

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

Jacques Michallet & Carole Toigo

Contexte de l'étude

Une étude traitant des effets de l'année de naissance sur les caractéristiques phénotypiques (longueur des cornes et tour de poitrine) des bouquetins capturés entre 1986 et 1995 sur le massif de Belledonne a été réalisée en 1999 (Toigo *et al.*, 1999). Durant cette période, les conditions environnementales de l'année de naissance ont affecté la taille corporelle (mesurée par le tour de poitrine) des mâles tout au long de leur vie, alors qu'aucun effet cohorte n'a été mis en évidence sur la taille du tour de poitrine des femelles. La longueur du premier anneau de croissance des cornes a varié en fonction de l'année de naissance dans les deux sexes. Cet effet cohorte n'a pas eu d'impact sur la longueur totale des cornes des femelles adultes, du fait d'une croissance compensatoire : les femelles développant de petites cornes dans leur première année de vie vont compenser cette faible pousse en ayant une croissance plus importante les années suivantes. En revanche, les mâles ne montrent pas de croissance compensatoire, et l'effet cohorte sur la croissance des cornes durant la première année de vie est décelable sur la taille adulte des cornes, quel que soit l'âge : les mâles nés une année où les conditions environnementales sont telles qu'elles permettent une forte croissance des cornes garderont cet avantage tout au long de leur vie.

Nous avons expliqué ces résultats par le fait que la population connaissait alors de bonnes conditions environnementales, et par des contraintes évolutives liées à la sélection sexuelle. En effet, d'une part les paramètres démographiques de cette population entre 1984 et 1995 (taux de multiplication très élevé pour un ongulé (1,28), âge de primiparité précoce (2 ans), fort taux de femelles adultes reproductrices (90 %), fort taux de naissances gémellaires (15 %), pas de coût de la reproduction sur la reproduction suivante (Toigo, 1998 ; Toigo *et al.*, 2001)) montrent qu'elle a connu au cours de cette période des conditions environnementales particulièrement favorables, notamment l'abondance et la qualité des ressources alimentaires relativement à la densité. Cette forte disponibilité alimentaire permet une croissance compensatoire. C'est bien le cas pour les cornes des femelles et certainement aussi pour leur taille corporelle qui ne montre pas de variabilité en fonction de l'année de naissance.

D'autre part, les cornes sont un caractère sexuel secondaire qui joue un rôle majeur pour le succès de reproduction des mâles. Il est probable que des contraintes évolutives sur la croissance des mâles se soient développées, qui sélectionnent un développement maximal des cornes chaque année, empêchant une croissance compensatoire.

Nous ne disposons malheureusement d'aucune estimation de l'effectif de la population depuis 1994. Cependant, nous suspectons fortement des phénomènes de densité-dépendance à partir de 1996. En effet, l'âge de première reproduction est maintenant plus tardif et très peu de naissances gémellaires sont observées (voir Gaillard *et al.*, 1992). L'objectif de ce travail est d'analyser les mesures biométriques des bouquetins nés dans cette population à partir de 1996, et de les comparer aux résultats précédents. Dans le cadre d'une densité-dépendance des caractéristiques phénotypiques, et tout en tenant compte des fortes contraintes liées à la sélection sexuelle qui s'appliquent sur les mâles, nous cherchons à tester les deux hypothèses suivantes :

- la taille corporelle (tour de poitrine) et la taille des cornes devraient être plus faibles dans la deuxième période ;
- il ne devrait plus y avoir de croissance compensatoire possible pour les femelles : on s'attend à un effet cohorte sur le tour de poitrine des femelles et à une absence de relation entre la longueur du premier anneau et la longueur adulte des cornes.

Site d'étude et données

L'étude a été réalisée sur la population de bouquetins introduite en 1983 dans la Réserve de chasse et de faune sauvage de Belledonne-Sept Laux (Isère). Depuis 1986, des captures ont lieu chaque printemps, au cours desquelles les animaux sont marqués et mesurés. Nous utilisons ici le tour de poitrine, très bon indicateur du poids de l'animal et plus facile à recueillir, ainsi que la taille des cornes. Du fait de la raréfaction des ressources alimentaires en hiver, la croissance des cornes s'arrête pendant cette période. Il se forme alors sur la corne des anneaux de croissance annuels, qui correspondent à la pousse d'une année, et qui permettent de déterminer l'âge de l'animal.

La croissance corporelle et la croissance des cornes se poursuivent tout au long de la vie de l'animal. L'âge est donc un facteur déterminant sur le tour de poitrine et sur la taille des cornes. Afin de tester les effets cohorte sur ces variables, nous les avons dans un premier temps corrigées pour l'âge (en prenant les résidus de la régression entre chaque variable et l'âge) (Toïgo *et al.*, 1999).

Le sommet des cornes, et donc le premier anneau de croissance, présente une usure au cours du temps. Les analyses portant sur le premier anneau ont été restreintes aux animaux de 5 ans et moins, pour lesquels l'usure est considérée comme non significative. Afin d'éviter ce biais, nous avons en outre travaillé sur la longueur adulte des cornes (longueur totale moins le premier anneau), plutôt que sur leur longueur totale.

Nous avons comparé les mesures biométriques (tour de poitrine, longueur du premier anneau de croissance des cornes et longueur adulte des cornes) des animaux nés entre 1986 et 1995 à celles des animaux nés à partir de 1996.

Résultats principaux et discussion

Ces premiers résultats ont été présentés à la 2^e conférence internationale sur le bouquetin des Alpes qui s'est déroulée les 2 et 3 décembre 2004 à Cogne en Italie.

Conformément à ce que nous avons obtenu sur les animaux nés avant 1995, mais contrairement à notre hypothèse, aucun effet cohorte n'est décelable sur le tour de poitrine des femelles nées à partir de 1996. En outre, les femelles nées au cours de la deuxième période ne sont pas plus petites que celles nées avant 1995 (figure 1a). En ce qui concerne le tour de poitrine des mâles, il existe toujours un effet cohorte chez les animaux nés après 1996, et, conformément à notre première hypothèse, ceux-ci sont significativement plus petits que les animaux nés avant 1995 (figure 1b).

On ne détecte pas d'effet cohorte sur la longueur du premier anneau de croissance des cornes des femelles nées au cours de la deuxième période, mais conformément à ce que nous attendions,

cette mesure est significativement plus petite chez les femelles nées à partir de 1996 (figure 2a). Pour les mâles, cette mesure varie en fonction de l'année de naissance, et comme pour les femelles, la croissance des cornes la première année est plus faible chez les mâles nés à partir de 1996 (figure 2b).

Il n'y a toujours aucune croissance compensatoire des cornes des mâles (figure 3b). Chez les femelles, la relation négative entre taille adulte des cornes et anneau de première année est seulement à la limite d'être significative et le coefficient de corrélation est faible ($r^2 = 0,10$) (figure 3a).

Ces résultats montrent une diminution de la qualité phénotypique des mâles au cours de la deuxième période, et confortent bien l'hypothèse d'une

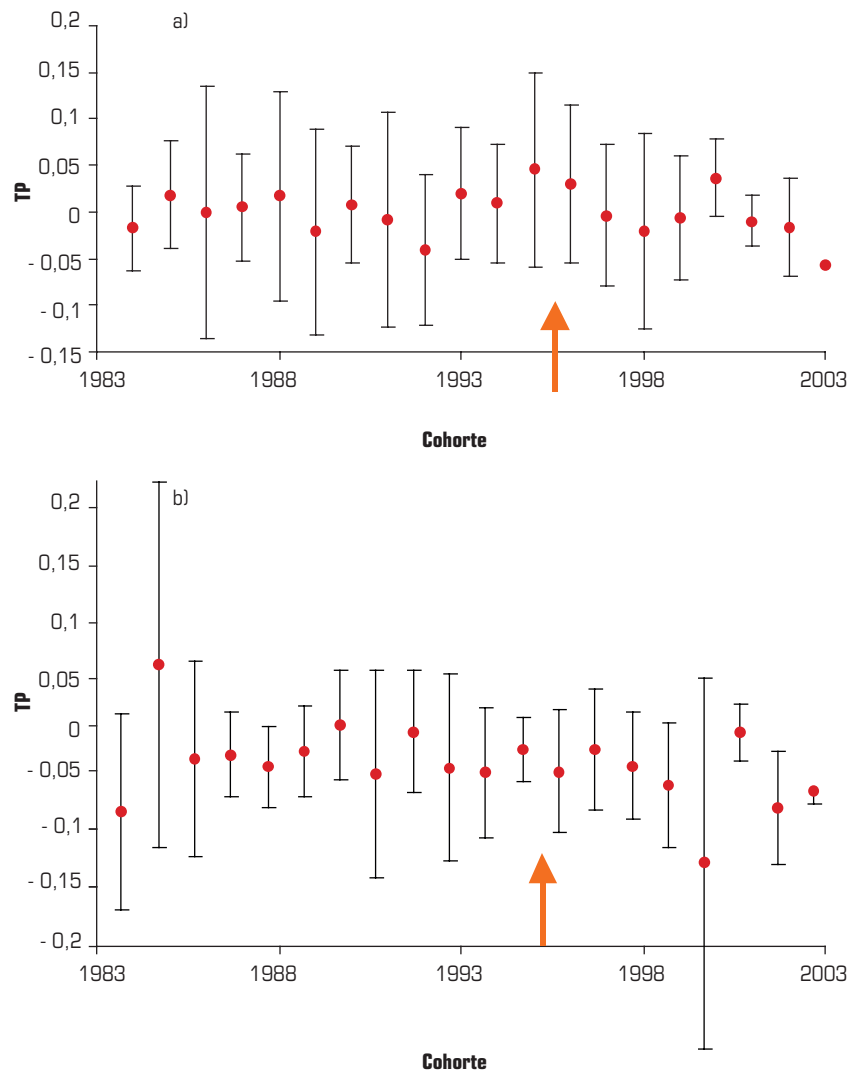


Figure 1 : Taille corporelle (TP) moyenne corrigée par l'âge en fonction de l'année de naissance (cohorte) des bouquetins dans la réserve de Belledonne (a) femelles (b) mâles.

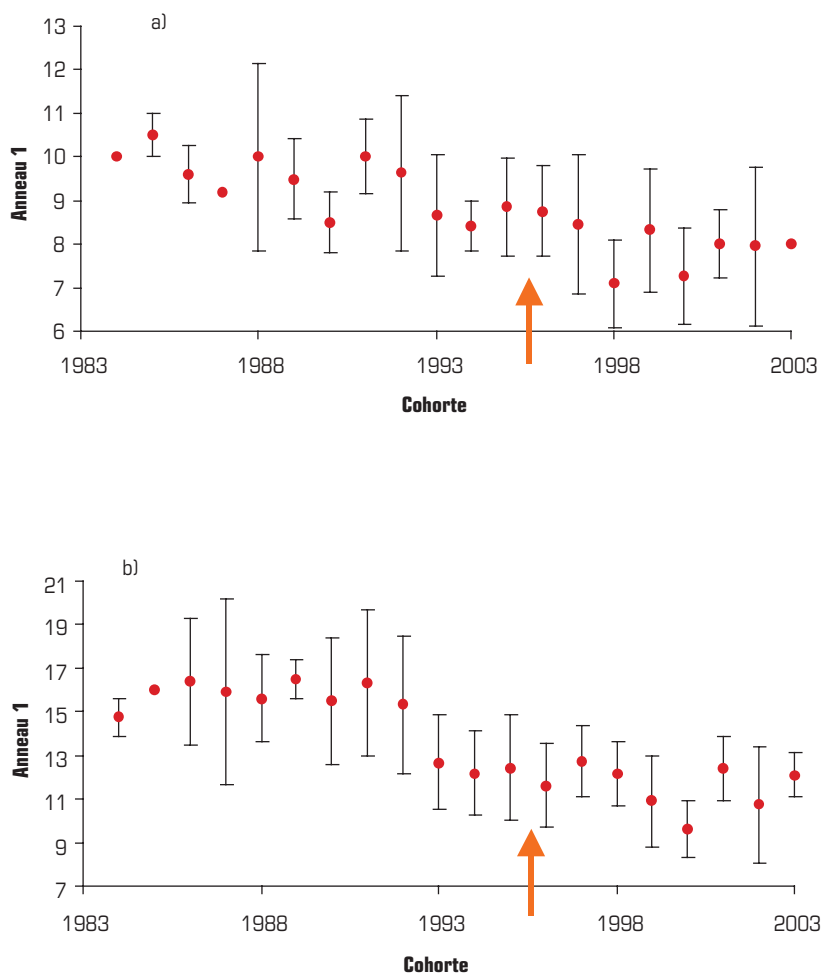


Figure 2 : Longueur (en cm) du premier anneau de croissance des cornes en fonction de l'année de naissance (cohorte) des bouquetins dans la réserve de Belledonne (a) femelles b) mâles].

diminution de la qualité des conditions environnementales. Chez les mâles, la taille corporelle et la taille des cornes sont des caractères sexuels secondaires fortement sélectionnés chez les ongulés dimorphiques, puisque les individus de grande taille et avec des grandes cornes seront dominants, auront donc plus facilement accès aux femelles et auront un succès de reproduction total plus fort. Sous cette contrainte, les mâles maximisent leur croissance (corporelle et des cornes) quelles que soient les conditions environnementales. On s'attend donc à ce que ces caractères soient directement influencés par la disponibilité alimentaire.

Les femelles ont une stratégie de croissance différente. Le poids est une variable importante dans la stratégie bio-démographique des femelles : les

femelles plus légères ont moins de chances de survie et ont un succès de reproduction plus faible. Cependant, il n'a plus d'influence sur ces paramètres au-delà d'un certain seuil (Gaillard *et al.*, 1992 ; Gaillard *et al.*, 2000). Au contraire, les cornes ne jouent aucun rôle dans la survie ou le succès de reproduction des femelles. On s'attend donc à ce que les femelles privilégient leur croissance corporelle par rapport à la croissance des cornes, et c'est ce qu'il semble se passer dans notre population d'étude : la taille corporelle reste la même malgré la raréfaction des ressources, alors que la taille des cornes diminue. Les ressources disponibles au cours de la deuxième période semblent encore suffisantes pour que les femelles gardent un poids élevé, qui maximise leur survie.

Conclusion et perspectives

Une analyse est actuellement en cours pour voir si les effets cohorte observés pourraient être expliqués par les conditions météorologiques de l'année de naissance (quantité de neige qui influence sur le démarrage de la végétation, température au printemps qui détermine la vitesse de croissance de la végétation et donc sa qualité nutritionnelle...).

Si la densité continue à augmenter, on s'attend à ce que la taille corporelle des femelles diminue également, ce qui devrait induire une baisse de leur succès de reproduction. C'est, en partie, ce que nous nous attacherons à étudier dans la suite.

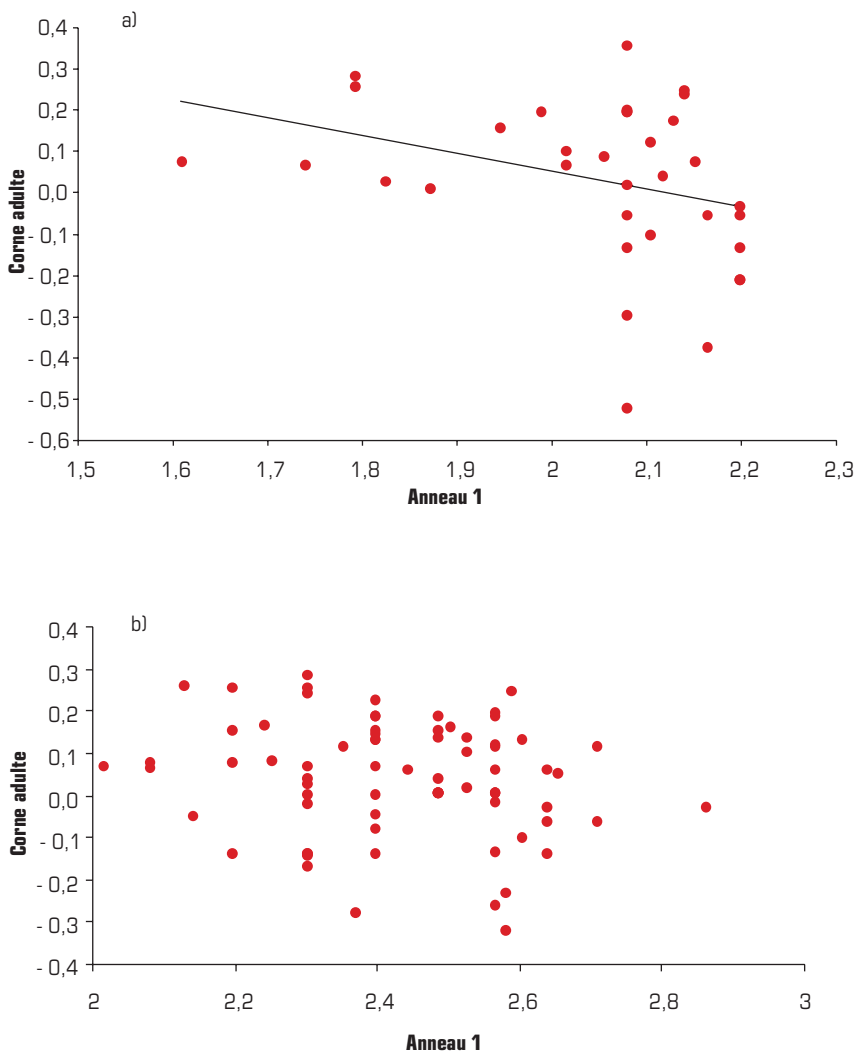


Figure 3 : Relation entre la longueur de corne adulte (longueur totale moins le premier anneau) et le premier anneau des bouquetins nés à partir de 1996 dans la réserve de Belledonne [a) femelles b) mâles].

BIBLIOGRAPHIE

• Gaillard J.-M., Sempéré A. J., Boutin J.-M., Laere G. V. & B. Boisaubert (1992) — Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Canadian Journal of Zoology* 70: 1541-1545.

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

• Toïgo C. (1998) — Stratégies biodémographiques et sélection sexuelle chez le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*). PhD. Université Claude Bernard Lyon 1.

• Toïgo C., Gaillard, J.-M., Gauthier D., Girard I., Martinot J.-P. & J. Michallet (2002) — Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Ecoscience* 9: 427-433.

• Toïgo C., Gaillard, J.-M. & J. Michallet (1999) — Cohort affects growth of males but not females in Alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Journal of Mammalogy* 80: 1021-1027.

ABSTRACT

Cohort effects on growth of Alpine ibex males and females: comparison between two demographic periods for the Belledonne population

Jacques Michallet & Carole Toïgo

■ We compared body and horn size of Alpine ibex between two contrasted periods in the Belledonne population. The first one (1984-1995) was assimilated to good environmental conditions, characterized by "explosive" population dynamics. The second one (1996-2003) was assimilated to bad environmental conditions due to an increase in population density, and characterized by more stable population dynamics.

■ Male phenotypic quality (expressed by body and horn size), and female horn size decreased in the second period. In contrast, female body size remained stable between both periods.

■ The different evolutionary constraints that may apply to both sexes are discussed to explain these contrasted results.