

Réponse d'un indice d'abondance à une mortalité catastrophique sur la population d'isards du Bazès

Anne Loison*, Joël Appolinaire & Dominique Dubray

* CNRS- UMR5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie évolutive, Université Lyon 1, 69622 Villeurbanne cedex.

Contexte de l'étude

La gestion et la conservation des populations naturelles nécessitent un suivi des tendances des effectifs au cours du temps. Les méthodes de suivi sont multiples, selon qu'elles aboutissent à une estimation de l'effectif en tant que tel, ou à un indice d'abondance. L'utilité des indices d'abondance dépend de la bonne relation entre les variations de ces indices et les variations d'effectif. Tout indice d'abondance nécessite d'être validé avant d'être utilisé comme une des informations des modèles de gestion. Les conditions sous lesquelles la pertinence d'un indice d'abondance peut être testée sont de deux ordres. Il est en effet nécessaire à la fois d'avoir des informations indépendantes sur les variations réelles de l'effectif, et que ces variations d'effectifs soient conséquentes. Mettre en place le test d'un indice d'abondance sur une population dont l'effectif est stable ou varie peu n'est en effet pas très efficace. C'est pourquoi il est important de mettre à profit les populations sauvages dans lesquelles les effectifs peuvent être manipulés (par contrôle des prélèvements, chasse ou exportations), dont on s'attend à ce qu'ils varient naturellement (population colonisatrice), ou qui traversent une phase catastrophique (tempête, maladie ou hiver rigoureux).

Dans ce contexte, la population d'isards du massif du Bazès dans les Pyrénées est exemplaire. Cette population présente en effet plusieurs caractéristiques qui en font une population de choix pour tester des méthodes de comptages. La première est que les effectifs de cette population ont fortement varié. En effet, elle est issue d'une réintroduction en 1984 (Appolinaire *et al.*, 1992) suivie d'une croissance exponentielle des effectifs (Loison *et al.* 2002) qui ont doublé tous les 3 à 4 ans. La deuxième est que depuis sa réintroduction, un protocole de suivi de la population a été mis en place, avec des comptages réguliers le long d'un circuit identique d'une sortie à l'autre. Ainsi, un indice d'abondance défini comme le nombre moyen d'isards de plus d'un an vu par circuit a pu être calculé chaque saison et chaque année. Enfin, des captures ont eu lieu annuellement et ont permis le marquage d'individus (107 isards de 1990 à 2004). Par la suite, les taux de reproduction, les taux de survie et les effectifs de la population ont pu être estimés grâce aux modèles de capture-marquage-recapture (Loison *et al.*, 2002 & 2005). Dans cette population, deux sources d'information peuvent servir de référence pour le test de méthodes indiciaires de suivi des effectifs : les informations obtenues sur les paramètres démographiques, et celle obtenue sur l'effectif par la méthode de capture-marquage-recapture. Nous avons déjà mis en évidence (Loison *et al.* 2005) que l'indice d'abondance était un bon indice de l'effectif au cours de la période de croissance exponentielle (de 1984 à 1999). Cet indice peut être utilisé pour suivre l'évolution des effectifs au cours du temps dans une population de densité moyenne et en croissance, sous condition que les circuits soient suffisamment répétés. Alors que nous pensions poursuivre l'étude dans une nouvelle phase démographique, celle correspondant à une population à forte densité et de croissance plus faible, la population a été touchée par une mortalité exceptionnelle qui nous a permis de valider une deuxième fois l'indice d'abondance utilisé.

Diagnostic de la mortalité exceptionnelle observée en 2001

La population d'isards du Bazès a subi une mortalité de type catastrophique au cours de l'été 2001, dont le déroulement est détaillé par Gibert & Appolinaire (2004). Cette catastrophe qui provient probablement d'une intoxication accidentelle, a conduit à une forte mortalité des chevreaux et des femelles. Entre le 23 mai et le 31 juillet 2001,

61 isards ont été trouvés morts : 23 femelles, 28 chevreaux, 5 animaux de 2^e année, 2 mâles et 3 adultes (sans informations plus précises).

Conséquences démographiques de la mortalité exceptionnelle de 2001

Les conséquences immédiates et à moyen terme de la mortalité exceptionnelle de

2001 peuvent être évaluées sur les paramètres de survie et de reproduction. Comme le site est étudié depuis 1985 et l'est encore aujourd'hui, les paramètres démographiques d'avant 2001, de 2001 et d'après 2001 peuvent être comparés, à partir des données sur les structures de groupes et de celles provenant du suivi des animaux marqués.

Les estimations de la survie annuelle des femelles adultes entre 1993 et 2004 (figure 1) confirment bien le caractère

exceptionnel de l'année 2001. En effet, alors que la survie adulte n'était jamais descendue au-dessous de 90 % auparavant, elle n'a été que de 60 % de 2001 à 2002. Ainsi, près de 40 % des femelles adultes seraient mortes cette année-là ! La survie semble avoir repris son niveau pré-catastrophique dès 2002.

Pour évaluer le succès de la reproduction, il faut différencier le taux de femelles reproductrices, la survie estivale des chevreaux et leur survie hivernale. Les résultats sur les structures de groupes et sur la proportion de femelles marquées qui a mis bas indiquent que le taux de femelles reproductrices n'a pas beaucoup varié entre années, que ce soit avant ou après 2001. Par contre, le succès d'élevage du chevreau de sa naissance

à la fin de l'été a été plus faible et plus variable depuis 2001, à l'exception de 2002 (figure 2). En effet, le taux de chevreaux par femelle dans les groupes observés a montré une diminution marquée au cours de l'été en 2001, 2003 et 2004 (figure 2).

La combinaison d'une survie particulièrement faible en 2001 et d'une réussite de la reproduction apparemment plus faible depuis 2001 étaye les observations d'un évènement démographique catastrophique depuis 2001, suivi d'une période encore actuelle de démographie peu vivace. Un modèle démographique simple (expliqué dans le tableau 1, figure 5) montre en effet que l'effectif de la population aurait diminué de 35 % de 2001 à 2002

étant donné que la survie adulte était de l'ordre de 62 % et en supposant une survie juvénile de 10 %. L'hypothèse d'une survie juvénile de l'ordre de 10 % repose sur la diminution observée du pourcentage de chevreaux dans les groupes au cours de l'été (figure 2) et une survie hivernale estimée à environ 50 %. Avec de fortes variations d'effectif sur des périodes de temps court, la situation démographique de la population de chamois du Bazès, est idéale pour tester la réponse de l'indice d'abondance utilisé jusqu'à présent à la baisse brutale et marquée de l'effectif.

Réponse des estimations d'effectif et de l'indice d'abondance à la mortalité exceptionnelle de 2001

Comme nous l'avons précisé ci dessus, le site d'étude du massif du Bazès présente l'avantage de permettre la confrontation des résultats obtenus par un indice d'abondance (le nombre moyen d'animaux observés sur un circuit standard) à des estimations de l'effectif obtenues à partir des animaux marqués grâce aux méthodes de capture-marquage-recapture. La pertinence de l'utilisation de l'indice d'abondance pour le suivi des tendances des effectifs a été validée pendant la période de croissance exponentielle de la population (Loison *et al.* 2002). Nous avons adopté la même démarche ici en commençant dans un premier temps par le calcul des estimations d'effectif par des méthodes de capture-marquage-recapture de 1999 à 2004, période qui n'avait pas été incluse dans le précédent travail. Nous les avons ensuite considérées comme notre référence des variations réelles de la population. Les résultats d'estimation des effectifs par capture-marquage-recapture, illustrés sur la figure 3, confirment la baisse d'effectif calculée par le modèle démographique. De façon spectaculaire, les estimations montrent la chute des effectifs qui a eu lieu entre le printemps et l'automne 2001 (figure 3), avec des valeurs (\pm écart-type) de $204 \pm 25,6$ au printemps, $156 \pm 15,6$ en été et $110 \pm 10,7$ en automne, soit une baisse intra-annuelle de 46 %. L'effectif moyen entre printemps ($113 \pm 15,0$) et été 2002 ($136 \pm 11,0$) est estimé

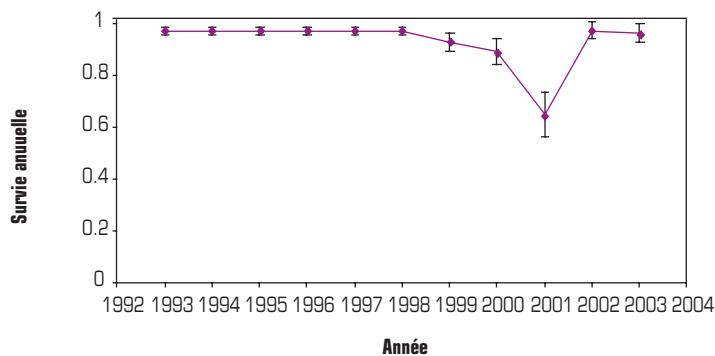


Figure 1 : Survie annuelle des femelles adultes âgées de 2 à 10 ans (avec écart-type) en fonction de l'année, de 1993 à 2003. Les estimations de survie sont obtenues à partir de modèles de capture-marquage-recapture reposant sur le suivi des femelles marquées. La survie est constante de 1985 à 1998 (représentation à partir de 1993) et variable ensuite, avec une survie particulièrement faible de 2001 à 2002 (0.64).

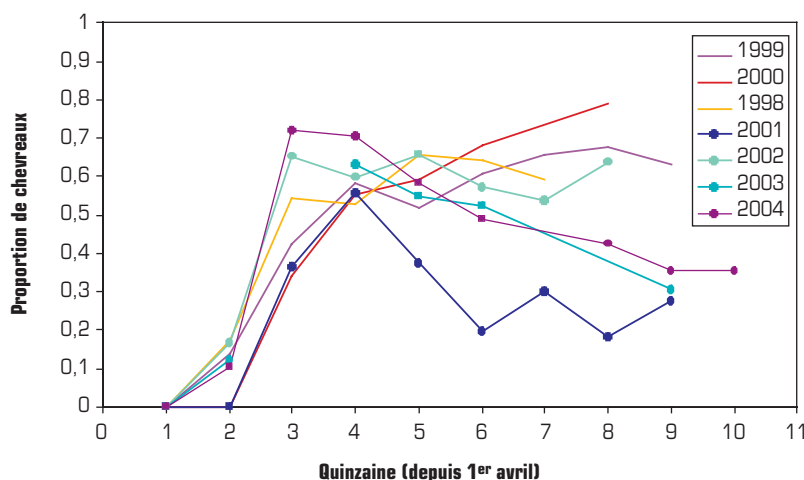


Figure 2 : Proportion de chevreaux (nombre de chevreaux sur nombre de femelles de 2 ans et plus) observés dans les groupes dont tous les individus étaient déterminés (classe d'âge et de sexe), par quinzaine, de début avril à septembre (1 : première quinzaine d'avril, 2 : deuxième quinzaine d'avril, 3 : première quinzaine de mai, 4 : deuxième quinzaine de mai...). Ces estimations sont disponibles de 1998 à 2004. Les années 1998 à 2000 sont illustrées par des couleurs chaudes et sans symboles, et les années 2001 à 2004 avec des couleurs froides et avec symboles.

à 124, ce qui conduirait à une baisse estimée de 40 % entre 2001 et 2002. Cette baisse est plus importante que celle estimée par le modèle démographique simple reposant sur les valeurs du Tableau 1, ce qui suggère des valeurs probablement encore plus faibles soit du taux de survie moyen des femelles de 1 an et plus, soit du taux de survie des chevreaux.

Qu'en est-il de l'indice reposant sur le nombre moyen d'individus observés ? Comme l'illustrent les figures 3 et 4, l'indice d'abondance a réagi comme attendu à la baisse des effectifs. En 2001, l'indice d'abondance prend ainsi les valeurs de $91,3 \pm 6,9$ au printemps, $76,8 \pm 11,3$ en été, et $69,2 \pm 12,6$ en automne, documentant ainsi une baisse de 35 %. En 2002, la valeur moyenne de l'indice sur le printemps ($50,6 \pm 19,5$) et l'été ($53,7 \pm 17,7$) est de 52,1, aboutissant à un déclin de 2001 à 2002 estimé à 43 %. Ces résultats confirment ainsi que l'indice d'abondance a bien réagi à la chute des effectifs documentée à la fois par l'étude des paramètres démographiques et par l'estimation de référence obtenue par capture-marquage-recapture. De façon satisfaisante, la baisse d'effectif détectée par l'indice d'abondance est bien du même ordre de grandeur que celle détectée par les estimations de capture-marquage-recapture.

Cette étude réactualisée confirme la concordance des tendances révélées par l'indice d'abondance et celles qui ont réellement affectées la population. Ce résultat milite de nouveau en faveur de l'utilisation d'indices d'abondance de ce type. Il faut toutefois garder en mémoire que la validation opérée ici l'a été sous certaines conditions très importantes : la densité de la population n'est pas très élevée, la population est stable spatialement (peu de variations saisonnières de l'utilisation des milieux du printemps à l'automne), les effectifs ont varié, l'indice d'abondance est fondé sur un nombre élevé de répétitions des circuits (en général supérieur à 5 et jusqu'à plus de 30 fois, voir Loison *et al.* 2005). Les précautions à prendre lors de la mise en place du protocole (évaluation préliminaire du nombre minimum de circuits nécessaire) et lors de l'interprétation des résultats (ne pas interpréter les variations d'une année sur l'autre, mais attendre un minimum de 3 valeurs pour

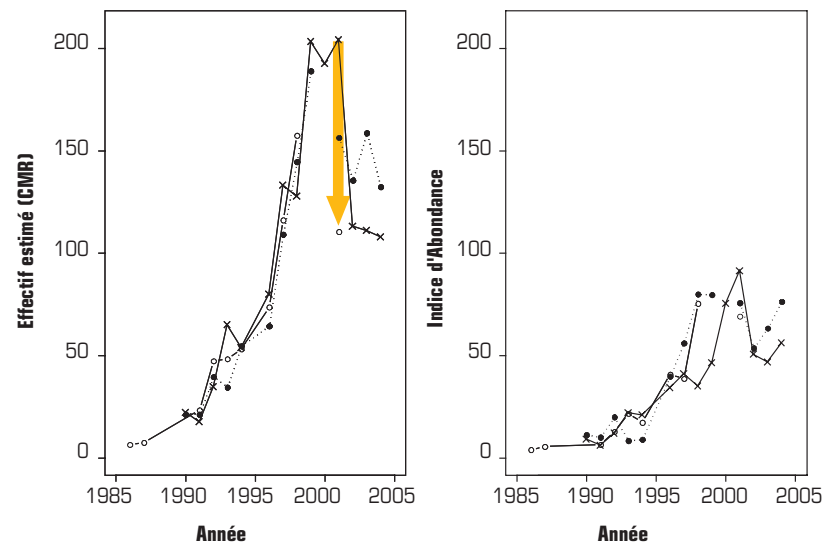


Figure 3 : Effectif estimé (individus de 1 an et plus) par les méthodes de capture-marquage-recapture (figure de gauche) et indice d'abondance (figure de droite) par saison (printemps : trait gras et croix, été : trait pointillé et cercle noir, automne : trait plein fin et cercle blanc), et par année de 1986 à 2004.

Tableau 1 : Paramètres démographiques utilisés dans le modèle démographique simple décrivant la tendance des effectifs au cours du temps, et taux de multiplication annuel correspondant (λ). La survie adulte correspond à la colonne S_a , la survie de la naissance à 1 an à la colonne S_1 , et le taux de femelles reproductrices à la colonne F. Les paramètres issus de données récoltées sur le terrain sont en gras. Les survies annuelles sont estimées sur les femelles adultes par les modèles de capture-marquage-recapture, moins 10 % de leur valeur pour tenir compte du fait que les femelles éterles et vieilles ont une survie plus faible. Le taux de reproduction est estimé à partir des femelles adultes marquées, moins 10 % de leur valeur pour la même raison que pour la survie. Le taux de survie des chevreaux a été considéré densité dépendant de 1997 à 2000, pour rendre compte du ralentissement du taux de multiplication annuel observé au cours de ces années. L'effectif total (N) est calculé à partir de l'effectif des femelles N_f , en supposant que $N = 1,33 * N_f$, c'est-à-dire en émettant l'hypothèse que le sexe ratio est de 3 femelles pour 1 mâle dans la population. Nous avons considéré un modèle extrêmement simplifié sans classe d'âge dans lequel $N_{t+1} = N_t * S_a + N_t * F * S_1 * 0,5$.

Année	N	S_a	F	S_1	λ
1985 à 1992	7 à 37	0,92	0,90	0,80	1,28
1993	47	0,92	0,90	0,80	1,28
1994	61	0,92	0,90	0,80	1,28
1995	78	0,92	0,90	0,80	1,28
1996	99	0,92	0,90	0,80	1,28
1997	127	0,92	0,78	0,70	1,28
1998	152	0,95	0,80	0,65	1,19
1999	184	0,88	0,71	0,60	1,21
2000	202	0,85	0,64	0,50	1,10
2001	203	0,62	0,74	0,10	1,00
2002	133	0,92	0,83	0,30	0,66
2003	140	0,91	0,60	0,30	1,05
2004	140	0,91	0,86	0,30	1,00

conclure à des tendances) sont détaillées dans Loison *et al.* (2005) et ne doivent surtout pas être négligées.

Remerciements

Nous tenons à remercier toutes les personnes qui ont participé aux nombreuses sorties de terrain, les agents du Service départemental de l'Office national de la chasse et de la faune sauvage des Hautes-Pyrénées, le Service technique de la Fédération départementale des Hautes-Pyrénées, les bergers, chasseurs, accompagnateurs, randonneurs, résidents locaux qui nous ont apporté de précieuses informations.

RÉFÉRENCES

- Appolinaire J., Thion N. & J.-L. Dumerc (1992) — Bilan de deux réintroductions d'isards dans les Pyrénées. Bull. Mens. Off. Natl. Chasse. 164 : 19-25, et 165 : 40-46.
- Gibert P., Appolinaire J. & Service départemental des Hautes-Pyrénées (2004) — Intoxication d'isards au lindane dans les Hautes Pyrénées. Faune Sauvage spécial sanitaire, 261 : 35-41
- Loison A., Toïgo C., Appolinaire J. & J. Michallet (2002) — Population dynamics and demographic processes in colonising populations of ungulates: chamois and ibex as case studies. Journal of Zoology, London, 256: 199-205
- Loison A., Appolinaire J., Jullien J. M. & D. Dubray (2005) — How reliable are population counts to detect trends in population size in chamois? Wildlife Biology, in press

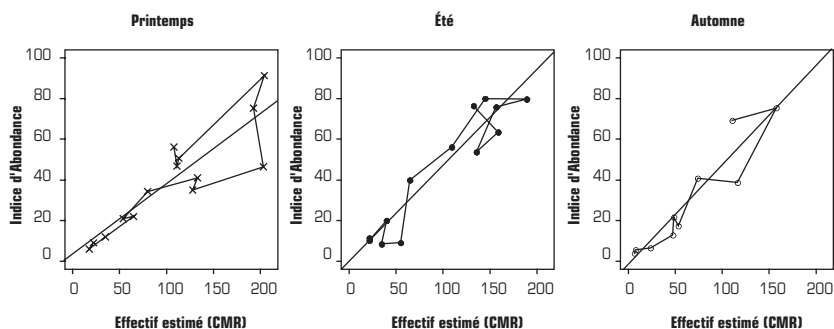


Figure 4 : Indice d'abondance en fonction de l'effectif estimé par capture-marquage-recapture par saison (à gauche : printemps ; au milieu : été ; à droite : automne). Le trait gras représente la droite de régression, et le trait plein fin relie les années entre elles (suivre l'évolution des effectifs en commençant par les effectifs et indices d'abondance les plus faibles).

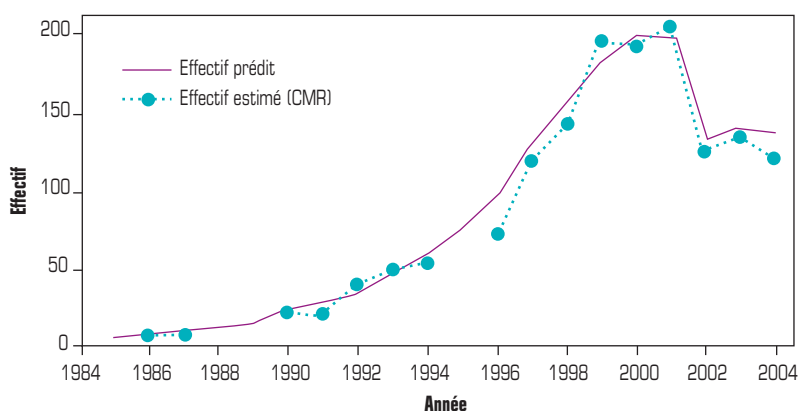


Figure 5 : Effectif estimé par capture-marquage-recapture et effectif prédit par un modèle démographique simple permettant de reconstituer la dynamique observée. Le modèle démographique repose sur des valeurs estimées des paramètres démographiques quand celles-ci étaient disponibles (voir Tableau 1). L'effectif estimé par capture-marquage-recapture correspond à la moyenne des valeurs saisonnières, sauf pour 2001 pour laquelle la valeur de printemps est représentée.

ABSTRACT

Response of an index of abundance to a disastrous mortality in the Chamois population in the massif of Bazès

Anne Loison, Joël Appolinaire & Dominique Dubray

■ The population of chamois in the Bazes massif has been monitored since 1984, after the introduction of individuals from the Pyrenean National Park. Their population dynamics have been studied by an estimation of the demographic parameters (survival and reproduction) of individually marked chamois and of the trends in population size both from population-size indices and from estimates of population size obtained by capture-mark-recapture models. The index used is the average number of individuals seen during a standard survey repeated by season. By comparing the temporal trends obtained by the abundance index to the trend obtained by capture-mark-recapture, we showed that the index properly accounted for the exponential increase in population size between their introduction and 1999. We performed an additional test of relevance of the abundance index, since the population underwent a catastrophic decline in 2001. We documented this decline by an analysis of female survival with capture-mark-recapture. We show that the drop in population size following the decline in survival was detected by the abundance index, a fact that supports the use of such an index to monitor trends in chamois population size, after a required adjustment of the protocols to the environmental condition of every study site (population density, habitat type).