

# Patrons de reproduction des femelles d'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) dans une population non chassée et conséquences démographiques

Jean-Paul Crampe, Anne Loison, Jean-Michel Gaillard, Étienne Florence, Patrick Caens et Joël Appolinaire

**Résumé :** À partir du suivi à long terme de femelles d'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica* Bonaparte, 1845) marquées dans deux secteurs du Parc National des Pyrénées (France) à peu près stable en effectif depuis 20 ans, nous avons conduit une analyse des effets de l'âge sur le recrutement (proportion de cabris survivant à l'hiver). Comme prédit pour une population en régime démographique stabilisé, le taux de recrutement était faible pour les jeunes femelles (0,156 à 3 ans et 0,221 à 4 ans), mais aussi pour les femelles entre 5 et 16 ans (0,414 par an). Aucune des femelles de plus de 16 ans suivies n'a recruté de cabri. Ce recrutement a varié fortement entre femelles, entre années (0,183 en 2002 contre 0,635 en 1996 entre 5 et 16 ans), et entre secteurs (0,562 cabri dans le secteur de Mayouret contre 0,359 dans le secteur Pégùère). L'application d'un modèle démographique structuré en âge nous a ensuite permis de comparer la dynamique de cette population d'isard avec celle du Bazès, une population d'isards en phase de colonisation dans l'est pyrénéen. Comme prédit, le taux de multiplication était bien plus élevé à Bazès (1,262) que dans le Parc (1,037). De même, la structure d'âge de la population du Parc différait fortement de celle du Bazès (50 % des femelles avaient moins de 5 ans et 19 % avaient plus de 10 ans dans le Parc, contre 67 % et seulement 3,6 %, respectivement, à Bazès). De telles différences de croissance et de structure d'âge entre populations de régimes démographiques contrastés étaient bien reflétées par des différences marquées de durée de génération (4,97 ans pour Bazès contre 8,25 ans pour le Parc). Notre analyse comparative démontre donc que la durée de génération peut varier de façon marquée en relation avec le statut démographique des populations au sein d'une espèce donnée.

**Abstract:** From the long-term monitoring of isard females (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica* Bonaparte, 1845) marked in two areas of the Parc National des Pyrénées (France) with a quite constant population size for 20 years, we have conducted an analysis of age variation in recruitment (estimated as the proportion of offspring surviving through the winter per female). As predicted for a well-established high-density population, recruitment rates were low for young females (0.156 at 3 years of age and 0.221 at 4 years of age), but also for prime-aged females (0.414 per year for 5–16 year old females). No female older than 16 that we monitored recruited in any year. Recruitment rates were highly variable among females, among years (0.183 in 2002 vs. 0.635 in 1996 for prime-age females), and among areas (0.562 kid at Mayouret vs. 0.359 at Pégùère). The use of an age-structured demographic model allowed us then to compare population dynamics between the well-established isard population in the Park and the colonizing population of isards at Bazès, in the eastern part of the Pyrénées. As predicted, the natural rate of increase of the isard population was much higher at Bazès (1.262) than in the Park (1.037). Likewise, the age structure of isard in the Park markedly differed from that obtained at Bazès (50% of females were younger than 5 years of age, and 19% were older than 10 years of age in the Park versus 67% and only 3.6%, respectively, at Bazès). Such differences in both population growth and age structure between isard populations with contrasted demographic regimes were well illustrated by marked differences in generation time (4.97 years at Bazès vs. 8.25 years in the Park). Our comparative study therefore demonstrates that generation time can vary markedly in relation to the demographic status within a given species.

## Introduction

Malgré une grande diversité de taille corporelle et d'habitats, les espèces de grands herbivores montrent une forte similitude de réactions aux pressions environnementales et à

la densité (Gaillard et al. 2000). Typiquement, la survie juvénile et l'âge de première reproduction des femelles varient beaucoup plus en réponse à la densité de population et aux facteurs de variation environnementale que la survie et la reproduction des adultes. Les performances des adultes varient

Reçu le 17 janvier 2006. Acceptée le 3 août 2006. Publié sur le site Web des Presses scientifiques du CNRC, à <http://rcz.cnrc.ca> le 21 octobre 2006.

**J.-P. Crampe, É. Florence et P. Caens.** Parc National des Pyrénées, 59 route de Pau, 65000 Tarbes, France.

**A. Loison et J.-M. Gaillard.**<sup>1</sup> Laboratoire de biométrie et biologie évolutive, Unité mixte de recherche N° 5558, Centre national de la recherche scientifique (CNRS), Université Claude Bernard Lyon 1, Bâtiment 711, 43 boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne CEDEX, France.

**J. Appolinaire.** Office national de la chasse et de la faune sauvage, Direction des études et recherche, 85bis avenue de Wagram, 75017 Paris, France.

1. Auteur correspondant (courriel : [gaillard@biomserv.univ-lyon1.fr](mailto:gaillard@biomserv.univ-lyon1.fr)).

essentiellement en fonction de l'âge, une baisse sensible de la reproduction et de la survie caractérisant une phase de sénescence (Gaillard et al. 2003). Les populations de grands herbivores sont donc fortement structurées en âge, et les différentes classes d'âge répondent avec une intensité différente aux sources de variations environnementales. Ceci conduit à de fortes variations de structure d'âge dans le temps (Coulson et al. 2004). Les épizooties (Jorgenson et al. 1997), certains événements naturels catastrophiques (Byers et Kitchen 1988) ou la chasse sélective (Coltman et al. 2003) peuvent générer de telles perturbations.

Les populations non chassées de grands herbivores atteignent souvent des densités suffisamment élevées pour générer des réponses densité-dépendantes des paramètres démographiques (Fowler 1987). De nombreux travaux ont été consacrés à l'analyse de la densité-dépendance des différents traits d'histoire de vie dans des populations variant fortement en abondance (revue dans Fowler 1987). Néanmoins, peu d'études ont rapporté les patrons de variation des paramètres démographiques de populations stables à très haute densité (mais voir Coulson et al. 2004 pour une exception notable sur le cerf élaphe, *Cervus elaphus* L., 1758). En nous appuyant sur le suivi à long terme du recrutement mesuré sur des femelles marquées d'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica* Bonaparte, 1845) dans une population à effectif stable depuis 20 ans, nous avons quantifié les effets de l'âge sur le recrutement. Les études à long terme de populations de grands mammifères fondées sur un suivi individuel restent rares, malgré l'existence d'études de cas bien connues comme celles du mouton de Soay (Coulson et al. 2001) et du cerf (Coulson et al. 2004) dans les îles au nord de l'Écosse, du mouflon des Rocheuses (Jorgenson et al. 1997) en Alberta (Canada), ou du chevreuil (Gaillard et al. 1993) dans les réserves de chasse en France. Quantifier les effets de l'âge, de l'individu, et de l'année sur le recrutement à partir d'animaux marqués pour une espèce moins connue comme l'isard offre donc une contribution importante pour une meilleure connaissance de la dynamique des populations et des tactiques d'histoire de vie des grands mammifères. Plus précisément, nous prédisons dans des populations stables, comme celle de l'isard étudiée ici, un retard dans l'âge de première reproduction (Saether 1997), un faible succès reproducteur fortement dépendant de l'âge (Albon et al. 2000), et une hétérogénéité individuelle marquée (Lomnicki 1978). Puis, à partir d'une comparaison avec une population d'isards en phase de colonisation (Loison et al. 2002), nous avons quantifié dans quelle mesure les variations du patron de recrutement en fonction de l'âge affectent les caractéristiques démographiques (structure d'âge, taux de multiplication et durée de génération) des populations d'isards. Plus précisément, nous prédisons, outre un taux de multiplication plus faible dans la population stabilisée, un vieillissement de la population et par là un allongement de la durée de génération.

## Matériels et méthodes

### Sites d'étude

Nos analyses ont porté sur deux sites d'étude. Le site d'étude principal, situé dans le département des Hautes-Pyrénées

(France) fait partie de la zone centrale du Parc National des Pyrénées (PNP) près de la ville de Caunterets (42°53'N, 0°06'W). Sa surface de près de 10 000 ha est comprise entre les altitudes de 980 m et 3298 m. Le climat est océanique-montagnard (température annuelle moyenne de 7,5 °C à 1000 m) avec d'importantes précipitations (1340 mm par an à 1000 m), le plus souvent sous forme de neige en hiver au-dessus de 1300 m (moyenne annuelle de 600 cm à 1850 m). Le relief se caractérise par des pentes fortes et des crêtes élevées avec environ 50 % des surfaces situées au-dessus de 2000 m. Des vallées profondes délimitent trois secteurs importants (Péguère, Mayouret, et Pouey Tré-nous) au sein du site d'étude et tendent à isoler la population d'isards en limitant fortement les échanges avec les populations périphériques. Ainsi, seules 2 des 129 femelles suivies et 6 des 155 mâles suivis ont-ils été observés en dehors de leur secteur de marquage. À basse altitude, le milieu se compose de forêts sur environ 25 % de la surface avec du hêtre (*Fagus sylvatica* L.), du pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) et du sapin (*Abies alba* P. Mill.), à moyenne altitude, de landes à pin à crochets (*Pinus uncinata* Mill. ex Mirb.), et au-dessus de 2200 m, de pelouses (*Festuca eskia* Ramond ex DC., *Nardus stricta* L., *Trifolium alpinum* L.) entrecoupées de zones rocheuses, de falaises et d'éboulis.

Le site d'étude de Bazès est situé à environ 10 km au nord du site d'étude principal. Il a fait l'objet d'un programme de repeuplement de l'isard en 1984, à partir de 39 individus fondateurs prélevés dans le PNP (pour plus d'informations voir Loison et al. 2002).

### Populations étudiées

La population d'isards du PNP n'a pas été chassée depuis la création de ce Parc National en 1967, mais la création d'une réserve de chasse de 3300 ha a initié la période de protection dès 1956, en permettant le maintien d'un noyau de population estimé à 400 individus au cœur de cette zone. Une phase de croissance rapide suite à la mise en protection totale de la zone s'est poursuivie jusque dans les années 1980, puis les comptages ont montré l'instauration d'une relative stabilité d'effectif sur l'ensemble de la zone (Crampe 1996). De 1984 à nos jours, les effectifs ont été suivis par des comptages totaux annuels (voir Houssin et al. 1994 pour plus d'informations sur la méthode) et indiquent un taux de multiplication n'excédant pas 1,02 pour un effectif fluctuant de 700 à 800 individus adultes (Gonzalez et Crampe 2001; Crampe et al. 2002). La population d'isards de Bazès en régime de colonisation a été utilisée à titre de comparaison (pour plus d'informations voir Loison et al. 2002).

### Collecte de données

Des opérations de capture (par téléanesthésie et lacets à pattes, Crampe 1996) ont permis le marquage de 129 femelles de tous âges sur deux massifs contigus (Mayouret et Péguère) séparés par une vallée. L'âge des femelles a été déterminé par comptage des segments de croissance des cornes et examen dentaire chez les jeunes (Couturier 1938; Schröder et Von Elsner-Schack 1985). Les femelles ont été équipées de colliers de couleur et de boucles auriculaires permettant une identification à longue distance. Au cours de

la première année, une relation sociale forte maintient le cabri à proximité de sa mère, et se manifeste aussi par des comportements spécifiques (Richard-Hansen 1992) qui permettent à un observateur expérimenté de savoir si la femelle est suivie ou non d'un cabri. Le suivi qui s'est déroulé de 1993 à 2004 a été effectué par trois gardes expérimentés de l'équipe du PNP à Cauterets. L'observation répétée des femelles marquées sur la totalité du cycle annuel a permis de savoir si ces femelles avaient ou non donné naissance à un cabri, puis d'observer le taux de survie des cabris jusqu'au printemps suivant pour les femelles qui avaient mis bas (Crampe et al. 2002). La séparation du couple mère-cabri, qui intervient un peu avant 1 an, précède la période des mise-bas qui s'étale de mai à juin. Selon les observations effectuées sur 28 paires mère marquée – cabri dont le cabri a survécu, la période de séparation la plus courante est située en avril et début mai. Par ailleurs, 97 % des 62 constats de mortalité ou de disparition de cabris étaient antérieurs au 10 mars (J.-P. Crampe, observation personnelle). Afin d'éliminer au maximum les incertitudes liées au phénomène de séparation précoce, nous avons considéré que le cabri était mort si la mère était observée seule avant le 31 mars. Ceci n'élimine pas nécessairement toute possibilité d'une séparation précoce, mais la réduit fortement. En effet, la séparation mère-cabri intervient à la mise-bas qui suit, soit pas avant le mois de mai dans le PNP. Vingt à 25 femelles différentes étaient observées chaque année, conduisant à un échantillon de 468 « femelle-années » pour l'analyse des variations de la reproduction.

### Analyse des données

Nous avons analysé les effets de l'âge, du massif, de l'année et de l'identité de la femelle sur le taux de recrutement (production d'un cabri survivant au 1<sup>er</sup> avril, soit à l'âge de 1 an, puisque moins de 3 % de la mortalité annuelle des cabris intervient après le 10 mars, J.-P. Crampe, observation personnelle) par des modèles linéaires généralisés mixtes. L'identité de la femelle a été incluse comme effet aléatoire, l'âge, le secteur et l'année comme des effets fixes. Pour l'âge, différentes combinaisons de classes d'âge ont été ajustées pour tenir compte de l'acquisition progressive de la maturité et des phénomènes de sénescence. Il est bien établi que les variations des paramètres démographiques avec l'âge sont bien décrites par un modèle incluant des classes d'âge dans les populations de grands herbivores (voir Gaillard et al. 2000 pour une revue) et (ou) par des modèles continus linéaire ou quadratique (Loison et al. 1999; Gaillard et al. 2004). Nous avons donc retenu trois modèles de type classes d'âge et les modèles linéaire et quadratique après avoir vérifié que ces cinq modèles prenaient en compte de façon satisfaisante la variation âge-spécifique totale observée. Nous avons effectué la sélection de modèles à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC; Burnham et Anderson 1998). Même si la sélection de modèles dans le cadre des modèles linéaires généralisés mixtes est encore un champ de recherche ouvert dans le domaine de la statistique, nous avons suivi la suggestion de Wood (2006) d'utiliser l'AIC. Le modèle avec le plus faible AIC représente le meilleur compromis entre justesse (faible déviance) et précision (faible nombre de paramètres) et a été retenu. Toutes ces analyses ont été réalisées avec le logiciel R (procédure glmmML, fa-

**Tableau 1.** Modélisation des effets de l'âge sur le recrutement de la population d'isards (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) de Cauterets (France); pour chaque modèle, la valeur du critère d'information d'Akaike (AIC) est présentée.

	AIC	$\Delta$ AIC
Age_Cla1 + année + massif	514,9	0
Age_Cla1 + massif	520,3	5,4
Age_Cla1 + année	524,4	9,5
Age_Cla1	528,6	13,7
Age_Quad	532,9	18
Age_Fac	545,9	31
Age_Cla2	548,0	33,1
Age_Cla3	550,1	35,2
Constant	556,9	42
Age_Lin	558,5	43,6

**Note:** Les modèles sont ordonnés en valeur croissante d'AIC, le modèle retenu étant celui avec le plus faible AIC. Cla1, quatre classes d'âge (3, 4, 5–16 et 17 ans et plus); Cla2, quatre classes d'âge (3, 4, 5–13 et 14 ans et plus); Cla3, deux classes d'âge (inférieure et supérieure à 5 ans); Quad, relation quadratique avec l'âge; Lin, relation linéaire avec l'âge; Constant, pas d'effet de l'âge.

mille binomiale avec un lien logit; R Development Core Team 2004).

Pour évaluer les conséquences démographiques de ces patrons de reproduction caractéristiques d'une population stable à forte densité, nous avons intégré les estimations des paramètres démographiques de la population du PNP dans un modèle matriciel de Leslie (Caswell 2001), puis nous avons comparé les caractéristiques démographiques (structure d'âge, taux de multiplication et durée de génération) obtenues avec celles de la population en expansion de Bazès (données de 1984 à 1999, Loison et al. 2002). Ces analyses démographiques ont été réalisées à l'aide du logiciel ULM (Legendre et Clobert 1995).

### Résultats

L'analyse des variations du recrutement nous a conduit à retenir un modèle mixte incluant l'effet aléatoire de l'individu, un effet de l'âge, de l'année et du secteur. Les fortes différences entre modalités des facteurs retenus par l'AIC (tests de Wald très significatifs) supportent la validité biologique du modèle retenu. L'effet de l'âge est mieux décrit par un modèle à quatre classes (tableau 1). Le taux de recrutement est en moyenne de 0,156 à 3 ans, de 0,221 à 4 ans, de 0,414 entre 5 et 16 ans, et de 0 pour les femelles plus âgées. Le recrutement a fortement varié entre années. Par exemple, pour les femelles de 5 à 16 ans, le recrutement n'était que de 0,183 en 2002, alors qu'il atteignait 0,635 en 1996. Enfin, les femelles dans le secteur de Mayouret ont recruté en moyenne 0,562 cabri, alors que les femelles dans le secteur Péguère n'ont recruté que 0,359 cabri.

L'intégration au modèle de Leslie des valeurs de productivité (taux de recrutement, cette étude) et de survie par classe d'âge (Gonzalez et Crampe 2001) a permis d'estimer le taux de multiplication annuel ( $\lambda$ ) et la structure d'âge stable de la population du PNP (tableau 2). Comme attendu,  $\lambda$  est bien plus élevé au Bazès (1,262) qu'au PNP (1,037).

**Tableau 2.** Taux de survie utilisés (Bazès : Loison et al. 2002; Cauterets : Gonzalez et Crampe 2001).

	Taux de survie (moyenne par classe d'âge)				Âge de 1 <sup>re</sup> reproduction (ans)
	1 à 2 ans	>2 ans	2 à 10 ans	>10 ans	
Cauterets	0,918	0,895	0,949	0,764	3
Bazès	0,95	0,95	0,95	—	2

En ce qui concerne la structure d'âge, celle du PNP se différencie de celle de Bazès par un plus grand étalement et une distribution très différente des classes jeunes et âgées : 50 % de la population a moins de 5 ans et 19 % a plus de 10 ans au PNP, alors que 67 % a moins de 5 ans et seulement 3,6 % a plus de 10 ans à Bazès. Ces différences marquées de croissance et de structure d'âge se retrouvent dans la durée de génération qui est estimée à 4,97 ans pour Bazès contre 8,25 ans pour le PNP.

## Discussion

Les résultats supportent nos prédictions. Dans la population stabilisée du PNP, les performances reproductives des femelles d'isard étaient plus faibles (âge de première reproduction retardé et moindre succès reproducteur à tout âge) que celles observées dans la population en colonisation de Bazès. De plus, outre un taux de croissance plus faible, la population stabilisée du PNP a montré une plus forte proportion de femelles âgées, conduisant à un allongement de la durée de génération par rapport à la population de Bazès.

Le recrutement de la population du PNP est fortement structuré selon l'âge. Les faibles taux observés pour les femelles de 3 et 4 ans (moins de 0,25) traduisent sans doute une accession retardée à la première reproduction et un succès d'élevage moindre pour ces jeunes femelles. Ces caractéristiques sont communément rapportées pour les populations d'ongulés en situation de densité-dépendance (p. ex., Festa-Bianchet et al. 1995 sur le mouflon des Rocheuses (*Ovis canadensis* Shaw, 1804); Clutton-Brock et al. 1987 sur le cerf). Une plus faible croissance corporelle et (ou) un statut social plus faible pour les jeunes femelles en situation de forte compétition pourraient rendre compte de ces variations. La plupart de ces femelles sont des primipares sans expérience reproductive antérieure. Cependant, les taux de recrutement pour les femelles plus expérimentées de la classe adulte (entre 5 et 16 ans) restent faibles, puisque seulement 41 % d'entre elles réussissent en moyenne l'élevage d'un cabri à 1 an. Ceci contraste fortement avec les populations en régime de colonisation démographique (recrutement d'un cabri pour plus de 80 % des femelles d'isard au Bazès et de bouquetin (*Capra ibex* L., 1758) à Belledune, Loison et al. 2002). Comme attendu, le taux de recrutement est très variable d'une année à l'autre (facteur 3,5) et confirme les résultats obtenus précédemment à partir des recensements des groupes d'isards au printemps (Crampe et al. 2002). On retrouve ici la forte variabilité du recrutement due principalement à la variation de la survie juvénile caractéristique des ongulés (Gaillard et al. 1998). Bien que les rapports jeunes/femelles ne reflètent généralement pas correctement les variations de recrutement dans les populations d'ongulés (Bonenfant et al.

2005), la bonne concordance rapportée ici montre que dans certains cas particuliers (forte standardisation des observations, même circuits échantillonnés, un seul observateur très expérimenté tout au long de l'étude, population en milieu ouvert), il est possible d'utiliser ces rapports pour le suivi des populations.

Nos résultats montrent aussi clairement que la structure d'âge et le taux de multiplication situent les deux populations d'isards du PNP et de Bazès à des stades opposés de statut démographique. La population du Bazès est en phase d'accroissement rapide, alors que celle du PNP est proche de la saturation. Cette différence de productivité est essentiellement le résultat des variations du recrutement entre populations, puisque les taux de survie des isards montrent peu de différence (voir tableau 2). Il en découle un contraste marqué au niveau de la structure d'âge, avec une population beaucoup plus âgée dans le PNP. La durée de génération, qui correspond à l'âge moyen des mères au moment des naissances, est ainsi près de deux fois plus longue dans le PNP. Sachant que la durée de génération détermine l'élasticité du taux de multiplication aux changements proportionnels des paramètres démographiques (Gaillard et al. 2005), l'impact potentiel d'un changement relatif de la survie adulte sera beaucoup plus fort dans le PNP (où un changement donné de survie adulte aura 7,3 fois plus d'impact sur le taux de multiplication de la population que le même changement dans le recrutement) qu'à Bazès (où un changement donné de survie adulte aura 4 fois plus d'impact sur le taux de multiplication de la population que le même changement dans le recrutement). Notre étude démontre ainsi l'existence d'une forte variabilité de la durée de génération entre populations de statuts démographiques contrastés au sein d'une même espèce. Les études précédentes portant sur la durée de génération ont été conduites essentiellement au niveau inter-spécifique et ont montré une forte relation allométrique de cette variable (exposant allométrique proche de 0,25, Bonner 1965; Millar et Zammuto 1983; Gaillard et al. 2005). La variabilité de la durée de génération entre populations de la même espèce est donc supposée faible. Notre étude indique que le statut démographique d'une population influence fortement la durée de génération. Ceci rejoint les conclusions de Loison et al. (2002) qui avaient montré que des populations d'espèces différentes pouvaient avoir des durées de génération similaires lorsque leur statut démographique est proche.

Ces variations de la structure des âges ont donc une forte influence sur le fonctionnement démographique (Coulson et al. 2004), et permettent de mieux comprendre les différences observées entre une population en régime stabilisé et une population colonisatrice. Ainsi, comparativement à une population en expansion, une population protégée sur une longue durée présente une proportion importante d'animaux

sénescents. Il en résulte un abaissement du taux de survie global des adultes qui pourrait être attribué à tort aux seuls effets de la densité elle-même, si l'âge exact n'était pas pris en compte (Eberhardt 1985; Festa-Bianchet et al. 2003; DelGiudice et al. 2006). En fait, malgré la diminution des ressources qu'elle entraîne, la densité-dépendance n'empêche pas les adultes de maintenir leur niveau de survie annuelle (Gaillard et Yoccoz 2003). En revanche, elle influence la survie juvénile ainsi que les performances reproductrices chez les femelles qui diminuent leur effort de reproduction au profit de leur maintenance en retardant l'âge de primiparité, en espaçant les gestations ou en perdant précocement leur jeune (Festa-Bianchet et Jorgenson 1998). Il résulte de ces traits démographiques particuliers un faible recrutement et un faible taux de renouvellement des individus dans la population dont les conséquences sont une croissance proche de zéro et une durée de génération allongée.

## Remerciements

Nous remercions la direction et le service scientifique du Parc National des Pyrénées et l'équipe des gardes à Cauterets pour l'aide technique et le soutien financier apportés à la réalisation de l'étude; ainsi que les Docteurs François de Bastard et Claude Guiraud pour leur aide dans le domaine vétérinaire. Nous remercions également la direction de l'Office National de la Chasse pour son support ainsi que tous les agents et volontaires qui ont contribué à l'étude de l'isard dans la population de Bazès. Nous remercions aussi deux relecteurs anonymes pour leurs commentaires constructifs sur une version précédente de ce travail. Cette étude a bénéficié du soutien financier du CNRS, programme ACI « Réponses démographiques des populations de vertébrés aux changements globaux »).

## Bibliographie

- Albon, S.D., Coulson, T.N., Brown, D., Guinness, F.E., Pemberton, J.M., et Clutton-Brock, T.H. 2000. Temporal changes in key factors and key age groups influencing the population dynamics of female red deer. *J. Anim. Ecol.* **69** : 1099–1110. doi:10.1046/j.1365-2656.2000.00485.x.
- Bonenfant, C., Gaillard, J.M., Klein, F., et Hamann, J.L. 2005. Can we use the young:female ratio to infer ungulate population dynamics? An empirical test using red deer *Cervus elaphus* as a model. *J. Appl. Ecol.* **42** : 361–370. doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01008.x.
- Bonner, J.T. 1965. *Size and cycle*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Burnham, K.P., et Anderson, D.R. 1998. *Model selection and inference: a practical information theoretic approach*. Springer-Verlag, New York.
- Byers, J.A., et Kitchen, D.W. 1988. Mating shift in a pronghorn population. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **22** : 355–360.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. 2<sup>e</sup> éd. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Clutton-Brock, T.H., Major, M., Albon, S.D., et Guinness, F.E. 1987. Early development and population dynamics in red deer. 1. Density-dependent effects on juvenile survival. *J. Anim. Ecol.* **56** : 53–67.
- Coltman, D.W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J.T., Hogg, J.T., Strobeck, C., et Festa-Bianchet, M. 2003. Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature (London)*, **426** : 655–658. doi:10.1038/nature02177. PMID:14668862.
- Coulson, T., Catchpole, E.A., Albon, S.D., Morgan, B.J.T., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H., Crawley, M.J., et Grenfell, B.T. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in soay sheep. *Science (Washington, D.C.)*, **292** : 1528–1531. doi:10.1126/science.292.5521.1528. PMID:11375487.
- Coulson, T., Guinness, F.E., Pemberton, J.M., et Clutton-Brock, T.H. 2004. The demographic consequences of releasing a population of red deer from culling. *Ecology*, **85** : 411–422.
- Couturier, M.A.J. 1938. *Le chamois*. Arthaud, Grenoble, France.
- Crampe, J.P. 1996. Caractéristiques bio-démographiques d'une population d'isards (*Rupicapra pyrenaica*) dans le Parc National des Pyrénées. Mémoire de Diplôme d'Études Supérieures Universitaires, Université Paul Sabatier, Toulouse, France.
- Crampe, J.P., Gaillard, J.M., et Loison, A. 2002. L'enneigement hivernal : un facteur de variation du recrutement chez l'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). *Can. J. Zool.* **80** : 1306–1312. doi:10.1139/z02-092.
- DelGiudice, G.D., Fieberg, J., Riggs, M.R., Carstensen-Powell, M., et Pan, W. 2006. A long-term age-specific survival analysis of female white-tailed deer. *J. Wildl. Manag. Sous presse*.
- Eberhardt, L.L. 1985. Assessing the dynamics of wild populations. *J. Wildl. Manag.* **49**: 997–1012.
- Festa-Bianchet, M., et Jorgenson, J.T. 1998. Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behav. Ecol.* **2** : 144–150.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Lucherini, M., et Wishart, W.D. 1995. Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology*, **76** : 871–881. doi:10.2307/1939352.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M., et Côté, S.D. 2003. Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *J. Anim. Ecol.* **72** : 640–649. doi:10.1046/j.1365-2656.2003.00735.x.
- Fowler, C.W. 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. *Dans Current mammalogy. Sous la direction de H.H. Genoways*. Plenum Press, New York. p. 401–441.
- Gaillard, J.M., et Yoccoz, N.G. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology*, **84** : 3294–3306.
- Gaillard, J.M., Delorme, D., Boutin, J.M., Van Laere, G., Boisauvert, B., et Pradel, R. 1993. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *J. Anim. Ecol.* **62** : 778–791.
- Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., et Yoccoz, N.G. 1998. Population dynamics of large herbivores: constant maintenance and variable recruitment. *Trends Ecol. Evol.* **13** : 58–63. doi:10.1016/S0169-5347(97)01237-8.
- Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A., et Toïgo, C. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **31** : 367–393. doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.367.
- Gaillard, J.M., Loison, A., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., et Solberg, E. 2003. Ecological correlates of life span in populations of large herbivorous mammals. *Popul. Dev. Rev.* **29** : 39–56.
- Gaillard, J.M., Viallefont, A., Loison, A., et Festa-Bianchet, M. 2004. Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Anim. Biodivers. Conserv.* **27** : 47–58.
- Gaillard, J.M., Yoccoz, N.G., Lebreton, J.D., Bonenfant, C., Devillard, S., Loison, A., Pontier, D., et Allainé, D. 2005. Generation time: A reliable metric to measure life history variation among mammalian populations. *Am. Nat.* **166** : 119–123. doi:10.1086/430330. PMID:15937795.
- Gonzalez, G., et Crampe, J.P. 2001. Mortality patterns in a pro-

- tected population of isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Can. J. Zool.* **79** : 2072–2079. doi:10.1139/cjz-79-11-2072.
- Houssin, H., Loison, A., Jullien, J.M., et Gaillard, J.M. 1994. Validité de la méthode du pointage-flash pour l'estimation des effectifs de chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Gibier Faune Sauvage*, **11** : 287–298.
- Jorgenson, J.T., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M., et Wishart, W.D. 1997. Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology*, **78** : 1019–1032. doi:10.2307/2265855.
- Legendre, S., et Clobert, J. 1995. ULM: unified life models, a software for conservation and evolutionary biologists. *J. Appl. Stat.* **22** : 817–834.
- Loison, A., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M., Jorgenson, J.T., et Jullien, J.M. 1999. Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology*, **80** : 2539–2554. doi:10.2307/177239.
- Loison, A., Toïgo, C., Appolinaire, J., et Michallet, J. 2002. Demographic processes in colonising populations of isard (*Rupicapra pyrenaica*) and ibex (*Capra ibex*). *J. Zool. (Lond.)*, **256** : 199–205.
- Lomnicki, A. 1978. Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *J. Anim. Ecol.* **47** : 461–475.
- Millar, J.S., et Zammuto, R.M. 1983. Life histories of mammals: an analysis of life tables. *Ecology*, **64** : 631–635. doi:10.2307/1937181.
- R Development Core Team. 2004. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible à <http://www.R-project.org> [cité le 20 juin 2005].
- Richard-Hansen, C. 1992. Socialisation et modalités d'organisation sociale chez l'isard (*Rupicapra pyrenaica*). Unpubl. Thèse de troisième cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse, France.
- Saether, B.E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends Ecol. Evol.* **12** : 143–149.
- Schröder, W., et Von Elsner-Schack, I. 1985. Correct age determination in chamois. *Dans* The biology and management of mountain ungulates. *Sous la direction de* S. Lovari. Croom Helm, London. p. 65–70.
- Wood, S.N. 2006. Generalized additive models: an introduction with R. Taylor & Francis, CRC Press, London.