

Croissance des cornes et survie chez le bouquetin : importance de l'hétérogénéité individuelle

Les stratégies bio-démographiques sont régies par le principe d'allocation de l'énergie : l'énergie disponible pour un individu étant finie, la quantité allouée à une fonction ne peut l'être à une autre, ce qui implique des compromis (*trade-offs*) entre les différents traits d'histoire de vie. Par exemple, une forte allocation d'énergie à la reproduction se fera au détriment de la survie ou de la reproduction suivante. Un gros investissement dans la croissance pourra avoir des répercussions négatives sur la survie ou la reproduction.

Chez les ongulés dimorphiques, les mâles connaissent une forte pression de sélection pour développer rapidement des trophées (cornes ou bois) extrêmement développés, car ils leur confèrent un avantage dans l'accès à la reproduction. Le port de grands trophées chez les mâles est donc très coûteux en énergie, tant sur le plan physiologique (production) que comportemental (rut). En conséquence, les mâles avec de grands trophées sont attendus souffrir d'une plus forte mortalité.

Si cette théorie des *trade-offs* est largement acceptée au sein de la communauté des biologistes évolutionnistes, les résultats des études empiriques sont ambivalents. L'absence de *trade-offs* attendus est expliquée par l'hétérogénéité entre individus dans la capacité à acquérir des ressources : dans une population certains individus peuvent constamment bénéficier de plus de ressources que d'autres, de sorte que les *trade-offs* sont masqués puisqu'ils disposent de suffisamment d'énergie pour investir à la fois dans la croissance du trophée et la survie.

Nous avons testé cette théorie des *trade-offs* chez le bouquetin, en nous intéressant à la relation entre croissance précoce des cornes et survie. A partir de l'étude par capture-marquage-recapture réalisée sur la population de Belledonne nous avons plus particulièrement testé les hypothèses suivantes : 1) si ce sont les compromis qui définissent la relation entre les différents traits d'histoire de vie, alors les mâles avec de plus grandes cornes devraient montrer une survie moyenne plus faible et une sénescence plus précoce, 2) si au contraire l'hétérogénéité individuelle est le moteur de la covariation entre traits d'histoire de vie, alors une relation positive entre croissance des cornes et survie devrait être observée.

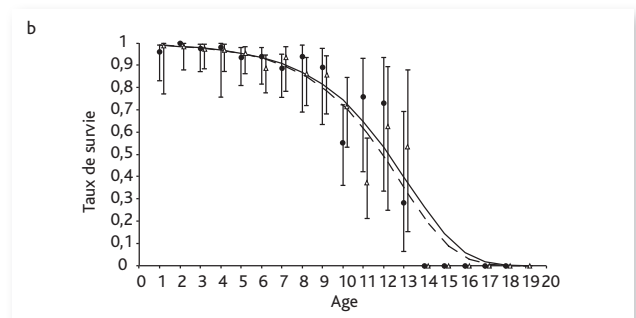
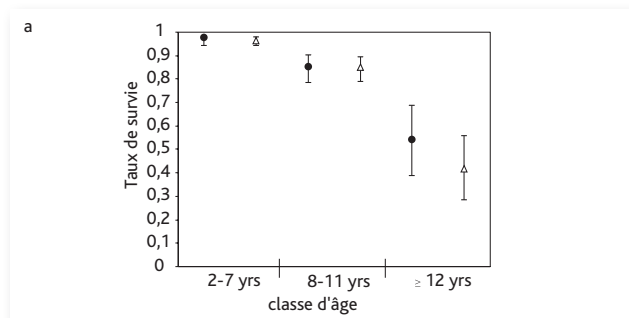
Nos résultats sont fondés sur la taille des cornes à 2 ans et l'estimation de la survie annuelle par classe d'âge de 261 mâles. Nos résultats mettent en évidence une hétérogénéité individuelle marquée dans les trajectoires de croissance des cornes, certains individus ayant de petites cornes, d'autres ayant de grandes cornes, quel que soit leur âge. La taille des cornes à 2 ans étant positivement corrélée à la taille

des cornes tout au long de la vie, il s'agit donc d'un bon indicateur du rang de dominance et de l'investissement dans la reproduction de l'individu. Aucune relation entre croissance des cornes et survie annuelle n'a été détectée pour les classes d'âge de 1-7 ans et 8-12 ans (*figure 1a*). La sénescence n'est ni plus précoce ni plus tardive en fonction de la taille des cornes (*figure 1b*). Chez les individus sénescents, nous avons détecté une tendance des mâles avec une forte croissance précoce des cornes à souffrir d'une plus forte mortalité que les autres (*figure 1a*). Ces résultats suggèrent :

- que les *trade-offs* attendus ne s'expriment pas, au moins jusqu'à un âge très avancé (12 ans) ;
- que l'hétérogénéité individuelle seule n'explique pas la relation entre croissance des cornes et survie (qui serait alors positive) ;
- que les *trade-offs*, l'hétérogénéité individuelle et la stratégie bio-démographique du bouquetin doivent inter-agir pour structurer la co-variation entre la croissance des cornes et la survie.

Chez le bouquetin, les mâles adoptent une stratégie conservatrice : ils maximisent leur survie jusqu'à un âge très avancé (10-12 ans), puis investissent alors fortement dans le rut, ce qui leur coûte un fort déclin de leurs chances de survie. Le fait que les mâles avec une forte croissance précoce des cornes aient tendance à survivre moins bien après 12 ans est conforme à cette stratégie. Cependant, on s'attendrait à ce que ces mâles, censés investir plus tôt dans la reproduction, montrent une sénescence plus précoce que les autres, ce qui n'est pas le cas. L'hétérogénéité dans la qualité individuelle peut expliquer cette discordance. La taille des cornes est considérée être un indicateur fiable de la qualité d'un individu, et les mâles avec de plus grandes cornes sont en conséquence supposés être de meilleure qualité (parce qu'ils sont nés dans de meilleures conditions environnementales ou du fait de leur bagage génétique, par exemple...). Ils pourraient alors se permettre de produire de grandes cornes tout en montrant une meilleure survie.

La littérature montre des résultats de plus en plus discordants, certains mettant en évidence les *trade-offs* attendus, d'autres mettant en exergue l'importance de la qualité individuelle... Pourquoi certains travaux penchent pour l'un ou l'autre de ces facteurs n'est pas encore clair. À la lumière de notre étude, nous pensons que les deux phénomènes inter-agissent, et que les particularités bio-démographiques de l'espèce, ainsi que les conditions environnementales dans lesquelles vit la population étudiée sont des facteurs déterminant l'expression prédominante des *trade-offs* ou de l'hétérogénéité individuelle.



▲ **Figure 1.** Taux de survie par classe d'âge (a) et modèle de décroissance linéaire de la survie en fonction de l'âge (b) relativement à la taille des cornes à 2 ans (ronds pleins et ligne continue : individus avec taille de cornes < taille de cornes médiane ; triangle ouvert et ligne pointillée : individus avec taille de cornes > taille de cornes médiane).