice de la part des mâles aussi bien que des femelles. Nous avons suggéré que ce sont les mâles de 13 ans et plus qui participeraient principalement au rut, comme le laisse supposer la forte diminution de la survie des mâles à partir de cet âge. Si cela s'avère juste, les mâles de moins de 10 ans devraient avoir un succès reproducteur extrêmement faible.

➤ Étant donné que notre hypothèse pour expliquer la forte survie des bouquetins mâles jusqu'à 10-12 ans est basée sur la supposition d'un faible investissement dans la reproduction, il est nécessaire d'obtenir des données sur le succès reproducteur des mâles afin d'identifier ceux qui participent activement à la reproduction. De plus, la distribution du succès reproducteur des mâles par rapport à leur âge peut avoir une certaine importance si dans les années à venir des plans de chasse étaient mis en place, comme c'est le cas en Suisse. Si comme nous le supposons, les mâles les plus vieux avec de grosses cornes sont ceux qui participent principalement au rut, une chasse aux trophées sur le long terme pourrait entraîner un ralentissement de la croissance des cornes chez cette espèce, et probablement un changement dans les tactiques d'appariement des mâles, et donc, sur leur stratégie d'histoire de vie. En effet dans une population de mouflon d'Amérique Coltman *et al.* (2003) montrent qu'une chasse aux trophées ciblant des traits héréditaires tels que la taille corporelle ou la taille

des cornes, et qui implique une chasse visant principalement les mâles de bonne qualité génotypique n'ayant pas encore atteint leur pic reproducteur, à résulté en une production de mâles plus légers avec de plus petites cornes. De plus Byers et Kitchen (1988) montent dans une population d'antilopâtre d'Amérique, que suite à un pic de mortalité des mâles de plus de 5 ans et des faons du à un hiver sévère, le système d'appariement a changé, du fait que la distribution de l'âge des mâles avait changé vers des âges plus jeunes.

### **IV.3.3- Principaux facteurs influençant les variations des populations de bouquetins**

Nous avons montré que les paramètres de recrutement présentaient une faible élasticité par rapport à la survie adulte, mais que dans les populations bien établies, le recrutement et la survie des individus sénescents ont des élasticités proches. L'élasticité seule ne permet d'appréhender que l'impact potentiel d'un changement des paramètres démographiques et il est nécessaire de savoir si ces paramètres varient pour identifier ceux qui vont effectivement avoir un impact sur les changements d'effectif des populations. Nous avons montré que la survie adulte des mâles et des femelles était peu variable, et étonnamment le recrutement semble moins sensible aux variations du milieu en hiver par rapport à d'autres espèces d'ongulés. Ce serait principalement la survie des individus sénescents qui présenterait une sensibilité face aux fluctuations de l'environnement.

Dans notre cas, afin de calculer les élasticités du taux de multiplication aux différents paramètres démographiques, nous avons effectué une analyse prospective qui consiste à déterminer de combien le taux de multiplication va varier si un changement d'un paramètre démographique devait avoir lieu. A la vue des nos résultats, une grande proportion de vieux individus, une faible sensibilité des paramètres de reproduction à la densité et au climat et une élasticité similaire entre le recrutement et la survie des individu entre 8 et 12 ans présents en grande proportion dans les populations de bouquetins, il serait intéressant de mener une analyse rétrospective qui étend l'analyse prospective à l'approximation de la décomposition de

la variance du taux de multiplication en incorporant les variations des paramètres démographiques.

➤ Il serait intéressant d'effectuer une analyse rétrospective qui pose la question de combien la (co)variance d'un paramètre démographique contribue à la variance du taux de multiplication.

Il est généralement rapporté que le recrutement reflète bien la réponse de la population à l'environnement, puisque c'est un des paramètres les plus variables dans les populations d'ongulés (Gaillard *et al.*, 2000). Afin de suivre les variations numériques de populations d'ongulés plusieurs méthodes peuvent être utilisées : les méthodes fondées sur les animaux, comme l'échantillonnage direct (e.g. dénombrements sur surface, transects) ou les échantillonnages indirects (e.g. CMR), ou les méthodes fondées sur l'activité des animaux (e.g. comptages de traces, comptages de fèces) ou encore les indicateurs de changement écologique (e.g. le succès d'élevage, l'âge de primiparité, la taille des groupes). Dans le cas du bouquetin en France et en Italie, il n'est pas possible d'utiliser les indicateurs traditionnellement employés pour d'autres populations d'ongulés car cette espèce n'est pas chassée. En effet la chasse permet d'avoir accès à la taille des cornes, au poids des individus ou d'autres mesures biométriques. C'est pourquoi nous avons cherché à savoir si le succès d'élevage des femelles pouvait être utilisé comme indicateur. Un indicateur de changement écologique est par définition n'importe quel paramètre apportant de l'information sur la relation entre une population et son environnement et se montrant sensible à un changement d'effectif et/ou de qualité d'habitat (Morellet *et al.*, 2007). Il faut donc qu'il y ait une corrélation entre la fluctuation de l'indice et les fluctuations de l'effectif. La seule population où l'on observait effectivement une augmentation de l'effectif était le Champsaur puisque pour les populations du Mercantour nous n'avons pas de données sur le succès d'élevage. Or dans cette population nous n'avons pas mis en évidence de relation entre le succès d'élevage et la densité. Pour l'instant, nous n'avons donc pas les moyens de dire que le succès d'élevage pourrait-être utilisé comme un indicateur de changement écologique.

---

## **BIBLIOGRAPHIE**

---

**-A-**

Aanes, R., B. E. Saether, and N. A. Oritsland. 2000. Fluctuations of an introduced population of svalbard reindeer: The effects of density dependence and climatic variation. *Ecography* 23: 437-443.

Albon, S. D., T. Coulson, D. Brown, F. E. Guinness, J. M. Pemberton, and T. H. Clutton-Brock. 2000. Temporal changes in key factors and key age groups influencing the population dynamics of female red deer. *Journal of Animal Ecology* 69: 1099-1110.

Andrewartha, H. G., and L. C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago.

Appolinaire, J., P. Muller, and C. Berducou. 1982-1983. Capture et marquage d'isards. Recherches et essais techniques en vue d'un suivi scientifique et d'opérations de ré-introduction. Documents scientifiques du Parc National des Pyrénées 3: 103p.

**-B-**

Bassano, B., D. Gauthier, L. Jocolle, and V. Peracino. 2004. Capture d'ongulés de montagne par téléanesthésie. Parco Nazionale Gran Paradiso, Parc National de la Vanoise.

Beniston, M. 1997. Variations of snow depth and duration in the Swiss Alps over the last 50 years: Links to changes in large-scale climatic forcings. *Climatic Change* 36: 281-300.

Berger, J., and M. E. Gompper. 1999. Sex ratios in extant ungulates: Products of contemporary predation or past life histories? *Journal of Mammalogy* 80: 1084-1113.

Bérubé, C. H., M. Festa-Bianchet, and J. T. Jorgenson. 1999. Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology* 80: 2555-2565.

Bonenfant, C., J. M. Gaillard, F. Klein, and J. L. Hamann. 2005. Can we use the young : Female ratio to infer ungulate population dynamics? An empirical test using red deer *Cervus elaphus* as a model. *Journal of Applied Ecology* 42: 361-370.

Bonenfant, C., J. M. Gaillard, F. Klein, and A. Loison. 2002. Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography* 25: 446-458.

Breitenmoser, U. 1998. Large predators in the Alps: The fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation* 83: 279-289.

Byers, J. A., and D. W. Kitchen. 1988. Mating system shift in a pronghorn population. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22: 355-360.

**-C-**

- Cameron, E. Z., W. L. Linklater, K. J. Stafford, and E. O. Minot. 2000. Aging and improving reproductive success in horses: Declining residual reproductive value or just older and wiser. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 243-249.
- Carranza, J., S. Alarcos, C. B. Sanchez-Prieto, J. Valencia, and C. Mateos. 2004. Disposable-soma senescence mediated by sexual selection in an ungulate. *Nature* 432: 215-218.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: Their roles in conservation biology. *Ecology* 81: 619-627.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models : Construction, analysis, and interpretation*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Catchpole, E. A., Y. Fan, B. J. T. Morgan, T. H. Clutton-Brock, and T. Coulson. 2004. Sexual dimorphism, survival and dispersal in red deer. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 9: 1-26.
- Catchpole, E. A., B. J. T. Morgan, T. N. Coulson, S. N. Freeman, and S. D. Albon. 2000. Factors influencing soay sheep survival. *Journal of the Royal Statistical Society Series C Applied Statistics* 49 Part 4: 453-472.
- Caughley, G. 1966. Mortality patterns in mammals. *Ecology* 47: 906-918.
- Caughley, G. 1977. *Analysis of vertebrate populations*. Wiley, London.
- Caughley, G., and A. R. E. Sinclair. 1994. *Wildlife ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, Boston.
- Choquet, R., A. M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez, and J. D. Lebreton. 2003. User's manual for u-care, CEFE/CNRS Montpellier.
- Choquet, R., A. M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez, and J. D. Lebreton. 2004. User's manual for m-surge 1.4 (multistates survival generalized estimation), Montpellier.
- Clutton-Brock, T. H. 1987. Sexual selection in the cervidae. In: C. M. Wemmer (ed.) *Biology and management of the cervidae*. p. 101-122. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Clutton-Brock, T. H., and S. D. Albon. 1982. Winter mortality in red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology*, London 198: 515-519.
- Clutton-Brock, T. H., and T. Coulson. 2002. Comparative ungulate dynamics: The devil is in the detail. *Philosophical Transactions of the Royal Society London* 357: 1285-1298.
- Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness, and S. D. Albon. 1982. *Red deer: Behavior and ecology of two sexes*, Chicago.
- Clutton-Brock, T. H., A. W. Illius, K. Wilson, B. T. Grenfell, A. D. C. MacColl, and S. D. Albon. 1997. Stability and instability in ungulate populations: An empirical analysis. *The American Naturalist* 149: 195-219.

Clutton-Brock, T. H., I. R. Stevenson, P. Marrow, A. D. MacColl, A. I. Houston, and J. M. McNamara. 1996. Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female soay sheep. *Journal of Animal Ecology* 65: 6756-6689.

Coltman, D. W. et al. 2003. Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature* 426: 655-658.

Comfort, A. 1979. *The biology of senescence*, Edinburgh.

Côté, S. D., and M. Festa-Bianchet. 2001. Reproductive success in female mountain goats: The influence of maternal age and social rank. *Animal Behavior*. 62: 173-181.

Coulson, T., E. A. Catchpole, S. D. Albon, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, Crawley M.J., and B. T. Grenfell. 2001. Age, sex, density, winter weather, and populations crashes in soay sheep. *Science* 292: 1528-1531.

Coulson, T., J. M. Gaillard, and M. Festa-Bianchet. 2005. Decomposing the variation in population growth into contributions from multiple demographic rates. *Journal of Animal Ecology* 74: 789-801.

Coulson, T., E. J. Milner-Gulland, and T. H. Clutton-Brock. 2000. The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* 1454: 1771-1779.

Couturier, M. A. J. 1962. *Le bouquetin des alpes (Capra aegagrus ibex ibex)*, Grenoble.

Crampe, J. P., J.-M. Gaillard, and A. Loison. 2002. L'enneigement hivernal : Un facteur de variation du recrutement chez l'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). *Canadian Journal of Zoology* 80: 1306-1312.

Crampe, J. P., A. Loison, J. M. Gaillard, E. Florence, P. Caens, and J. Appolinaire. 2006. Patrons de reproduction des femelles d'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) dans une population non chassée et conséquences démographiques. *Canadian Journal of Zoology* 84: 1263-1268.

Cransac, N., A. J. M. Hewison, J. M. Gaillard, J. M. Cugnasse, and M. L. Maublanc. 1997. Patterns of mouflon (*Ovis gmelini*) survival under moderate environmental conditions: Effects of sex, age, and epizootics. *Canadian Journal of Zoology* 75: 1867-1875.

#### **-D-**

Darinot, F., and J. P. Martinot. 1994. Les populations de bouquetins des alpes (*Capra ibex ibex l.*) dans le Parc National de la Vanoise: Bilan de trente années de protection. *Travaux Scientifiques du Parc National de la Vanoise XVIII*: 177-204.

de Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael, and H. Caswell. 1986. Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.

**-E-**

- Eberhardt, L. L. 1977. Optimal management policies for marine mammals. *Wildlife Society Bulletin* 5: 162-169.
- Eberhardt, L. L. 1978. Appraising variability in population studies. *Journal of Wildlife Management* 42: 207-238.
- Eberhardt, L. L. 1991. Models of ungulates populations dynamics. *Rangifer* 7: 24-29.
- Eberhardt, L. L. 2002. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology* 83: 2841-2854.
- Engen, S., O. Bakke, and A. Islam. 1998. Demographic and environmental stochasticity-concepts and definitions. *Biometrics* 54: 840-846.
- Ericsson, G., and K. Wallin. 2001. Age-specific moose (*Alces alces*) mortality in a predator-free environment: Evidence for senescence in females. *Écoscience* 8: 157-163.
- Ericsson, G., K. Wallin, J. P. Ball, and M. Broberg. 2001. Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology* 82: 1613-1620.
- Espuno, N. 2004. Impact du loup (*Canis lupus*) sur les ongulés sauvages et domestiques dans le massif du Mercantour. PhD Thesis, Université Montpellier II, Montpellier.

**-F-**

- Festa-Bianchet, M. 1998. Condition-dependent reproductive success in bighorn ewes. *Ecology Letters* 1: 91-94.
- Festa-Bianchet, M., and S. D. Côté. 2008. Mountain goats: Ecology, behavior and conservation of alpine ungulate. Island Press, Washington.
- Festa-Bianchet, M., J.-M. Gaillard, and S. D. Côté. 2003. Variable age structure and apparent density-dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology* 72: 640-649.
- Festa-Bianchet, M., J.-M. Gaillard, and J. T. Jorgenson. 1998. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *The American Naturalist* 152: 367-379.
- Festa-Bianchet, M., and J. T. Jorgenson. 1998. Selfish mothers: Reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behavioral Ecology* 9: 144-150.
- Festa-Bianchet, M., and W. King. 2007. Age-related reproductive effort in bighorn sheep ewes. *Écoscience* 14: 318-322.
- Festa-Bianchet, M., M. Urquhart, and K. G. Smith. 1994. Mountain goat recruitment: Kid production and survival to breeding age. *Canadian Journal of Zoology* 72: 22-27.
- Forchhammer, M. C., N. C. Stenseth, E. Post, and R. Langvatn. 1998. Population dynamics of norwegian red deer: Density-dependence and climatic variation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* 265: 341-350.

Fowler, C. W. 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. In: H. H. Genoways (ed.) *Current mammalogy*. p 401-441. Plenumpress.

**-G-**

Gaillard, J. M. 1991. Some demographic characteristics in ungulate populations and their implication for management and conservation. In: *Ongulés/Ungulates 1991. Proceedings of the International Symposium Ongulés/Ungulates 1991, Paris*. p 493-495.

Gaillard, J.-M. et al. 1997. Early survival in roe deer: Causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia* 112: 502-513.

Gaillard, J. M., T. Coulson, and M. Festa-Bianchet. 2008. Recruitment. *Encyclopedia of ecology*. Elsevier (in press).

Gaillard, J.-M., D. Delorme, J.-M. Boutin, G. V. Laere, B. Boisaubert, and R. Pradel. 1993. Roe deer survival patterns: A comparative analysis of contrasting populations. *Journal of Animal Ecology* 62: 778-791.

Gaillard, J. M., M. Festa-Bianchet, and N. G. Yoccoz. 1998a. Population dynamics of large herbivores: Variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 58-63.

Gaillard, J. M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toïgo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 367-393.

Gaillard, J. M., O. Liberg, R. Andersen, A. J. M. Hewison, and G. Cederlund. 1998b. Population dynamics of roe deer. In: R. Andersen, P. Duncan and J. D. C. Linnell (eds.) *The european roe deer: The biology of success*. p 309-335. Scandinavian University Press, Oslo.

Gaillard, J.-M., A. Loison, M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, and E. Solberg. 2003a. Ecological correlates of life span in populations of large herbivorous mammals. In: J. R. Carey and S. Tuljapurkar (eds.) *Life span: Evolutionary, ecological, and demographic perspectives* No. Suppl. to Vol. 29. p 39-56. *Population and Development Review*, New York.

Gaillard, J.-M., A. Loison, and C. Toïgo. 2003b. Variation in life history traits and realistic population models for wildlife management: The case of ungulates. In: M. Festa-Bianchet and M. Apollonio (eds.) *Animal behavior and wildlife conservation*. p 115-132. Island Press, Washington, DC.

Gaillard, J. M., A. Viallefont, A. Loison, and M. Festa-Bianchet. 2004. Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation* 27: 47-58.

Gaillard, J.-M., and N. G. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: A case of environmental canalization? *Ecology* 84: 3294-3306.

Gallant, B. Y., D. Réale, and M. Festa-Bianchet. 2001. Does mass change of primiparous bighorn ewes reflect reproductive effort? *Canadian Journal of Zoology* 79: 312-318.

- Garel, M., A. Loison, J. M. Gaillard, J. M. Cugnasse, and D. Maillard. 2004. The effects of a severe drought on mouflon lamb survival. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* 271: 471-473.
- Garrott, R. A., L. L. Eberhardt, P. J. White, and J. Rotella. 2003. Climate-induced variation in vital rates of an unharvested large-herbivore population. *Canadian Journal of Zoology* 81: 33-45.
- Giacometti, M., R. Willing, and C. Defila. 2002. Ambient temperature in spring affects horn growth in male alpine ibexes. *Journal of Mammalogy* 83: 245-251.
- Girard, I. 2000. Dynamique des populations et expansion géographique du bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*, l.) dans le Parc National de la Vanoise, Université de Savoie.
- Girard, I., D. Gauthier, and J. P. Martinot. 1998. Évolution démographique des populations de bouquetin des alpes (*Capra ibex ibex*) présentes dans le Parc National de la Vanoise ou ré-introduites à partir de celui-ci. *Gibier Faune Sauvage* 15: 417-431.
- Girard, I., C. Toïgo, J. M. Gaillard, D. Gauthier, and J. P. Martinot. 1999. Patron de survie chez le bouquetin des alpes (*Capra ibex ibex*) dans le Parc National de la Vanoise. *Revue d'Ecologie - La Terre et la Vie* 54: 235-251.
- Gonzales, G., and J. P. Crampe. 2001. Mortality patterns in a protected population of isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Canadian Journal of Zoology* 79: 2072-2079.
- Gonzalez-Voyer, A., K. G. Smith, and M. Festa-Bianchet. 2001. Efficiency of aerial censuses of mountain goats. *Wildlife Society Bulletin* 29: 140-144.
- Green, W. C. H., and A. Rothstein. 1991. Trade-offs between growth and reproduction in female bison. *Oecologia* 86: 521-527.

## **-H-**

- Hallett, T. B., T. Coulson, J. G. Pilkington, T. H. Clutton-Brock, J. M. Pemberton, and B. T. Grenfell. 2004. Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature* 430: 71-75.
- Hamilton, W. D. 1966. The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology* 12: 12-45.
- Heard, D. C., and J. P. Ouellet. 1994. Dynamics of an introduced caribou population. *Arctic* 47: 88-95.
- Hirzel, A. 2001. When GIS come to life. Linking landscape- and population ecology for large population management modelling: The case of ibex (*Capra ibex*) in Switzerland, Université de Lausanne, Lausanne.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: A comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 443-457.

Horton, N. J., and S. R. Lipsitz. 1999. Review of software to fit generalized estimating equation regression models. *The American Statistician* 53: 160-169.

Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.

Hurrell, J. W. 1995. Decadal trends in the north atlantic oscillation: Regional temperature and precipitation. *Science* 269: 676-679.

**-J-**

Jacobson, A. R., A. Provenzale, A. Von Hardenberg, B. Bassano, and M. Festa-Bianchet. 2004. Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology* 85: 1598-1610.

Jönsson, K. I. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78: 57-66.

Jorgenson, J. T., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, and W. D. Wishart. 1997. Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* 78: 1019-1032.

Jorgenson, J. T., M. Festa-Bianchet, M. Lucherini, and W. D. Wishart. 1993. Effects of body size, population density and maternal characteristics on age of first reproduction in bighorn ewes. *Canadian Journal of Zoology* 71: 2509-2517.

**-K-**

Klein, D. R., and S. T. Olson. 1960. Natural mortality patterns of deer in southeast Alaska. *Journal of Wildlife Management* 24: 80-88.

**-L-**

Lande, R. 1993. Risk of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 142: 911-927.

Lande, R. 1998. Demographic stochasticity and allee effect on a scale with isotropic noise. *Oikos* 83: 353-358.

Lebreton, J. D. 1981. Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon.

Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological monographs* 62: 67-118.

Lebreton, J. D., and C. Millier. 1982. Modèles dynamiques déterministes en biologie. Masson, Paris.

- Liang, K. Y., and S. L. Zeger. 1986. Longitudinal data analysis using generalized linear models. *Biometrika* 73: 13-22.
- Link, W. A., and J. R. Sauer. 1997. Estimation of population trajectories from count data. *Biometrics* 53: 488-497.
- Loe, L. E., C. Bonenfant, A. Mysterud, J.-M. Gaillard, R. Langvatn, D. R. Klein, C. Calenge, N. Ergon, N. Pettorelli, and N. C. Stenseth. 2005. Climate predictability and breeding phenology in red deer: Timing and synchrony of rutting and calving in Norway and France. *Journal of Animal Ecology* 74: 579-588.
- Loison, A. 1995. Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: L'exemple du chamois, Université Claude Bernard - Lyon 1, Lyon.
- Loison, A., M. Festa-Bianchet, J. M. Gaillard, J. T. Jorgenson, and J. M. Jullien. 1999a. Age-specific survival in five populations of ungulates: Evidence of senescence. *Ecology* 80: 2539-2554.
- Loison, A., J.-M. Gaillard, and H. Houssin. 1994. New insight on survivorship of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) from marked animals. *Canadian Journal of Zoology* 72: 591-597.
- Loison, A., J. M. Jullien, and P. Menaut. 1999b. Relationship between chamois and isard survival and variation in global and local climate regimes: Contrasting examples from the Alps and Pyrenees. *Ecological Bulletins* 47: 126-136.
- Loison, A., and R. Langvatn. 1998. Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia* 116: 489-500.
- Loison, A., R. Langvatn, and E. J. Solberg. 1999c. Body mass and winter mortality in red deer calves: Disentangling sex and climate effects. *Ecography* 22: 20-30.
- Loison, A., C. Toïgo, J. Appolinaire, and J. Michallet. 2002. Demographic processes in colonizing populations of isard (*Rupicapra pyrenaica*) and ibex (*Capra ibex*). *Journal of Zoology, London* 256: 199-205.
- Loison, A., C. Toïgo, and J. M. Gaillard. 2003. Large herbivores in continental european alpine ecosystems: Current status and challenges for future. In: L. Nagy, G. Grabherr, C. Korner and D. B. A. Thompson (eds.) *Alpine biodiversity in Europe (ecological studies) No. 167*. p 477. Springer, Berlin, Heidelberg.
- M-**
- Manceau, V. 1997. Polymorphisme des séquences d'ADN mitochondrial dans le genre *Capra*. Application à la conservation du bouquetin des Pyrénées (*c. Pyrenaica pyrenaica*). PhD, Université de Grenoble I, Grenoble.
- MacCorquodale, S. M., L. L. Eberhardt, and L. E. Eberhardt. 1988. Dynamics of a colonizing elk population. *Journal of Wildlife Management* 52: 309-313.

Merrill, E. H., and M. Boyce. 1991. Summer range and elk population dynamics in yellowstone national park. In: R. Keiter and M. Boyce (eds.) The greater yellowstone ecosystem. Redefining america's wilderness heritage No. New Haven and London. p 263-273. Yale University Press.

Michallet, J., A. Loison, J. M. Gaillard, and D. Gauthier. 1994. Valeur de critères biométriques externes pour la détermination de l'âge du bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) : Rôle du sexe et de l'habitat. *Gibier Faune Sauvage* 11: 99-118.

Michallet, J., and C. Toïgo. 2004. Effet de la cohorte sur la croissance des mâles et des femelles chez le bouquetin des alpes : Comparaison à deux stades démographiques de la population de Belledonne. Rapport scientifique ONCFS, Paris: 38-41.

Milner, J. M., D. A. Elston, and S. D. Albon. 1999. Estimating the contributions of population density and climatic fluctuations to interannual variation in survival of soay sheep. *Journal of Animal Ecology* 68: 1235-1247.

Morellet, N., J. M. Gaillard, M. Hewison, B. P., Y. Boscardin, P. Duncan, F. Klein, and D. Maillard. 2007. Indicators of ecological change: New tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology* 44: 634-643.

Moyes, K., T. Coulson, B. J. T. Morgan, A. Donald, S. J. Morris, and T. H. Clutton-Brock. 2006. Cumulative reproduction and survival costs in female red deer. *Oikos* 115: 241-252.

Mysterud, A., N. C. Stenseth, N. G. Yoccoz, R. Langvatn, and G. Steinheim. 2001. Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores. *Nature* 410: 1096-1099.

Mysterud, A., N. G. Yoccoz, N. C. Stenseth, and R. Langvatn. 2000. Relationships between sex ratio, climate and density in red deer: The importance of spatial scale. *Journal of Animal Ecology* 69: 959-974.

**-N-**

Nichols, J. D. 1992. Capture-recapture models: Using marked animals to study population dynamics. *BioScience* 42: 94-102.

Nicholson, A. J. 1933. The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology Supp.* 2: 132-178.

Nussey, D. H., L. E. B. Kruuk, A. Donald, M. Fowlie, and T. H. Clutton-Brock. 2006. The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. *Ecology Letters* 9: 1342-1350.

**-O-**

Owen-Smith, N. 1993. Comparative mortality rates of male and female kudus: The costs of sexual size dimorphism. *Journal of Animal Ecology* 62: 428-440.

**-P-**

- Partridge, L., and P. H. Harvey. 1988. The ecological context of life history evolution. *Science* 241: 1449-1455.
- Pelletier, F. 2005. Foraging time of rutting bighorn rams varies with individual behavior, not mating tactic. *Behavioral Ecology* 16: 280-285.
- Pfister, C. A. 1998. Patterns of variance in stage-structured populations: Evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 95: 213-218.
- Pollock, K. H., J. D. Nichols, T. R. Simons, G. L. Farnsworth, L. L. Bailey, and J. R. Sauer. 2002. Large scale wildlife monitoring studies: Statistical methods for design and analysis. *Environmetrics* 13: 105-119.
- Portier, C., M. Festa-Bianchet, J. M. Gaillard, J. T. Jorgenson, and N. G. Yoccoz. 1998. Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology, London* 245: 271-278.
- Post, E., M. C. Forchhammer, and N. C. Stenseth. 1999. Population ecology and the north atlantic oscillation (NAO). *Ecological Bulletins* 47: 117-125.
- Pradel, R. 1993. Flexibility in survival analysis from recapture data: Handling trap-dependence. In: J.-D. Lebreton and P. M. North (eds.) *Marked individuals in the study of bird population*. p 29-37. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland.
- Promislow, D. E. L. 1992. Costs of sexual selection in natural populations of mammals. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* 247: 203-210.

**-R-**

- Ricklefs, R. E., and A. Scheuerlein. 2001. Comparison of aging-related mortality in birds and mammals. *Experimental Gerontology* 36: 845-857.
- Rose, K. E., T. H. Clutton-Brock, and F. E. Guinness. 1998. Cohort variation in male survival and lifetime breeding success in red deer. *Journal of Animal Ecology* 67: 979-986.
- Rose, M. R. 1991. *Evolutionary biology of aging*. Oxford University Press, New York.

**-S-**

- Sadleir, R. M. F. S. 1987. Reproduction in female cervids. In: C. M. Wemmer (ed.) *Biology and management of the cervidae*. p 123-144. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Saether, B. E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: A search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 143-149.
- Sæther, B. E., S. Engen, F. Filli, R. Aanes, W. Schroder, and R. Andersen. 2002. Stochastic population dynamics of an introduced Swiss population of the ibex. *Ecology* 83: 3457-3465.

- Saether, B. E., S. Engen, E. Solberg, and M. Heim. 2007a. Estimating the growth of a newly established moose population using reproductive value. *Ecography* 30: 417-421.
- Saether, B. E., M. Lillegard, V. Grotan, F. Filli, and S. Engen. 2007b. Predicting fluctuations of reintroduced ibex populations: The importance of density dependence, environmental stochasticity and uncertain population estimates. *Journal of Animal Ecology* 76: 326-336.
- Sakamoto, Y., M. Ishiguro, and G. Kitagawa. 1986. Akaike information criterion statistics. KTK Scientific Publishers, Tokyo.
- Sand, H., and G. Cederlund. 1996. Individual and geographical variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*). *Canadian Journal of Zoology*. 74: 954-964.
- Sinclair, A. R. E. 1989. Population regulation in animals. In: J. Cherrett (ed.) *Ecological concepts*. p 197-241. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Solberg, E. J., P. Jordhoy, O. Strand, R. Aanes, A. Loison, B. E. Saether, and J. D. C. Linnell. 2001. Effects of density-dependence and climate on the dynamics of a svalbard reindeer population. *Ecography* 24: 441-451.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. *Quarterly Review of Biology* 51: 3-47.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York.
- Steinheim, G., R. B. Weladji, T. Skogan, T. Adnøy, and A. O. Skjelvag. 2004. Climatic variability and effects on ungulate body weight: The case of domestic sheep. *Annales Zoologici Fennici* 41: 525-538.

**-T-**

- Toïgo, C. 1998. *Stratégies biodémographiques et sélection sexuelle chez le bouquetin des Alpes (Capra ibex ibex)*, Université Claude Bernard-Lyon 1, Lyon.
- Toïgo, C., and J. M. Gaillard. 2003. Causes of sex-biased adult survival in ungulates: Sexual size dimorphism, mating tactic or environment harshness? *Oikos* 101: 376-384.
- Toïgo, C., J. M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, E. Largo, J. Michallet, and D. Maillard. 2007. Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic alpine ibex: Evidence for a conservative life-history tactic. *Journal of Animal Ecology* 76: 679-686.
- Toïgo, C., J.-M. Gaillard, D. Gauthier, I. Girard, J. P. Martinot, and J. Michallet. 2002. Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Ecoscience* 9: 427-433.
- Toïgo, C., J. M. Gaillard, and J. Michallet. 1997. Adult survival pattern of sexually dimorphic alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Canadian Journal of Zoology* 75: 75-79.
- Toïgo, C., J. M. Gaillard, and J. Michallet. 1999. Cohort affects growth of males but not females in alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Journal of Mammalogy* 80: 1021-1027.

Toïgo, C., J. Michallet, and D. Blanc. 1995. Structure des groupes chez le bouquetin des alpes (*Capra ibex ibex*) dans le massif de Belledonne-Sept Laux (Isère). *Gibier Faune Sauvage* 12.

**-V-**

Vallance, M. 2007. *Faune Sauvage de France: Biologie, habitats et gestion*. Editions du Gerfaut, France

van Vuren, D., and M. Bray. 1986. Population dynamics of bison in the Henry mountains, Utah. *Journal of Mammalogy* 67: 503-511.

Venables, W. N., and B. D. Ripley. 2003. *Modern applied statistics with s*. Fourth Edition ed. Springer-Verlag, NY.

von Hardenberg, A., B. Bassano, M. Z. Arranz, and G. Bogliani. 2004. Horn growth but not asymmetry heralds the onset of senescence in alpine ibex males. *Journal of Zoology, London* 263: 425-432.

von Hardenberg, A., B. Bassano, A. Peracino, A. R. Jacobson, J. Von Hardenberg, and A. Provenzale. 2000. Preliminary analysis of the temporal variability of the alpine ibex population in the Gran Paradiso national park. *Journal of Mountain Ecology* 5: 195-204.

**-W-**

Weladji, R. B., D. R. Klein, Ø. Holand, and A. Mysterud. 2002. Comparative response of rangifer tarandus and other northern ungulates to climatic variability. *Rangifer* 22: 29-46.

**-Y-**

Yoccoz, N. G., J. D. Nichols, and T. Boulinier. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 446-453.