

Vivre longtemps pour mieux se reproduire ? La stratégie conservatrice du bouquetin des Alpes

Carole Toigo, Jacques Michallet, Daniel Blanc,
François Couilloud, Jean-Michel Gaillard*, Marco Festa-Bianchet** & Daniel Maillard

* CNRS – UMR 5558, Laboratoire de biométrie et biologie évolutive, Université de Lyon 1 – 69622 Villeurbanne Cedex

** Université de Sherbrooke (Québec, Canada)

Contexte de l'étude

Chez les ongulés à fort dimorphisme sexuel, il est généralement reconnu que le sexe et l'âge sont les principaux facteurs de variation de la survie adulte au sein d'une espèce (Festa-Bianchet *et al.*, 2003).

Chez les individus adultes, le taux de survie annuel diminue avec l'âge, à la suite de processus de détérioration physiologique liés au vieillissement (Hamilton, 1966). Pour les ongulés, quatre classes d'âge sont traditionnellement reconnues (Gaillard *et al.*, 2000) : (1) « sub-adultes » : âge de 1 à 2 ans, survie généralement faible et variable ; (2) « jeunes adultes » : âge de 2 à 8 ans, survie très forte et sans variabilité temporelle ; (3) « vieux adultes » : âge de 8 à 13 ans, survie qui commence à diminuer en raison du vieillissement, et qui peut varier en fonction des conditions environnementales ; (4) « sénescents » : âge à partir de 13 ans, survie qui diminue fortement en raison du vieillissement.

L'évolution de la survie en fonction de l'âge dépend fortement des stratégies bio-démographiques. En conséquence, elle n'est pas la même pour les mâles et les femelles des espèces dimorphiques, dont les stratégies d'histoire de vie sont différentes (*e.g.* Clutton-Brock, 1982).

Parce qu'elle a un impact très fort sur le taux de multiplication des populations, la survie des femelles semble avoir été canalisée au cours de l'évolution, de manière à être très élevée et constante dans une large gamme de conditions environnementales (Gaillard & Yoccoz, 2003). Quand les conditions sont mauvaises, les femelles limitent leur effort de reproduction au bénéfice de leur survie. Au contraire, les mâles d'espèces polygynes sont censés maximiser leurs tentatives d'accouplement, même quand les conditions sont mauvaises.

Chez les ongulés des zones tempérées, le rut a lieu juste avant l'hiver et engendre de fortes dépenses énergétiques pour les mâles (combats, grands déplacements, diminution drastique du temps alloué à l'alimentation...), de sorte qu'ils entrent en hiver affaiblis. Parce qu'ils sont plus grands, les mâles ont des besoins énergétiques absolus supérieurs à ceux des femelles. Ces deux facteurs conjugués expliquent que chez de nombreuses espèces d'ongulés dimorphiques, les mâles adultes montrent une survie annuelle plus faible et plus variable que celle des femelles quand les conditions du milieu ne sont pas optimales (Toigo & Gaillard, 2003).

Peu d'études ont jusqu'à présent estimé les variations de la survie avec l'âge en fonction des variations environnementales sur une même population. C'est ce que nous avons fait sur la population de bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) de Belledonne-Sept-Laux, au cours de deux périodes contrastées. Une période de très haute performance de la population, pour laquelle les conditions environnementales étaient optimales, et une période de faible performance, liée à une détérioration des conditions du milieu.

Conformément à la théorie et aux résultats de précédentes études sur les ongulés, nous attendions plus particulièrement (1) que la survie des jeunes des deux sexes soit inférieure à celle des adultes et qu'elle diminue quand les conditions sont moins bonnes, (2) que la survie des jeunes adultes soit similaire dans les deux sexes au cours de la bonne période, mais que les mâles survivent moins bien que les femelles dans la mauvaise, et (3) que la survie des femelles « jeunes adultes » soit élevée et ne dépende pas de la période, alors que la survie des mâles de tout âge devrait diminuer dans la mauvaise période.

Méthode : Capture-Marquage-Recapture

L'étude s'est déroulée sur la population de bouquetin des Alpes réin-

troducte en 1983 dans le massif de Belledonne-Sept-Laux. De 1983 à 2004, 117 femelles (âgées entre 1 et 13 ans) et 215 mâles (âgés entre 1 et 12 ans) ont été capturés, marqués de bagues auriculaires

de couleur, et suivis visuellement. La survie de ces individus a été estimée à l'aide de la méthode de capture-recapture (visuelle) en utilisant le logiciel M SURGE (Choquet *et al.*, 2005). Les tests préliminaires d'ajustement

ont montré de la « dépendance à la capture » : les animaux vus une année donnée avaient plus de chances d'être revus l'année suivante que les animaux non vus. Pour prendre en compte cet effet, nous avons développé un modèle à deux états, qui estime une probabilité de recapture différente en fonction de l'état (vu ou non vu) de l'année précédente.

Entre 1983 et 1997, la population a connu des conditions environnementales optimales, comme attesté par les très bonnes performances démographiques : taux de multiplication de 1,28 et proche du maximum pour un ongulé monotoque ⁽¹⁾, âge de 1^{re} reproduction très précoce (2 ans), près de 90 % des femelles adultes se reproduisant chaque année, pas de variabilité inter-individuelle du succès de reproduction des femelles. À partir de 1998, les performances de la population ont décliné, reflétant une détérioration de la qualité de l'habitat, certainement liée à des phénomènes de densité-dépendance : âge de 1^{re} reproduction reculé à 3, puis 4 ans, 70 % seulement des femelles adultes se reproduisant chaque année, qualité phénotypique des mâles (mesurée par le poids ou la taille des cornes) en diminution.

Nous avons estimé la survie par classe d'âge en fonction de ces deux périodes, séparément pour mâles et femelles. Nous avons également modélisé une décroissance continue de la survie avec l'âge (modèle de Gompertz) afin de pouvoir comparer le patron de sénescence du bouquetin avec celui du bighorn (*Ovis canadensis*) et du chevreuil (*Capreolus capreolus*) (Gaillard *et al.*, 2004).

Divers modèles prenant en compte ou non l'âge et le temps, et de manière variée, ont été testés. L'ensemble des modèles testés n'est pas fourni ici, mais les modèles présentés (4 classes d'âge et Gompertz) ont été ceux retenus pour les deux sexes.

(1) Qui produit en moyenne un seul jeune par an.

Résultats : une survie exceptionnellement élevée

Une forte variabilité de la survie liée à l'âge dans les deux sexes a été entièrement prise en compte par le modèle à 4 classes d'âge (figure 1).

Des sub-adultes « immortels »

Pour les animaux âgés de 1 à 2 ans, la survie a été estimée à 1 à partir de notre échantillon, et quelle que soit la période : sur les 32 femelles et les 56 mâles marqués à 1 an, tous ont été revus au moins une fois à 2 ans ou plus !

Des femelles classiques

Comme attendu, les femelles ont montré une survie très forte au stade jeune adulte (0,995) et constante au cours du temps dans toutes les classes d'âge : la survie des femelles a donc bien résisté aux variations environnementales.

Même si, quel que soit l'âge, la survie des femelles bouquetin est plus élevée que celle des femelles chevreuil ou bighorn, les patrons de survie en relation à l'âge sont similaires pour les trois espèces (figure 2a), avec un déclin lent et régulier.

Des mâles atypiques

La survie des mâles âgés de 2 à 13 ans s'est révélée très élevée, dans la bonne comme dans la mauvaise période. Contrairement à ce que nous attendions, les mâles ont continué à avoir une survie aussi forte que celle des femelles quand les conditions environnementales se sont détériorées.

Seule la survie des vieux mâles a diminué au cours de la mauvaise période, la survie des jeunes adultes n'étant pas affectée par la variabilité des conditions environnementales. Au cours de la bonne période, les mâles âgés de 8 à 13 ans ont eu une survie plus forte que celle des femelles. La baisse de la survie de cette classe d'âge lors de la seconde période a ramené la survie des mâles au niveau de celle des femelles.

Le patron de survie en fonction de l'âge des bouquetins mâles est bien différent de ceux des mâles bighorn et chevreuil (figure 2b). Pour ces derniers, la décroissance est relativement lente, et régulière dès l'âge de 2 ans. Pour le bouquetin au contraire, la survie est très élevée et quasiment constante jusqu'à 10-12 ans, et connaît ensuite un déclin drastique.

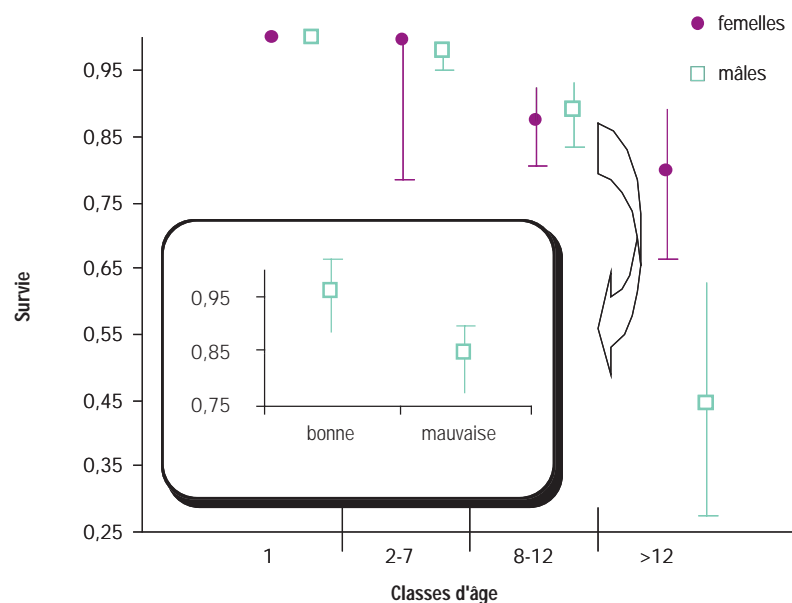


Figure 1 : Estimation des taux de survie par classe d'âge chez le bouquetin des Alpes dans la population de Belledonne-Sept-Laux. La survie des mâles âgés de 8 à 13 ans varie en fonction de deux périodes contrastées de conditions environnementales.

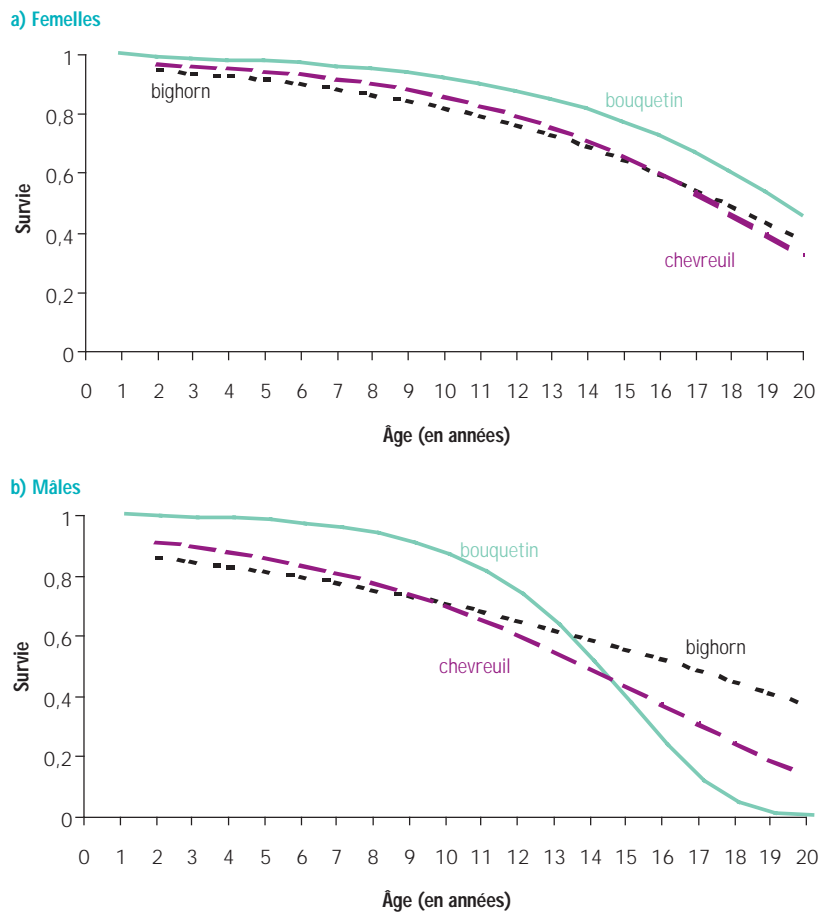


Figure 2 : Évolution de la survie en relation avec l'âge (modèle de Gompertz) pour le bouquetin, le bighorn et le chevreuil.

peu d'énergie à la croissance, au bénéfice de la maintenance, ce qui conduit à une survie sub-adulte exceptionnellement élevée.

Les mâles bouquetin montrent un système d'appariement inusuel. Ils pratiquent le *tending* (2), comme beaucoup d'autres espèces d'ongulés, mais ils se montrent très réticents à combattre pendant le rut. En outre, ils suivent très respectueusement une hiérarchie établie sur le poids et la taille des cornes (Toïgo, 1998). Dans la population de Belledonne, les jeunes mâles n'adoptent pas de stratégie alternative de *coursing* (3), très coûteuse en énergie, comme c'est le cas pour le bighorn par exemple. Comme les bouquetins mâles grandissent tout au long de leur vie, les vieux mâles sont aussi les plus gros et avec les plus grandes cornes, et donc les plus susceptibles d'avoir tranquillement accès aux femelles en œstrus. Les mâles ont donc intérêt à maximiser leur survie, en participant peu à la reproduction, jusqu'à un âge où, plus gros que les autres, ils auront de très fortes chances d'accouplement.

Cette stratégie d'histoire de vie très conservatrice est à prendre impérativement en compte si le bouquetin

Des tactiques de croissance et de reproduction conservatrices

Si les femelles adultes de bouquetin des Alpes ont un patron de survie classique au sein des ongulés, les sub-adultes des deux sexes et les mâles montrent une survie étonnamment élevée et indépendante des conditions environnementales. Ce résultat atypique peut s'expliquer par une stratégie d'histoire de vie conservatrice, avec une croissance lente et une reproduction tardive pour les mâles.

Les bouquetins des deux sexes ont une croissance lente, et atteignent leur taille adulte tardivement (Toïgo *et al.*, 1999 ; von Hardenberg *et al.*, 2004). Comparativement à huit autres espèces d'ongulés, les bouquetins âgés d'un an sont 50 % plus légers que ce qui est prédit par la droite de régression entre

le poids à un an et le poids des femelles adultes (figure 3). Le bouquetin semble donc adopter une tactique de croissance conservatrice, en allouant

- (2) Recherche erratique de femelles en œstrus.
- (3) Poursuite active de femelles en œstrus.

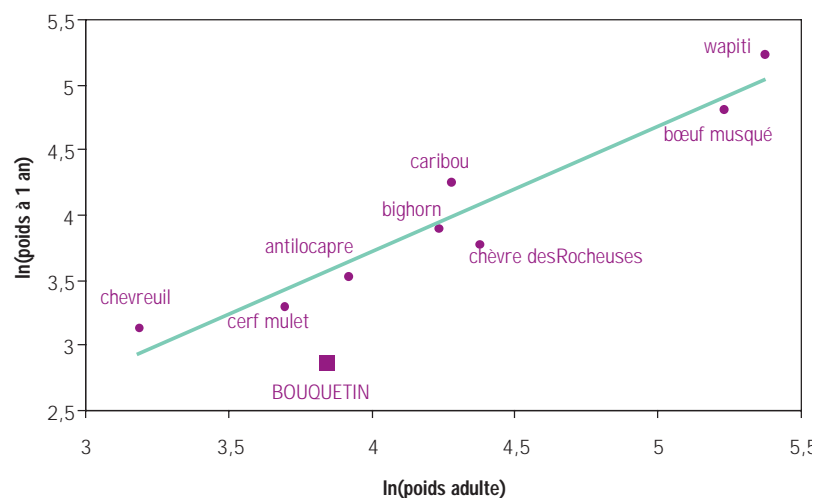


Figure 3 : Poids des animaux de 1 an en fonction du poids adulte (après transformation logarithmique) chez huit espèces d'ongulés : les jeunes bouquetins sont 50 % plus légers que ce que prédit la droite de régression.

doit perdre son statut d'espèce protégée. En effet, la chasse, en diminuant la proportion de vieux mâles induirait une participation plus précoce à la reproduction, ce qui pourrait avoir pour effet une diminution de la survie naturelle des jeunes mâles qui participeraient au rut plus tôt que prévu et une baisse du succès de reproduction des femelles, le pic du rut étant décalé et la survie des jeunes en conséquence diminuée lorsque l'âge des mâles reproducteurs est plus jeune. Pour tester ces hypothèses, et pour pouvoir développer une gestion adaptée et durable, qui perturbe le moins possible l'équilibre naturel des populations, des études à long terme par Capture-Marquage-Recapture sont nécessaires, par exemple en Suisse là où les populations sont chassées.

BIBLIOGRAPHIE

- Choquet R., Reboulet A.-M., Pradel R., Gimenez O & J.-D. Lebreton (2005) – M-SURGE 1-7 user's manual. Mimeographed document. CEFE/CNRS, Montpellier.
- Clutton-Brock T. H., Guinness F. E & S. D. Albon (1982) – Red deer : behavior and ecology of two sexes. University of Chicago.
- Festa-Bianchet M., Gaillard, J.-M & S. D. Côté (2003) – Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology*, 72, 640-649.
- Gaillard J.-M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N. G., Loison A & C. Toigo (2000) – Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 367-393.
- Gaillard J.-M & N. G. Yoccoz (2003) – Temporal variation in survival of mammals : a case of environmental canalization ? *Ecology*, 84, 3294-3306.
- Gaillard J.-M., Viallefont A., Loison A & M. Festa-Bianchet (2004) – Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27, 47-58.
- Hamilton, W. D. (1966) – The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology*, 12, 12-45.
- Toigo, C. (1998) – Stratégies biodémographiques et sélection sexuelle chez le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*). PhD thesis, University of Lyon 1, Lyon.
- Toigo 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.
- Toigo C & J.-M. Gaillard (2003) – Causes of sex-biased adult survival in ungulates : sexual size dimorphism, mating tactic or environmental harshness ? *Oikos*, 101, 376-384.
- von Hardenberg A., Bassano B., del Pilar Zumel Arrance M & G. Bogliani (2004) – Horn growth but not asymmetry heralds the onset of senescence in male Alpine ibex (*Capra ibex*). *Journal of Zoology*, 263, 425-432.

ABSTRACT

To live longer to reproduce better. A conservative reproductive strategy of Alpine Ibex.

Carole Toigo, Jacques Michallet, Daniel Blanc, François Couilloud, Jean-Michel Gaillard, Marco Festa-Bianchet & Daniel Maillard

■ Age-specific survival of 215 males and 117 females of the highly sexually dimorphic Alpine Ibex *Capra ibex* L. was assessed from a 21-year Capture-Mark-Recapture (CMR) program (1983-2004). The study covered two contrasted periods of population performance (high performance from 1983 to 1997 vs low performance from 1998 onwards).

■ Based on current life-history theories for sexually dimorphic species, we expected that survival should decrease with age in both sexes, that female survival should be buffered against environmental variations, that male survival should decrease during the low performance period, and adult survival should be lower in males than females during the low performance period.

■ Survival of both sexes was strongly affected by age, with the 4 age classes (yearling, prime-aged adults of 2-8 years of age, old adults of 8-13 years of age, and senescent adults from 13 years of age onwards) generally reported for large herbivores.

■ Survival of females at all ages, and of yearling and prime-aged males, was buffered against environmental variations and was the same during periods of high and low population performance. The survival of old males decreased in years of low population performance.

■ All marked yearlings (32 females, 56 males) survived to age 2. Survival of prime-aged females (0.996 ± 0.011) was higher than in other large herbivores, but similarly to other large herbivore species, it then declined slowly and regularly with increasing age. Male survival was 5-15 % higher each year than that of males in other large herbivores. Males enjoyed very high survival when prime-aged (0.981 ± 0.009) and as old adults (high-performance period : 0.965 ± 0.028 , low-performance period : 0.847 ± 0.032).

■ The very high survival of males, coupled with their prolonged mass gain, suggests a highly conservative reproductive tactic. Male Ibex differ from similar-sized herbivores by showing a nearly indeterminate growth in horn size and body mass. By surviving to an advanced age, males may enjoy high reproductive success because of their large size.