



Hétérogénéité individuelle, variabilité temporelle et structure spatiale comme sources de variation démographique chez les grands herbivores de montagne

Quentin Richard

► To cite this version:

Quentin Richard. Hétérogénéité individuelle, variabilité temporelle et structure spatiale comme sources de variation démographique chez les grands herbivores de montagne. Biodiversité. Université Grenoble Alpes, 2016. Français. NNT : 2016GREAV070 . tel-01949894

HAL Id: tel-01949894

<https://theses.hal.science/tel-01949894>

Submitted on 10 Dec 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE

Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE LA COMMUNAUTE UNIVERSITE
GRENOBLE ALPES**

Spécialité : **BIODIVERSITE - ECOLOGIE - ENVIRONNEMENT**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Quentin RICHARD

Thèse dirigée par **Anne LOISON**
et co-encadré par **Mathieu GAREL** et **Carole TOÏGO**

préparée au sein du **Laboratoire d'Ecologie Alpine - UMR CNRS 5553**
dans l'**Ecole Doctorale Chimie et Sciences du Vivant**

**Hétérogénéité individuelle, variabilité
temporelle et structure spatiale comme
sources de variation démographique chez
les grands herbivores de montagne**

Thèse soutenue publiquement le **8 décembre 2016**,
devant le jury composé de :

Mr Jean-Christophe CLEMENT

Maître de Conférences, Laboratoire d'Ecologie Alpine (CNRS), Président

Mr Christophe PELABON

Professeur, Norwegian University of Science and Technology, Rapporteur

Mr Christophe BARBRAUD

Chargé de recherche, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CNRS),
Rapporteur

Mr Christophe BONENFANT

Chargé de recherche, Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive
(CNRS), Examineur

Mme Anne LOISON

Directrice de Recherche, Laboratoire d'Ecologie Alpine (CNRS),
Directrice de thèse

Mr Mathieu GAREL

Ingénieur, Office Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage, Co-
Directeur de thèse



« Ce n'est pas parce que les choses sont difficiles que nous n'osons pas,
mais parce que nous n'osons pas qu'elles sont difficiles »
Sénèque

Remerciements

Avant que vous ne débutiez la lecture de ce manuscrit, je tiens à ce qu'un certain nombre de personnes soient ici « publiquement » remerciées pour ce qu'elles m'ont apporté pendant cette période de thèse.

Tout d'abord un grand merci à l'ensemble des membres du jury de m'avoir fait l'honneur de juger ce travail : Messieurs **Christophe Pélabon**, **Christophe Barbraud**, **Christophe Bonenfant** et **Jean-Christophe Clément**.

Je tiens également à remercier très chaleureusement ma directrice de thèse **Anne Loison** et mes co-encadrants **Mathieu Garel** et **Carole Toïgo**. **Anne**, merci pour tes idées toujours judicieuses, aussi bien sur le plan théorique que sur la connaissance des espèces, ton esprit de synthèse, et ta connaissance sans faille de la bibliographie. **Mathieu**, merci pour ta disponibilité, ta connaissance des sites et des données, tes idées débordantes, ton optimisme enthousiaste, parfois déroutant, mais toujours énergisant. **Carole**, merci pour ton savoir, tes idées toujours pertinentes, ta réactivité, ton esprit vif, clair et lucide qui m'ont beaucoup apporté et souvent permis de prendre du recul et d'organiser mes idées.

Je tiens également à remercier chaleureusement la direction de l'ONCFS pour avoir financé ce travail. J'ai beaucoup apprécié de faire partie de cet établissement si singulier. Et en parlant de chose singulière, je tiens à remercier tout particulièrement les membres de l'implantation atypique du « Gières HLM ». **Jacques**, merci pour ces moments partagés et ces discussions sylvico-agricolo-mécano-tracto-équiprofessionnelles. **Thierry**, merci pour ton esprit professionnel, sérieux quand il le faut, mais aussi plein d'humour à midi avec ton acolyte **Jean**, toujours prêt à divertir façon « Hard ». **Pierrot**, merci pour ta légèreté, et ta gratte qui anime si bien l'implantation. **Eric**, merci pour ton soutien, tes mots gentils et ton esprit retors qui font toujours du bien. **François**, merci pour ton intérêt au quotidien, et tes bons plans culinaires. **Isabelle**, merci pour ces discussions sur tout et n'importe quoi, et de ta confiance lorsque je deviens mécano. **Murielle**, merci pour ta gentillesse, et ton esprit de management qui font plaisir à vivre. **Julie**, merci pour ton énergie débordante, tes conseils, et les discussions fructueuses. **Sophie**, merci pour ta bonne humeur de tous les jours, les

pauses pour s'aérer l'esprit et toutes ces pensées positives GOOD VIBES ! Je ne vais pas citer tout le monde, j'ai une thèse à écrire... mais MERCI à toute la fine équipe, je ne vous oublierai pas de sitôt! Nos repas de midi vont bien me manquer, vous allez tous me manquer...

Toute cette thèse n'aurait pas été possible sans l'effort quotidien des agents de terrain pour capturer et collecter ces données. Je tiens donc à vous remercier chaleureusement ici, merci **Joël Appolinaire, Pierre Menault, Kévin Foulché, Christian Itty, Jean-Michel Jullien** et **Thibaut Amblard** pour toutes ces merveilleuses données toujours prêtes à révéler de nouveaux secrets ! Je profite aussi de ces lignes pour remercier l'équipe au grand complet de l'ONCFS pour m'avoir accueilli au sein de l'établissement.

Un grand merci aussi à ma famille qui malgré la distance reste soudée. Merci à **mon père** pour son esprit de chercheur, toujours prêt à aider et à soutenir quand il le faut. Merci à **ma mère** pour sa gaîté, toujours confiante et optimiste qui invite à aller plus loin. A mes frères et sœurs, vous me manquez, merci d'être toujours présents et disponibles. Merci **Anne**, pour ces petits moments décontractés sans pression, comme au bon vieux temps. **Marie**, merci pour ta joie de vivre et l'esprit débordant d'idées et d'imagination que nous avons en commun. **Claire**, ma maman-sœur, merci de t'être occupée de moi, d'être toujours à l'écoute et pleines de conseils. Enfin, **François**, mon grand-frère, qu'est-ce que je serais sans toi... Merci pour cette école de la vie, toujours là au moment important, prêt à soutenir ou « des compressés » quand il le faut.

Enfin, une mention très très très spéciale pour **ma compagne**. Un immense merci pour tout ce que tu as fait pour moi. Tu t'es littéralement dédoublée pour que je puisse mener à bien ce travail. Tu t'es mis de côté pour me laisser le temps et l'énergie nécessaire. Tu m'as supporté dans les heures les plus sombres. Tu m'as soutenu dans la bonne ou mauvaise humeur. Tu as supporté ma tête dans la lune, voire tu l'as remplacée lorsque je n'avais plus de place que pour le travail. Je ne sais pas comment tu as réussi, encore une fois, tu m'impressionnes... Tu as pris soin de moi, et même si des mots ne suffiront jamais, merci. Maintenant, c'est à mon tour de prendre soin de toi. Une autre mention spéciale au deuxième soleil de ma vie, ma fille **Louve**. Tu rends la vie merveilleuse, un tracass, un sourire et tout est oublié. Merci pour toutes ces joies d'enfant, et ce bonheur que tu dégages ! J'espère que tu vas vite oublier les heures grises de ces derniers mois.

Ces 3 ans de thèse touchent à leur fin, un chapitre va se finir, et un nouveau commencer, faisons que le suivant soit encore plus merveilleux que le précédent.

Résumé

Dans l'hémisphère Nord, les populations de grands herbivores ont connu ces dernières décennies des modifications environnementales majeures, liées d'une part à l'augmentation importante de leur densité, et d'autre part aux changements globaux qui affectent leur habitat (notamment réchauffement climatique, modification des activités humaines, et fragmentation de l'habitat). Mieux comprendre comment ces espèces vont adapter leurs stratégies d'histoire de vie pour répondre à ces modifications est une question majeure de l'écologie des populations, et une étape nécessaire pour pouvoir adapter leur gestion aux enjeux environnementaux et sociétaux actuels. C'est dans ce contexte que nous avons étudié quelles étaient les sources de variation des tactiques de survie et de reproduction chez trois espèces de grands herbivores de montagne (l'isard *Rupicapra pyreneica*, le chamois *Rupicapra rupicapra*, et le mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.). A partir de suivis longitudinaux par capture-marquage-recapture (CMR) nous nous sommes plus particulièrement focalisés sur le rôle de l'hétérogénéité individuelle latente, de la variabilité climatique et de la structuration spatiale sur les paramètres démographiques.

Ce travail s'est appuyé sur l'utilisation de modèles de mélange et d'une combinaison innovante du robust-design et des modèles multi-événements pour analyser des données démographiques collectées à différentes échelles spatio-temporelles. L'hétérogénéité individuelle s'est avérée être une composante majeure de la démographie des 3 espèces étudiées, avec l'identification chez le mouflon et l'isard de femelles aux performances reproductives contrastées, et l'existence chez le chamois de différences de survie entre individus liées à la qualité de l'habitat occupé. Ces modèles ont aussi permis de révéler une augmentation de l'investissement reproducteur en fin de vie chez les femelles de mouflon au détriment de leur survie et d'étudier chez les femelles d'isard les différentes phases de l'effort reproducteur, de la gestation au sevrage, pour mettre en évidence que seule la lactation a un coût sur la reproduction suivante. Nos résultats ont également mis en exergue le rôle prépondérant du climat hivernal et printanier sur les paramètres démographiques des 3 espèces, tout en confirmant que ces effets sont souvent spécifiques à la population et au site étudiés. Cette étude montre également que l'isard et le mouflon, bien que relativement comparables en termes de taille, de traits écologiques, et de position phylogénétique, adoptent des stratégies d'histoire de vie contrastées.

Au final, nos résultats soulignent donc l'importance des études démographiques comparatives à plusieurs niveaux d'organisation (inter-espèces, inter-population, intra-population), pour mieux comprendre le devenir des espèces de grands herbivores face aux perturbations environnementales.

Mots-clés : isard *Rupicapra pyreneica*, chamois *Rupicapra rupicapra*, mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., démographie, dynamique des populations, climat, spatial, hétérogénéité individuelle, qualité, coût de la reproduction, modèle multi-événements, robust-design, stratégie d'histoire de vie

Abstract

In Northern hemisphere, populations of large herbivores have to cope with major environmental modifications linked to the increase of their density and to global change which strongly impacts their habitat (climate change, modification of human activities and habitat fragmentation). Understanding how these species adjust their life history strategies in response to such modifications is central for population ecology and for management issues. In this context, this work aimed to identify the sources of variation of survival and reproductive tactics in 3 species of mountain ungulate (Pyrenean chamois *Rupicapra pyreneica*, Alpine chamois *Rupicapra rupicapra*, and Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.). Using capture-mark-recapture monitoring we specifically investigated the role of individual heterogeneity, climate change, and spatial heterogeneity in shaping vital rates.

This work relied on mixture models and an innovative combination of robust-design into a multi-events framework to explore demographic data collected at different spatio-temporal scales. Fixed heterogeneity appeared as a major demographic component in the 3 studied species by highlighting in mouflon and Pyrenean chamois two groups of females with contrasted reproductive performance, and by providing evidence in chamois of among-females differences in survival rates linked to the quality of their habitat. These models allowed us to provide evidence for the terminal investment hypothesis in female mouflon and to decompose reproductive effort in females of Pyrenean chamois from gestation to weaning, to unveil that lactation only led to cost on subsequent reproduction. Our results also highlighted the major influence of winter and spring climatic conditions on demographic parameters in the 3 studied species, and confirmed the general trend that climate effects are often species- and site-specific. Our findings provided evidence that Pyrenean chamois and mouflon evolved contrasted life history strategies, although both species share strong similarities in terms of body mass, ecological traits and phylogenetic position.

Finally, our work stresses the importance of conducting comparative demographic studies, based on longitudinal monitoring of marked individuals, at inter-specific, inter-population and within population levels, to better understand and predict the future of large herbivores populations in the current context of global changes.

Key-words : Pyrenean chamois *Rupicapra pyreneica*, Alpine chamois *Rupicapra rupicapra*, mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., demography, population dynamic, climate, spatial, individual heterogeneity, quality, cost of reproduction, multi-events, robust-design, life history strategy

Table des matières

Chapitre1 : Contexte général	1
1.1 : L’anthropocène	3
1.2 : La montagne, un environnement particulier.....	4
1.3 : Les grands herbivores « ingénieurs de l’environnement »	5
1.4 : Des enjeux écologiques et sociétaux	7
1.5 : L’écologie des populations au service de la conservation et de la gestion	9
Chapitre 2 : Contexte théorique	15
2.1 : De la sélection naturelle aux stratégies d’histoire de vie	16
2.1.1 : Sélection naturelle	16
2.1.2 : Stratégie d’Histoire de vie.....	17
2.1.3 : Une histoire de compromis	20
2.2. Variation et covariation des traits d’histoire de vie	21
2.2.1 : Variation de l’acquisition des ressources et allocation	21
2.2.2 : Variabilité des traits d’histoire de vie	23
2.2.3 : Sources de variation des traits démographiques	25
2.2.3.1 : Facteurs individuels	25
2.2.3.2 : Facteurs environnementaux.....	29
2.3 : Modèle d’étude : les grands herbivores de montagne	34
2.3.1 : Une stratégie « lente »	34
2.3.2 : Un environnement saisonnier	36
2.3.3 : Effort reproducteur.....	38
2.3.4 : Hétérogénéité interindividuelle.....	40
2.3.5 : Organisation sociale et structure spatiale	41
2.4 : Objectifs et structure de la thèse	42
Chapitre 3 : Contexte méthodologique	45
3.1 : Modèles d’étude	47
3.1.1 : Biologie des espèces	47
3.1.2 : Populations d’étude.....	54

3.2 : Les modèles de CMR pour estimer les paramètres démographiques.....	62
3.2.1 : Intégrer le Robust-Design aux modèles multi-événements	63
3.2.2 : Modèle de mélange: une solution pour l'hétérogénéité interindividuelle .	72
3.2.3 : Limite du modèle multi-événements : L'exemple de la reproduction dans les Bauges.....	73
Chapitre 4 : From gestation to weaning: Combining robust design and multi-event models unveils cost of lactation in a large herbivore	81
Abstract.....	83
Introduction	84
Materials and Methods.....	86
Results.....	91
Discussion:	93
References	97
Figures.....	103
Addendum : Effet du climat sur la survie et la reproduction de l'isard au Bazès	105
Chapitre 5 : Article Caroux	113
Abstract.....	115
Introduction	116
Material and Methods	118
Results.....	124
Discussion	125
References	131
Figures.....	139
Chapitre 6 : Habitat quality as a source of variation of a highly canalized fitness component in a large herbivore.....	151
Abstract.....	153
Introduction	154
Material and methods	155
Results.....	158
Discussion	159
References	162
Figures.....	167

Addendum : Effet du climat sur la survie des femelles de chamois dans les Bauges	172
Chapitre 7 : Synthèse, discussion, et perspectives	178
Synthèse et discussion des principaux résultats	179
Deux espèces avec des stratégies d'histoire de vie contrastées	181
Hétérogénéité interindividuelle : des bonnes et des mauvaises femelles.....	183
L'habitat comme source de variation de la survie adulte	185
Changement climatique : des réponses spécifiques à l'espèce et au site.....	187
Retour sur l'utilisation combinée du robust design et des modèles multi-événements.....	189
Perspectives	191
La reproduction du chamois dans les Bauges.....	191
Hétérogénéité	192
Coût de la reproduction	193
Climat	194
Références	197
Annexes.....	226
Annexe 1 : Modèle multi-événement dans le cadre de l'étude de la reproduction sur le chamois dans les Bauges.	227
Annexe 2 : Simuler un jeu de donnée multi-événement.....	229
Annexe 3 : From gestation to weaning: Combining robust design and multi-event models unveils cost of lactation in a large herbivore	231

Tables des figures

Figure 1 : Evolution des prélèvements de grands herbivores effectués à la chasse en France entre 1973 et 2014	8
Figure 2 : Hiérarchie des modèles utilisés pour prédire la distribution des espèces	10
Figure 3 : Représentation schématique de l'écologie des populations	11
Figure 4 : Illustration du modèle de Van Noordwijk et De Jong 1986	23
Figure 5 : Variation temporelle des composants de la valeur sélective chez les grands herbivores.	35
Figure 6 : Variation saisonnière du poids chez le renne d'Alaska d'après	37
Figure 7 : Cycle de vie des grands herbivores et 'cycle des ressources' en milieu de montagne.....	40
Figure 8 : Cadre conceptuel de la thèse	43
Figure 9 : Carte des différentes réserves gérées et cogérées par l'ONCFS.....	47
Figure 10 : Isard mâle <i>Rupicapra pyreneica</i> en pelage d'hiver (Photo Pierre Menaut).....	49
Figure 11 : Femelle de chamois des Alpes <i>Rupicapra rupicapra</i> avec son chevreau en pelage d'hiver (Photo Marc Cornillon)	49
Figure 12 : Brebis de mouflon méditerranéen <i>Ovis gmelini musimon</i> x <i>Ovis</i> sp. avec leur agneau dans le massif du Caroux (Photo Pascal Marchand).....	51
Figure 13 : Mâle mouflon méditerranéen <i>Ovis gmelini musimon</i> x <i>Ovis</i> sp. dans le massif du Caroux (Photo Pascal Marchand).....	51
Figure 14 : Evolution des températures au printemps depuis 1984 sur le pic du Bazès	54
Figure 15 : Localisation du territoire d'étude sur le Pic de Bazès	54
Figure 16 : Localisation du massif des Bauges	56
Figure 17 : Evolution des températures au printemps et en été depuis 1977 sur le massif des Bauges.....	57
Figure 18 : Evolution des températures au printemps et en été depuis 1990 sur le massif du Caroux-Espinouse	59
Figure 19 : Orthophotographie du massif Caroux-Espinouse	59
Figure 20 : Principe du Robust-Design : Décomposer la probabilité d'observation primaire en produit des probabilités d'observation à chaque occasion secondaire.	65
Figure 21 : Décomposition de la probabilité de survie pour un modèle où les occasions des histoires CMR sont les occasions secondaires.....	67
Figure 22 : Décomposition de la probabilité de transition pour un modèle où les occasions des histoires CMR sont les occasions secondaires.	67

Figure 23 : Matrice d'événement pour un modèle où les occasions des histoires CMR sont les occasions secondaires.....	68
Figure 24 : Diagramme des destins possibles à partir d'un individu vivant au temps t-1	69
Figure 25 : Matrice d'observation d'un modèle multi-événements intégrant du Robust-Design avec deux occasions secondaires.....	71
Figure 26 A. Nombre de femelles au statut reproducteur classé indéterminé chaque année. B. Proportion de femelles au statut reproducteur classé indéterminé par rapport au nombre total de femelles observées chaque année.	74
Figure 27 A. Nombre de fois qu'une femelle a été classée 'statut reproducteur indéterminé' au cours de son histoire de CMR. B. Proportion entre le nombre de fois qu'une femelle a été classée 'statut reproducteur indéterminé' au cours de son histoire de CMR et le nombre d'années où elle a été observée.	75
Figure 28 : « Diagramme des devenir » décrivant les états, les événements et les probabilités correspondantes, du modèle multi-événements pour l'estimation de la reproduction et de la survie chez le chamois des Bauges.	76
Figure 29 : Diagram of transition between the four living states (non-breeding "NB", breeding and non-lactating "B", breeding and lactating "L" and breeding and weaning "W") with the associate reproductive cost.....	103
Figure 30 : Breeding probability of Pyrenean chamois depending of previous reproductive effort (non-lactating female vs lactating female) and quality groups (good vs poor breeders). The vertical line corresponds to the standard error.....	103
Figure 31 : Variation des variables climatiques testées sur la survie adulte, la fécondité, et la survie juvénile de l'isard sur le population du Bazès durant la période d'étude (2002-2011).	107
Figure 32 : Variation temporelle de la survie adulte, fécondité, survie juvénile printanière et estivale	109
Figure 33 : Diagram of fate of Mediterranean mouflon female during a primary occasion .	141
Figure 34 : Transition matrices for annual survival (S) and breeding probabilities (BP). The states are: "B" breeder, "NB" non-breeder and "D" dead.	142
Figure 35 : Events matrices decomposed on three secondary occasions and the link matrices.	143
Figure 36: Age-specific survival (A) and breeding probability (B) of Mediterranean mouflon.	145
Figure 37 : Variation of climatic variables during the study period in Caroux.....	145
Figure 38: Year-specific survival and breeding probabilities for prime-age females of Mediterranean mouflon. Estimates (with SE) come from the models with a year effect (Table 3).	146

Figure 39: Yearly annual changes in corrected body mass (predictions for the median date of capture [14 June] and sex male): (A) over the entire period of population monitoring (1976-2015) or (B) only during the course of the present study (2003-2015).....	149
Figure 40 : Map of the study site with limits and name of the clusters. Points are locations of visually marked females. Colors codes identical to Figures 2 and 4.	168
Figure 41 : Relationship between home range size (log-scale) and the proportion of Sesleria swards in the home range at the individual level.....	169
Figure 42 : Survival rates (from model with additive effects of age-class and year) according to (A) age, and (B) year	170
Figure 43 : Relationship between average survival rates of prime-age females per cluster and proportion of Sesleria swards in clusters ranges.....	171
Figure 44 : Variation des variables climatiques testées sur la survie des chamois d'1 an et plus durant la période d'étude (1991-2010).	175
Figure 45 : Comparaison des estimations du modèle avec Robust-Design et sans de la probabilité de mettre bas en fonction de l'âge chez le mouflon dans le Caroux	190
Figure 46 : Matrices de transition multi-évènement avec « trap-dependance ».....	227
Figure 47 : Exemple de sortie de modèles multi-événements avec les données du suivi reproducteur des Bauges.....	228

Liste des tableaux

Tableau 1 : Estimations de modèles multi-événements sur les jeux de données simulés.....	79
Tableau 2 : (A and B) Model selection testing for the effects of time and heterogeneity on adult female survival (S), breeding probability (BP), kid spring survival (SprS), kid summer survival (SumS) in Pyrenean chamois. (C and D) Model selection testing for the effect of previous reproductive status on S and BP, with time effect on SprS. (E)	104
Tableau 3 : Sélection de modèle pour tester l'effet du climat sur la survie adulte, la fécondité, et la survie juvénile printanière et estivale.	108
Tableau 4: Model selection testing for the effect of age on breeding and survival probabilities in female Mediterranean mouflon..	139
Tableau 5: Model selection testing for the effect of reproductive cost and heterogeneity on breeding and survival probabilities in female Mediterranean mouflon.	139
Tableau 6: Model selection testing for the effect of climate on breeding and survival probabilities in female Mediterranean mouflon	140
Tableau 7 : Model selection testing for the additive effect of cluster, age class (agecl : 1; 2-12; 13+) and time in Alpine chamois	167
Tableau 8 : Adult survival rates of Alpine chamois for females aged 2-12 years for the year 1998 (year with mean survival) per cluster.	167
Tableau 9 : Sélection de modèle pour tester la variabilité temporelle sur les classes d'âge sensible chez le chamois.....	174
Tableau 10 : Sélection de modèle pour tester l'effet du climat sur la survie des chamois de plus de 1 an.....	174
Tableau 11 : Corrélation entre les variables climatiques durant la période d'étude (1991-2010).	175

Chapitre 1 : Contexte général



1.1 : L'anthropocène

La Terre est-elle entrée dans une nouvelle ère géologique : l'ère de l'Anthropocène ? La question revient à savoir si les modifications du système terrestre engendrées par les activités humaines sont telles que les récents dépôts géologiques incluent une signature distincte de l'ère actuelle (ou passée) qu'est l'Holocène (Lewis & Maslin 2015). Chez les géologues la question n'est toujours pas tranchée (Lewis & Maslin 2015, mais voir Waters et al. 2016). Mais si l'on se pose la question de savoir si les activités anthropiques sont au cœur des modifications actuelles de la nature, la réponse est unanime : oui, les hommes sont en grande partie responsables de la sixième extinction de masse des espèces animales et végétales qui sévit depuis le XVIII^{ème} siècle à allure grandissante (Vitousek et al. 1997, Palumbi 2001, Barnosky et al. 2011, McCauley et al. 2015, Ceballos et al. 2015).

Les processus à l'origine des extinctions observées sont multiples, et bien souvent associés au développement économique d'un pays et à sa densité de population (McKee et al. 2004, Keane et al. 2005, Davies et al. 2006). La surexploitation des populations animales et de leurs habitats émerge comme les deux menaces anthropiques les plus importantes pour les animaux sauvages (Bennett et al. 2002). Par exemple, chez les mammifères, ces deux processus représentent respectivement près de 34% et 47% de l'ensemble des facteurs de risques d'extinction d'espèces (Mace & Balmford 2000). L'exemple le plus frappant de l'impact de l'exploitation humaine concerne la pêche commerciale. Sur les 30 dernières années, les populations de poissons exploitées ont vu leurs effectifs diminuer jusqu'à 83 % (Hutchings & Reynolds 2004). En milieu terrestre, ce sont les modifications de l'habitat liées à la déforestation (Tabarelli et al. 2005) ou à la modification de l'utilisation des terres (e.g. intensification de l'agriculture ou déprise agricole Foley et al. 2005) qui représentent la plus grande menace. De même, l'introduction d'espèces invasives dans les milieux naturels (Seebens et al. 2013, Mazza et al. 2014) ou l'utilisation massive de pesticides (Beketov et al. 2013, Schiesari et al. 2013) et autres polluants (Barker & Tingey 2012) ont des effets ravageurs sur la biodiversité.

Enfin, le changement climatique représente une des plus grandes menaces pour le futur (pour une revue voir Bellard et al. 2012). La 1^{ère} extinction de mammifère liée à l'augmentation du niveau des mers engendrée par le réchauffement climatique a été attestée en 2016, avec la disparition du petit rongeur australien *Melomys rubicola* (Platt 2016). Les preuves sur l'extinction d'espèces due au changement climatique sont encore limitées, mais certaines études suggèrent que d'ici quelques décennies, le changement climatique pourrait devenir la plus grande menace pour la biodiversité devant la destruction de l'habitat (Leadley 2010), et il est attendu impacter fortement le fonctionnement des

populations d'espèces sauvages (Parmesan 2006, Barbraud et al. 2011, Bellard et al. 2012, Parida et al. 2015).

1.2 : La montagne, un environnement particulier

A l'échelle planétaire, durant le vingtième siècle, la température n'a augmenté « que » de 0,85 °C (IPCC 2014), alors que cette augmentation a été de 2°C dans les Alpes, avec une accentuation de cette tendance depuis le début des années 1980 (Beniston 1997). Cette augmentation des températures en montagne est attendue s'accroître encore fortement au cours de 21^{ème} siècle, menaçant la biodiversité existante (Nogués-Bravo et al. 2007). Dans ce contexte de perturbations environnementales, les écosystèmes de montagne sont particulièrement menacés (Beniston 2002, 2003).

Les écosystèmes alpins sont caractérisés par une forte contrainte climatique sur la croissance des plantes (Körner 2003). Par effet de cascade, le changement climatique en cours pourrait donc avoir des effets indirects sur l'ensemble de la chaîne alimentaire (Ims & Fuglei 2005), induisant un décalage altitudinal des espèces de plantes (Pauli 2001, Walther et al. 2005), une modification des communautés végétales sur les sites d'altitude (Klanderud 2005, Vittoz et al. 2009) et une limite de la forêt qui progresse sur le niveau alpin (Motta & Nola 2001, Gehrig-Fasel et al. 2007). Par la modification des habitats et de la ressource alimentaire, le changement climatique est attendu forcer les espèces vers des altitudes et des latitudes plus élevées afin de retrouver un environnement favorable (Thomas et al. 1999, Walther et al. 2002, Klanderud & Birks 2003). Dans un environnement montagnard, de nombreuses espèces se trouvent déjà en limite de leur aire de répartition géographique, et ces modifications pourraient conduire à leur disparition (Moritz et al. 2008, Parida et al. 2015).

Les nouvelles pressions qui s'exercent sur les écosystèmes montagnards ne se limitent pas aux changements climatiques. Pendant des siècles, la tradition agricole des régions alpines, caractérisée par des cultures à petite échelle, avec des petits troupeaux d'animaux domestiques et des noyaux de populations humaines concentrés (Niedrist et al. 2009), a permis l'apparition et le maintien d'habitats ouverts (e.g. prairie) d'une grande valeur écologique et sources d'une forte biodiversité (Gellrich et al. 2007). Mais ces dernières décennies, une forte tendance à la mécanisation et à l'intensification de l'agriculture, souvent difficile dans ces paysages à cause de la pente, et de la réduction de la main d'œuvre liée à l'exode rural, ont entraîné une diminution des pratiques agricoles en

montagne (MacDonald et al. 2000, Sitzia et al. 2010). La première conséquence de ces changements est la modification des paysages avec une réduction des prairies disponibles et une augmentation de la surface de forêts (Chauchard et al. 2007, Sitzia et al. 2010).

En parallèle avec la diminution des petites exploitations, le nombre de moutons domestiques élevés pour la consommation a augmenté dans de nombreux pays européens (Fuller & Gough 1999) avec des troupeaux de plus en plus grands localisés sur de petites zones. Ces troupeaux sont susceptibles d'être une source importante de compétition alimentaire (La Morgia & Bassano 2009) et de dérangement (Herrero et al. 1996, Ryser-Degiorgis et al. 2002) pour la faune sauvage, et sont connus également pour diminuer la diversité végétale (Sebastià et al. 2008, Scohier et al. 2013). En même temps que la « révolution agricole », la « révolution touristique » a fait son œuvre dans les milieux montagnards. Le développement massif du tourisme est allé de pair avec l'urbanisation de la montagne (Préau 1982), entraînant souvent un impact négatif sur ces paysages et les écosystèmes sensibles qu'ils supportent (Godde 2000). Les interactions entre les humains et la faune sauvage entraînent des modifications de comportement chez les animaux (Marchand et al. 2014a, Geffroy et al. 2015), qui peuvent aller jusqu'à impacter la démographie des espèces (McClung et al. 2004, Ellenberg et al. 2007).

1.3 : Les grands herbivores « ingénieurs de l'environnement »

La prise de conscience de l'Homme pour la conservation et la sauvegarde de la biodiversité est liée aux « services écosystémiques » (Ehrlich & Mooney 1983). Les écosystèmes naturels fournissent de nombreux services bénéfiques aux Hommes (Palmer et al. 2004). Par exemple, nous pouvons citer la fourniture d'eau potable, la stabilisation des sols, ou la pollinisation. Au cœur de ces écosystèmes, les grands herbivores ont une place centrale en tant qu'ingénieurs de l'environnement.

Des insectes aux mammifères en passant par les oiseaux, les herbivores sont par définition des espèces animales dont le régime alimentaire est exclusivement composé de matériel végétal. D'une grande diversité taxonomique, on les distingue bien souvent en fonction de leur masse corporelle, avec les petits herbivores (inférieur à 2 kg, Ritchie et Olff 1999) qui regroupent les lagomorphes et les rongeurs, et les grands herbivores (> 2 kg) qui sont essentiellement des marsupiaux et des ongulés (Fritz & Loison 2006). Leur position centrale dans la chaîne alimentaire (« réseaux trophiques ») façonne la dynamique de leurs

populations à travers à la fois des mécanismes de régulation ascendants, « bottom up », liés à la disponibilité des ressources primaires qu'ils consomment, et descendants, ou « top down », liés la prédation, qu'elle soit d'origine naturelle ou anthropique (Hopcraft et al. 2010, Fritz et al. 2011, Gandiwa 2013).

Les grands herbivores exercent de nombreux effets directs et indirects sur leur environnement, ce qui leur vaut le qualificatif d'« ingénieurs des écosystèmes » (Jones et al. 1994, Smit et al. 2010, Ripple et al. 2015). Du fait de la consommation de végétaux, de la redistribution des nutriments *via* l'excrétion d'urine et de fèces, du compactage ou de l'érosion du sol *via* le piétinement, de la dispersion des graines sur la fourrure ou dans les fèces, ils impactent la productivité végétale, peuvent induire des modifications de composition végétale, altérer certains micro-habitats, en créer d'autres et conduire ainsi à une modification profonde des écosystèmes (Smit et al. 2010). La consommation et le piétinement des plantes par les grands herbivores ont un effet important sur la diversité végétale, en permettant de maintenir une hétérogénéité de parcelles végétales dans la nature qui, sans cela, ne serait qu'un paysage homogène de végétation lisseuse (Owen-Smith 1992). Par exemple, même sous les climats humides, qui favorisent la croissance des arbres plutôt que de l'herbe, les éléphants *Loxodonta africana* ont maintenu des paysages ouverts (Corlett 2013). De même, le bison d'Amérique *Bison bison* a contribué à maintenir, et même à accroître, la surface de prairies, entraînant ainsi une augmentation de la diversité d'habitats favorables pour nombre d'espèces de plantes et d'animaux (Gates et al. 2010). A l'inverse, l'extinction de la mégafaune herbivore à la fin du Pléistocène semble être responsable de la drastique fermeture du milieu qui a eu lieu à cette époque (Sandom et al. 2014b). La présence de grands herbivores est donc associée à une forte diversité végétale et animale. Cependant, une trop forte densité de grands herbivores peut conduire à une surconsommation des végétaux, et avoir des effets négatifs sur la biodiversité, en façonnant une communauté végétale peu diversifiée composée principalement de plantes résistantes à l'herbivorie (Mysterud 2006). Une pression de consommation intermédiaire est donc optimale pour avoir une diversité maximale (Smit et al. 2010).

1.4 : Des enjeux écologiques et sociétaux

Depuis plus de 500.000 ans, la relation entre l'Homme et les grands herbivores a beaucoup évolué. L'Homme a tout d'abord perçu les grands herbivores comme des proies (Anderson 1985). Avec l'augmentation et la dispersion des populations humaines, la chasse a conduit à l'extinction de plusieurs espèces (Wroe et al. 2004, Burney & Flannery 2005, Sandom et al. 2014a). La prise de conscience de la valeur de ces espèces a permis leur conservation de justesse, notamment grâce aux chasseurs. Aujourd'hui, avec la place dominante de l'agriculture et de l'élevage dans les sociétés humaines, la relation a encore changé. L'augmentation des populations de grands herbivores, désirée il y a une cinquantaine d'année, est aujourd'hui une source de nouveaux conflits de société.

Depuis la fin du Pléistocène, 5 espèces de grands herbivores ont disparu en Europe à cause de l'Homme (Sandom et al. 2014a) : le mammoth *Mammuthus* sp., le rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis*, le bison, le cheval sauvage *Equus ferus ferus*, et le mégalocéros *Megaloceros giganteus*. Depuis, toutes les espèces présentes durant cette période ont persisté bien que leurs effectifs aient fortement fluctué, et que d'autres espèces non-natives aient été introduites. En Europe, c'est durant la fin du XIX^e, début du XX^e siècle, que les populations de grands herbivores sauvages ont été au plus bas, parallèlement à une pression humaine extrême sur les écosystèmes (Linnell & Zachos 2010). Les grands herbivores étaient chassés sans limite pour la nourriture et la fourrure, leurs habitats limités par la déforestation, et ils étaient en compétition directe avec le bétail domestique. Plusieurs espèces, comme l'emblématique bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) par exemple, sont passées près de l'extinction durant cette période.

Depuis ces 50 dernières années environ, les chasseurs ont été les ouvriers de la restauration et de la réintroduction des populations d'ongulés sauvages, notamment grâce à l'instauration de quotas puis à l'élaboration de plans de chasse (Loison et al. 2003). En parallèle, de profonds changements dans l'utilisation humaine des terres (Gunilla et al. 2000) et la quasi-disparition de leurs prédateurs naturels (e.g. le loup *Canis lupus* et le lynx *Lynx lynx* ; Breitenmoser 1998, Jedrzejewski et al. 2011), ont permis aux populations d'ongulés sauvages de fortement se développer pour atteindre des densités importantes (Loison et al. 2003, Côté et al. 2004, Milner et al. 2006, Austrheim et al. 2011). Ainsi, en France depuis 1973 les prélèvements annuels à la chasse ont été multipliés par 3 pour l'isard *Rupicapra pyrenaica*, 4,5 pour le chamois *Rupicapra rupicapra*, presque 11 pour le cerf élaphe *Cervus elaphus* et le chevreuil *Capreolus capreolus*, 16 pour le sanglier *Sus scrofa* et jusqu'à 34 pour le mouflon *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp. (Figure 1, Réseau Grands Ongulés ONCFS 2015).

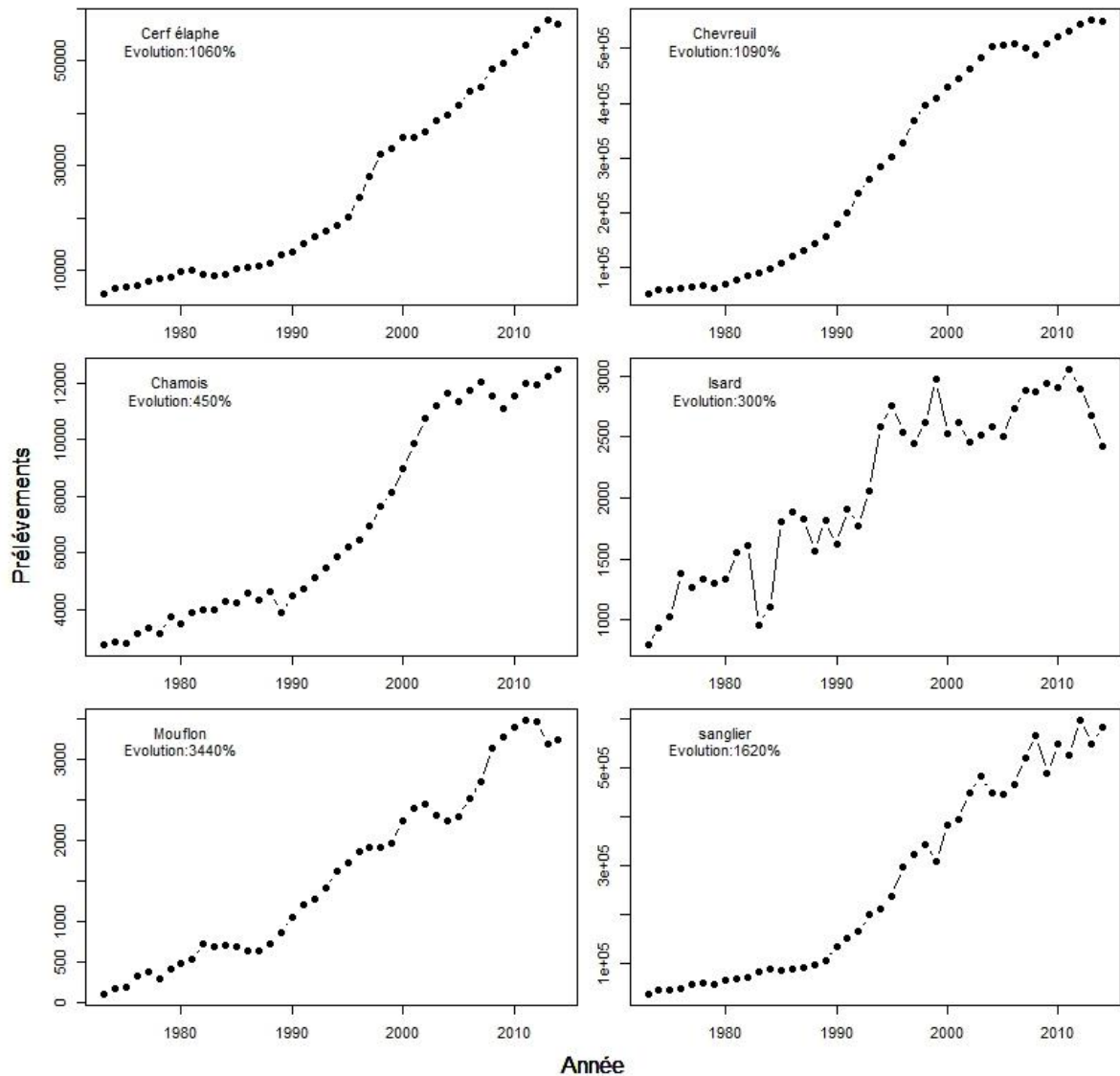


Figure 1 : Evolution des prélèvements de grands herbivores effectués à la chasse en France entre 1973 et 2014 à partir des données du Réseau Grands Ongulés ONCFS/FNC/FDC (2015)

De par l'augmentation rapide de leurs effectifs et l'expansion de leur occupation spatiale, les grands herbivores présentent de multiples enjeux écologiques, comme nous l'avons vu précédemment, mais aussi économiques (Reimoser & Putman 2011). En effet, leur impact sur l'environnement peut entrer en conflit avec l'utilisation des terres par les humains (e.g. Putman & Moore 1998, Fuller & Gill 2001, Perea et al. 2014), avec des dégâts sur l'agriculture (Putman & Kjellander 2002, Wilson et al. 2009, Barrios-Garcia & Ballari 2012, Massei et al. 2015), et sur la forêt à travers la consommation de jeunes pousses et l'écorçage des arbres (Perea et al. 2014, Schulze et al. 2014, Arhipova et al. 2015). Les problèmes liés à la présence en abondance des grands herbivores ne s'arrêtent pas là, avec l'augmentation des collisions avec les véhicules et les trains (Mrtka & Borkovcová 2013, Cramer et al. 2015, Gilbert et al. 2016), et des interactions spatiales de plus en plus fortes avec la faune

domestique, influençant la circulation de maladies entre faune domestique/faune sauvage/humains, qui peut devenir un réel problème dans certaines régions (Côté et al. 2004, Ferroglio et al. 2011, Hars et al. 2015, Shwiff et al. 2016).

1.5 : L'écologie des populations au service de la conservation et de la gestion

A l'échelle nationale française, la problématique liée aux grands herbivores est maintenant principalement une problématique de gestion de l'abondance. Mais à l'échelle mondiale, une grande partie (près de 60% des espèces) des grands herbivores est menacée (Ripple et al. 2015, IUCN 2016). Que ce soit dans un but de gestion ou de conservation, décrire et comprendre les mécanismes qui conditionnent les variations d'effectif d'une population sauvage dans son environnement est primordial afin de connaître les conséquences potentielles des perturbations environnementales en cours et adapter les mesures en fonction de l'enjeu. C'est la science de l'écologie¹ des populations qui permet de répondre à ces questions, et notamment la dynamique des populations.

Les études sur l'impact du changement climatique sur la faune sauvages se sont surtout focalisées sur la distribution des espèces, en cherchant à identifier les zones où le climat leur sera favorable dans le futur (Leadley 2010, Pereira et al. 2010, Bellard et al. 2012), en se basant sur la théorie des niches² (Hutchinson 1957). Mais, les chercheurs travaillant dans ce domaine mettent maintenant l'accent sur le fait qu'il est nécessaire d'intégrer à ces modèles les caractéristiques biodémographiques des populations étudiées (Figure 2). En effet la « productivité » d'une population et ses capacités de dispersion sont des facteurs qui vont déterminer comment une population va pouvoir répondre à une perturbation environnementale, et vont donc moduler son risque d'extinction à l'échelle locale (Pearson & Dawson 2003, Guisan & Thuiller 2005, Keith et al. 2008, Anderson 2009). Intégrer la dynamique des populations dans de tels modèles permettrait d'obtenir des prédictions plus fines sur la distribution effective des espèces (Barbraud *et al.* 2011 ; Figure 2) et de prendre les mesures de conservation adaptées (Wilson et al. 2011, Esselman & Allan 2011, Guisan et al. 2013).

¹ L'écologie est l'étude scientifique des interactions qui détermine la distribution et l'abondance des organismes (définition traduite de l'anglais (Krebs 1972).

² Définie par Hutchinson en 1957, la niche écologique fondamentale d'une espèce représente l'ensemble des conditions biophysiques permettant à un organisme d'exister.

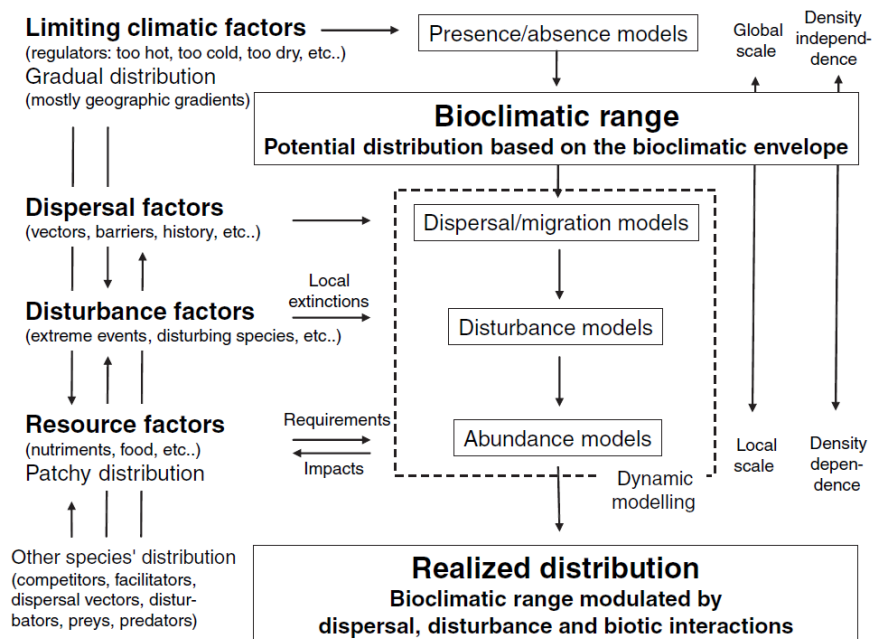


Figure 2 : issue de Guisan & Thuiller 2005. Hiérarchie des modèles utilisés pour prédire la distribution des espèces. Prendre uniquement en compte les facteurs climatiques limitant conduit à prédire une distribution bioclimatique. Intégrer la dynamique de population à ces modèles permet de se rapprocher de la distribution réalisée de l'espèce.

Pour réaliser ce type de modèle, il est nécessaire d'avoir une connaissance fine du fonctionnement des populations, notamment en s'intéressant aux mécanismes qui en régissent les variations démographiques. C'est le rôle de l'écologie des populations, qui comporte trois niveaux d'étude : démographique, dynamique et évolutive (Barbault 1992). L'analyse de la démographie correspond à l'étude descriptive des effectifs, du nombre de naissances, de morts, des flux d'individus, de la densité, de la structure des populations et de leur variation au cours du temps. L'analyse de la dynamique correspond à l'étude de l'action des facteurs écologiques sur la cinétique démographique. Et enfin l'analyse évolutive correspond à l'étude des pressions de sélection qui expliquent l'adaptation des populations à leur environnement, c'est-à-dire l'étude des stratégies biodémographique ou stratégies d'histoire de vie (voir Chapitre 2.1.2). Comme présenté en Figure 3, les niveaux démographiques, dynamiques et évolutifs ne peuvent être compris sans prendre en compte à la fois les caractéristiques des individus qui forment la population et son environnement au sens large.

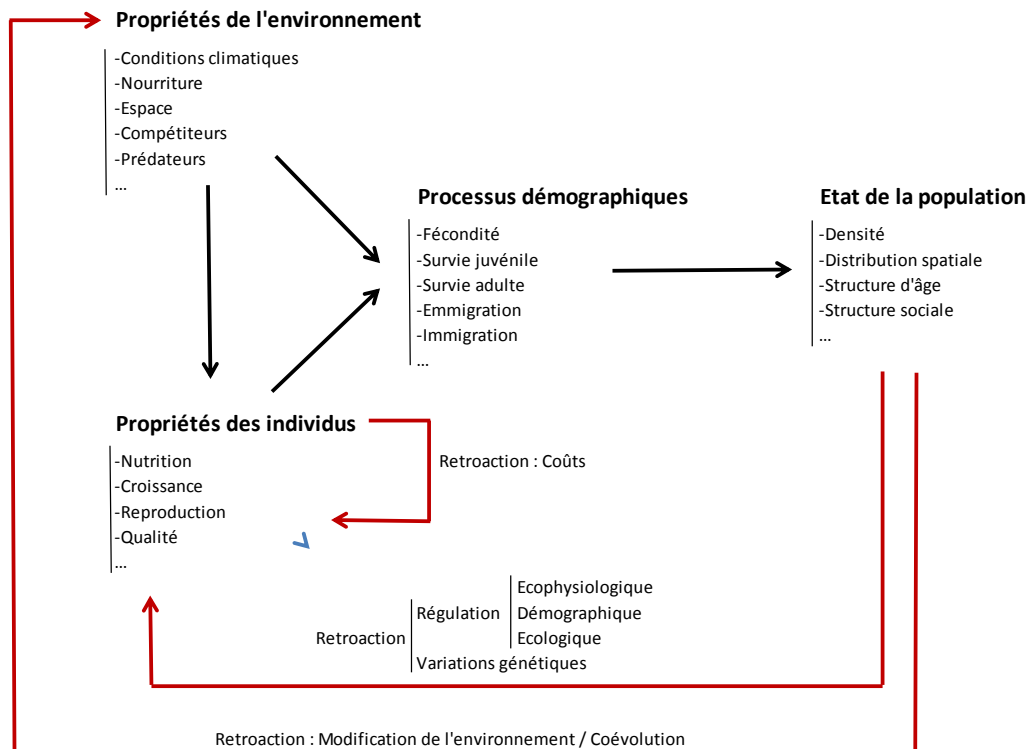


Figure 3 : Représentation schématique de l'écologie des populations : l'étude des variations d'effectif d'une population doit se faire à partir des individus en prenant en compte les variables environnementales auxquelles sont exposés les individus de la population. Les relations entre les différents niveaux démographiques en partant des individus avec leurs caractéristiques propres jusqu'à la population en interaction avec leur environnement sont représentés avec les flèches noires. Les mécanismes de régulations de cet ensemble sont représentés avec les flèches rouges. Figure adaptée de (Barbault 1992).

L'étude de la dynamique des populations a pour but de comprendre les facteurs sources de variations du nombre d'individus, soit dans l'optique de recherche fondamentale en écologie des populations (Newton 1989, Murdoch 1994, Turchin 2003), soit dans l'optique de la recherche appliquée pour la gestion et la conservation des populations (Beissinger & McCullough 2002, Williams et al. 2002, Lande et al. 2003). Au début du XX^e, les modèles de démographie (Lotka 1925, Volterra 1926, Leslie 1945) se sont concentrés sur des estimations de flux d'individus (individus entrant par naissance ou immigration et individus sortant par mortalité ou émigration) au sein des populations en se basant sur des variations d'effectifs obtenues à partir de comptages successifs. Cette approche d'une part ne permet que de décrire les fluctuations d'effectif sans en comprendre les mécanismes sous-jacents, et d'autre part est très peu précise du fait de l'inefficacité (sous-estimation quasi systématique et forte variabilité) maintenant bien connue des comptages, notamment en ce qui concerne les grands herbivores (Morellet et al. 2007). Dans la mouvance générale de l'écologie, *i.e.* décrire les patrons pour comprendre les processus (Swihart et al. 2002), l'étude de la dynamique des populations a évolué depuis ces approches descriptives basées

sur le suivi de la taille des populations, à l'étude fine des paramètres démographiques et à leurs sources de variation (Lebreton et al. 2012). Dans le contexte actuel, cette approche est devenue centrale en écologie des populations (Charmantier et al. 2008, Møller et al. 2008, Senapathi et al. 2011, Gaillard et al. 2013, Jenouvrier 2013, Mason et al. 2014b), car c'est la seule qui permet une compréhension des mécanismes en jeu et qui peut amener à la capacité de « prédire » la réaction d'une population à certaines perturbations.

Les connaissances issues de ces études doivent permettre d'identifier les facteurs clés à l'origine des variations des paramètres démographiques, de prédire les variations futures et, en conséquence, de proposer des mesures adaptées de gestion des populations selon les espèces et leurs habitats (Gaillard et al. 2003a). Les recherches dans le domaine de l'écologie des populations ont déjà permis de mettre en avant la forte structuration en âge des populations de grands herbivores (Mysterud et al. 2002, Gaillard et al. 2003a), qui a un impact important sur la dynamique de la population. Ces études ont également permis d'identifier les paramètres démographiques dont les variations entraînent les plus fortes fluctuations du taux de croissance des populations. Grâce à ces résultats, l'importance capitale de la répartition des prélèvements à la chasse en fonction du sexe et de l'âge est maintenant reconnue. Chez les grands herbivores, c'est la survie adulte qui impacte le plus fortement le taux de croissance des populations, et il est maintenant acquis par les gestionnaires qu'il faut privilégier les prélèvements de cette classe d'âge pour diminuer la densité d'une population, et à l'inverse les limiter pour favoriser le taux de croissance (productivité) de la population. La densité d'une population est également reconnue comme facteur déterminant de son fonctionnement démographique. A forte densité, les ressources disponibles par individu diminuent, entraînant une baisse de performance individuelle qui se traduit par une diminution du taux de croissance de la population. Eberhardt (2002) a mis en évidence que les paramètres démographiques répondaient de manière séquentielle à une augmentation de densité. Chez les grands herbivores, les performances des jeunes individus (masse/taille, survie, âge de primiparité) répondent en 1^{er} à l'augmentation de densité (Bonenfant et al. 2009). Ces résultats ont permis de mettre en place une nouvelle stratégie de suivi et de gestion des grands herbivores, basée sur l'utilisation d'une batterie d'indicateurs écologiques permettant d'évaluer l'état d'équilibre entre les populations et leur environnement (Morellet et al. 2007, Michallet et al. 2015). Ces nouveaux outils, les indicateurs de changements écologiques (ICE), reposent sur le fait qu'à un certain niveau de densité, les performances individuelles diminuent, et que l'impact de la population sur leur environnement augmente (Morellet et al. 2007). Ces outils occupent aujourd'hui une place centrale dans les stratégies de gestion, et permettent de s'émanciper des problèmes de justesse et de précision associés aux estimations d'effectifs, qui ont pu conduire à une

gestion trop conservatrice des populations en sous-estimant systématiquement l'effectif réel des populations (Maillard et al. 2010).

Comprendre comment les individus avec leurs caractéristiques propres (e.g. sexe, âge, statut reproducteur) modulent leurs choix face aux contraintes biotiques, abiotiques, hétérogènes et dynamiques de leur environnement, et comment ces choix affectent leur capacité à survivre et à se reproduire sont des pré-requis indispensables à une compréhension fine du fonctionnement démographique des populations (Lomnicki 1988, Sutherland 1996, Begon et al. 2006) et à des mesures de gestion adaptées aux enjeux (Gaillard et al. 2003a).

C'est dans ce contexte général de modifications du paysage et des conditions climatiques auxquelles les grands herbivores de montagne sont particulièrement exposés, que s'est déroulée ma thèse. Les enjeux liés aux grands herbivores sont multiples. Leur rôle central dans l'écosystème les place au cœur des enjeux de conservation de la biodiversité. Et le développement des populations sur le territoire français implique de nouveaux enjeux de gestion. Face à ces nouvelles problématiques, l'acquisition de connaissance est nécessaire pour l'amélioration de la gestion de notre faune et de notre flore. Durant cette thèse, j'ai cherché à déterminer quels étaient les facteurs de variations démographiques des grands herbivores de montagne. Je me suis plus particulièrement intéressé aux variations individuelles, mais aussi aux variations environnementales à travers l'effet du climat et de l'habitat sur la reproduction et la survie de 3 espèces : l'isard, le chamois et le mouflon méditerranéen.

Chapitre 2 : Contexte théorique



2.1 : De la sélection naturelle aux stratégies d'histoire de vie

2.1.1 : Sélection naturelle

Les origines de la vie demeurent incertaines, mais la première forme de vie sur Terre pourrait remonter à 4,1 milliards d'années (Bell et al. 2015). A partir de cette forme de vie embryonnaire, l'évolution du vivant a conduit à la nature telle que nous la connaissons aujourd'hui. Cette évolution s'est faite sous l'action de la sélection naturelle (Darwin 1859), qui se traduit par le fait que les organismes qui ont des caractères héréditaires leur permettant de mieux survivre et se reproduire dans leur milieu par rapport aux autres, produisent plus de descendants, qui hériteront à leur tour de ces caractères favorables. La reproduction, de manière asexuée ou sexuée, passe par des divisions ou des re-combinaisons cellulaires qui impliquent des dédoublements ou des fusions d'ADN. Ces mécanismes à l'œuvre à l'échelle moléculaire ne sont pas parfaits, laissant apparaître au hasard des « accidents », les mutations, ou encore des variations dans le décodage du patrimoine génétique, l'épigénétique. Ainsi, à chaque événement de reproduction, un ou plusieurs êtres vivants uniques voient le jour. Les « nouveautés » de ces individus uniques peuvent conférer un avantage ou un désavantage par rapport aux autres individus ou encore n'avoir aucun effet. Si la mutation confère un avantage au porteur, alors cet individu aura plus de chance de survivre ou de se reproduire que les autres individus de la population. Et si cet avantage est transmis aux descendants, alors ces descendants survivront mieux et se reproduiront mieux, et ainsi de suite. En l'espace de plusieurs générations, une grande partie de la population sera composée de ces descendants, jusqu'à ce que tous les individus de l'espèce possèdent cet avantage qui deviendra alors un caractère spécifique.

La sélection naturelle est aujourd'hui largement reconnue comme un moteur de l'évolution. Elle permet d'expliquer et de comprendre comment l'environnement influe sur l'évolution des espèces et des populations en sélectionnant les individus les plus adaptés. En réponse à la sélection naturelle, les organismes sont donc censés survivre et se reproduire de manière maximale, afin de maximiser leur valeur sélective³. Mais le démon Darwinien, qui vivrait éternellement, se reproduirait dès sa naissance, et produirait un nombre infini de descendants n'existe pas, du fait de fortes contraintes évolutives qui impliquent que les organismes ont mis au point des stratégies d'histoire de vie contrôlées par des compromis.

³ Employé ici pour le terme anglais 'fitness'. La valeur sélective représente la contribution relative d'un individu aux générations futures, et est souvent approximée par le nombre total de descendants atteignant la maturité sexuelle produits au cours de la vie d'un individu

2.1.2 : Stratégie d'Histoire de vie

Afin de répondre aux pressions exercées par la sélection naturelle dans des milieux extrêmement variés et en changement continu (Fahrig 2003), les organismes ont mis en place une diversité impressionnante d'adaptations, qu'elles soient de tailles, de formes, de couleurs, ou de comportements, qui toutes aboutissent à autant de tactiques de survie et de reproduction. Pour chaque organisme, ces tactiques ont évolué de manière à maximiser la valeur sélective sous la contrainte de ses caractéristiques phylogénétiques, morphologiques, et environnementales. Elles reposent sur un ensemble de traits d'histoire de vie (THV), défini comme l'ensemble des caractéristiques fonctionnelles biologiques et démographiques permettant de décrire le cycle de vie des individus. Parmi les principaux THV, nous pouvons citer la taille à la naissance, la vitesse de croissance, l'âge et la taille à la maturité sexuelle, le nombre et la sex-ratio des jeunes produits, les variations de la survie et de la reproduction en fonction de l'âge, et enfin la longévité (Stearns 1992). Les THV montrent une très forte variabilité, illustrée par exemple par des durées de vie allant de quelques heures pour certaines bactéries, quelques jours chez certains insectes, à quelques milliers d'années pour certains arbres. La combinaison de l'ensemble des différents THV montre également une diversité impressionnante. Au sein des mammifères par exemple, la souris grise (*Mus musculus*) vit 2 à 3 ans, pèse quelques dizaines de grammes, atteint sa maturité sexuelle à partir de 6 semaines et peut produire une dizaine de petits 10 fois par an ; alors que la baleine bleue (*Balaenoptera musculus*) vit plus de 80 ans, pèse 170 tonnes, se reproduit pour la première fois entre 5 et 15 ans, et ne produit qu'un jeune tous les deux à trois ans. Cette diversité a été, et est toujours, source de nombreux questionnements en biologie évolutive. Comment expliquer, à partir d'un ancêtre commun, que les mêmes mécanismes sélectifs aient mené à l'apparition de THV aussi différents ?

Cependant, si on peut imaginer une infinité de combinaisons des THV, les études empiriques et expérimentales montrent qu'en fait cette diversité est limitée, car certains traits ont tendance à covarier, du fait des processus évolutifs qui ont affecté les espèces pendant de nombreuses générations. La relation structurée qui lie au sein d'un organisme les THV biologiques⁴, et démographiques⁵ entre eux et à la phylogénie et l'habitat constitue la stratégie biodémographique ou stratégie d'histoire de vie de l'organisme (Stearns 1976,

⁴ Principaux THV biologiques : masse à la naissance, patron de croissance, taille adulte, morphologie

⁵ Principaux THV démographiques : âge de 1^{ère} reproduction, durée de gestation, nombre et sex-ratio des jeunes produits à chaque occasion de reproduction, nombre d'occasions de reproduction, patron de survie en fonction de l'âge, longévité

1977, 1980, 1992). L'étude des stratégies biodémographiques a reçu une attention particulière de la part de la communauté des biologistes qui cherchent à comprendre comment la sélection naturelle a pu mener les êtres vivants à combiner avec autant de diversité les THV, et comment ces diverses combinaisons permettent d'optimiser la valeur sélective d'un organisme donné dans un environnement donné.

Après la théorie de la sélection r-K proposée par MacArthur et Wilson (1967) et développée par Pianka (1970), qui stipule que les stratégies d'histoire de vie sont déterminées par la densité et la variabilité de la disponibilité en ressources (stratégie r en faible densité vs K en densité-dépendance), les théories se sont affinées (Reznick et al. 2002). En prenant en compte l'ensemble des facteurs structurant les THV ainsi que leur co-variation, deux principaux axes de variation des stratégies d'histoire de vie ont été mis en évidence.

La taille adulte en constitue le 1^{er} axe. C'est la composante allométrique, qui est maintenant connue comme une des sources majeure de variation des THV, à travers l'expression des contraintes biomécaniques liées à la masse corporelle (Stearns 1984 pour lézards et serpents; Gaillard et al. 1989 pour mammifères et oiseaux; Rochet et al. 2000 pour poissons téléostéens). Elle explique à elle seule 40% de la variabilité des stratégies biodémographiques observée chez les mammifères et 60% chez les oiseaux (Gaillard et al. 1989). L'âge de première reproduction, la durée de gestation, le poids du jeune à la naissance, la durée des soins parentaux ou encore l'espérance de vie augmentent de manière allométrique avec la taille adulte alors que la fécondité diminue (Western 1979, Gaillard et al. 1989, Promislow & Harvey 1990). Chez les oiseaux par exemple, la mésange charbonnière (*Parus major*), qui pèse une vingtaine de gramme à l'âge adulte, vit entre 2 et 3 ans, se reproduit à partir d'un an, et effectue deux couvées de 5 à 12 œufs par an avec une durée de couvaison de 13 à 14 jours et un envol des poussins à moins de trois semaines. Inversement, le vautour fauve (*Gyps fulvus*), qui pèse en moyenne 8 kilogrammes, vit entre 25 et 35 ans, se reproduit à partir de 4 ou 5 ans, et effectue un œuf unique tous les ans qu'il couve entre 50 et 57 jours, dont il s'occupe quatre mois jusqu'à l'envol du jeune. Une fois la composante allométrique prise en compte, le deuxième axe, qui semble être commun chez les squamates (Shine & Charnov 1992), les mammifères et les oiseaux (Gaillard et al. 1989), et les poissons téléostéens (Rochet et al. 2000) correspond à la vitesse du taux de renouvellement⁶ avec un gradient « lent-rapide » (Gaillard et al. 2016). Ce gradient contraste à une extrémité les espèces « lentes » qui présentent une espérance de vie longue, un âge de première reproduction tardif, et une fécondité faible, et à l'opposé, les espèces « rapides » caractérisées par un âge de première reproduction précoce et une fécondité

⁶ Nombre moyen de descendants par lequel un individu nouveau-né sera remplacé d'ici la fin de sa vie

élevée mais une longévité plus faible. Par exemple, chez les ongulés, le mouflon des Rocheuses *Ovis canadensis* et le phacochère *Phacochoerus aethiopicus* qui ont le même poids (60kg), ont des positions différentes sur le gradient lent-rapide du taux de renouvellement. Les deux espèces ont un âge de primiparité de 2 ans, mais le mouflon ne produit qu'un jeune par an et a une espérance de vie de 7,2 ans, alors que le phacochère produit 3 jeunes par an et n'a une espérance de vie que de 4,4 ans (Gaillard et al. 1989). La place sur ce gradient « lent-rapide » serait liée à la phylogénie, et au mode de vie⁷ (Gaillard et al. 2016). Les facteurs écologiques structurant le rythme de vie d'une espèce ne sont cependant encore pas clairement identifiés et semblent varier entre taxons (Gaillard et al. 2016). Chez les ongulés, pour poursuivre l'exemple précédent, la distribution des organismes le long de ce gradient semble être liée au régime alimentaire, les « cueilleurs » ayant un taux de renouvellement plus rapide que les « paiseurs » (Sæther & Gordon 1994). De façon plus générale, la position des espèces sur ce gradient est fortement corrélée au temps de génération⁸ (Gaillard et al. 2005).

Finalement, une fois prises en compte ces composantes allométrique et temporelle, il subsiste d'autres sources de variation des stratégies d'histoire de vie. Chez les mammifères, Gaillard et al. (1989) ont mis en avant un troisième axe qui correspond à un gradient d'allocation de l'effort de reproduction dans le temps. Les stratégies extrêmes de ce gradient sont les semelpares d'un côté, et les itéropares de l'autre. Cet axe semble refléter le degré d'investissement parental dans chaque occasion de reproduction, les espèces itéropares investissant plus d'énergie dans chaque jeune produit que les espèces semelpares (Pontier et al. 1993). Plus récemment, Bielby et al. (2007) ont mis en évidence un autre axe chez les mammifères, explicité par un compromis entre le nombre et la taille des nouveau-nés.

Il est donc maintenant reconnu qu'un organisme ne peut pas développer n'importe quelle stratégie biodémographique, mais qu'elle doit être ajustée à sa taille et à des contraintes liées à son habitat. Cet ajustement le long des axes décrits ci-dessus se fait sous forme de compromis : une espèce qui se reproduit vite et beaucoup par exemple ne pourra survivre longtemps ; une espèce qui vit longtemps à l'inverse devra attendre pour se reproduire et avoir une fécondité limitée.

⁷ De l'anglais « lifestyle » : description du mode de vie caractéristique de l'espèce. Cette définition fait référence principalement au régime alimentaire, la stratégie d'accouplement, et aux caractéristiques de l'habitat d'une espèce (Gaillard et al. 2016)

⁸ Temps entre deux générations défini par l'âge moyen des mères à la naissance des petits.

2.1.3 : Une histoire de compromis

Sous-jacente à la théorie des stratégies d'histoire de vie est ancrée celle des compromis : c'est parce que les organismes doivent faire des compromis dans l'allocation de l'énergie dont ils disposent à l'ensemble des fonctions biologiques qu'ils doivent assurer, que les THV montrent les co-variations qui structurent les stratégies d'histoire de vie.

L'idée essentielle de cette théorie des compromis est que les différents traits biologiques sont interdépendants du fait que tout organisme dispose d'un temps et d'une quantité d'énergie limités pour vivre et se reproduire (Cody 1966, Williams 1966). Une augmentation du temps ou de l'énergie consacrée à une fonction ne peut se faire qu'aux dépens d'autres fonctions. Afin de maximiser sa valeur sélective, chaque organisme doit donc opérer le partage idéal des ressources en temps et en énergie entre les besoins de croissance, de maintenance et de reproduction, de sorte que des co-variations négatives entre les THV sont attendues (Stearns 1992).

Les compromis entre les THV proviennent particulièrement du fait que la reproduction nécessite une quantité importante d'énergie (Williams 1966). Les dépenses liées à la reproduction vont de l'énergie déployée pour la formation et la maturation des gamètes jusqu'aux soins prodigués aux jeunes, en passant par les dépenses liées aux comportements de cour, à l'accouplement et à la production de jeunes (Wootton 1985). La reproduction entraîne forcément des coûts énergétiques, mais ceux-ci n'impacteront pas forcément la valeur sélective (i.e. diminution de la valeur reproductive résiduelle⁹) car ils peuvent être compensés par divers mécanismes (Tuomi et al. 1983, Clutton-Brock et al. 1989, Woodroffe & Macdonald 1995, Jönsson 1997). De plus, les dépenses liées aux différentes phases de la reproduction ne représentent pas le même investissement, et sont donc susceptibles d'engendrer des coûts plus ou moins marqués.

Chez les ovipares ectothermes (e.g. reptiles et poissons) par exemple, les soins parentaux sont limités (mais voir Huang 2006 chez le lézard et Sparkes et al. 2008 chez l'épinoche *Gasterosteus* sp.), et c'est la production d'œufs (nombre, taille et masse) qui est la plus susceptible d'entraîner un coût en terme de croissance, reproduction et survie (Doughty & Shine 1997, Bonnet et al. 2002, Cox & Calsbeek 2010, Bleu et al. 2013, Laidlaw et al. 2014). Chez les ovipares homéothermes (oiseaux), les soins parentaux sont intenses car les parents doivent fournir l'environnement thermique adéquat aux petits (Danchin et al. 2005). Chez ces espèces, en plus de la production des œufs, l'incubation et l'élevage des jeunes sont susceptibles d'entraîner un coût sur la valeur reproductive résiduelle (Golet et al. 1998,

⁹ Valeur reproductive future espérée en fonction de de l'âge et de la condition de l'individu

Visser & Lessells 2001, Hanssen et al. 2003, Arnold et al. 2012, Pardo et al. 2014). Enfin, chez les mammifères, les soins parentaux sont encore plus importants avec l'allaitement des jeunes, et chez ces espèces, la production de jeunes (nombre, poids à la naissance) et la durée de la lactation sont susceptibles d'engendrer des coûts (Clutton-Brock et al. 1983, Boyd et al. 1995, Huber et al. 1999, Koivula et al. 2003, Descamps et al. 2009, Thompson et al. 2012). Il apparaît donc crucial de différencier les dépenses associées aux différentes phases de la reproduction pour avoir une vision claire des compromis engendrés (Beauplet et al. 2006, Townsend & Anderson 2007, Arnold et al. 2012, Pardo et al. 2014).

Bien que cette théorie des compromis ait quasiment été érigée en paradigme, de nombreuses études empiriques n'ont pas trouvé les covariations négatives attendues entre reproduction et autres THV (Mouette tridactyle *Rissa tridactyla* : Cam et al. 1998, Mésange nonnette *Poecile palustris* : Tomasz & Rowiński 2006, Ecureuil du Columbia *Spermophilus columbianus* : Broussard et al. 2008, Mouflon des Rocheuses : Festa-Bianchet 1989). Ces résultats inattendus peuvent être inhérents à l'étude en elle-même, qui a pu se focaliser sur une phase reproductive qui n'était pas la plus à même d'engendrer des coûts. Mais ils peuvent également être expliqués par le fait que les THV, bien que structurés selon des axes bien définis, connaissent malgré tous des variations non négligeables. Ces variations sont liées à de très nombreux facteurs, comme les conditions environnementales locales (densité de population, climat, etc...) ou les caractéristiques des individus.

2.2. Variation et covariation des traits d'histoire de vie

2.2.1 : Variation de l'acquisition des ressources et allocation

Les études sur les coûts de la reproduction ont mis en lumière des résultats contrastés chez les homéothermes (voir Hamel et al. 2010b pour une revue). En effet, certaines ont mis en exergue les co-variations négatives entre THV qui sont attendues lorsque des coûts s'expriment (Mouette tridactyle : Golet et al. 1998, Eider *Somateria mollissima* : Hanssen et al. 2003, Campagnol *Clethrionomys glareolus* : Koivula et al. 2003, Cerf élaphe : Moyes et al. 2006, Phoque de wedell *Leptonychotes weddellii* : Chambert et al. 2013), alors que d'autres n'ont trouvé aucune relation, voire des co-variations positives (i.e. l'inverse du coût, soit un avantage Mouette tridactyle : Cam et al. 1998, Canard Aix sponsa : Kennamer et al. 2016, Otarie à fourrure *Arctocephalus tropicalis* : Beauplet et al. 2006, Renne *Rangifer tarandus* : Weladji et al. 2008). En se basant sur ces observations inattendues, Van Noordjwick & De

Jong (1986) ont proposé un modèle afin de comprendre pourquoi on pouvait observer une corrélation positive entre THV alors que l'on s'attendrait à trouver un compromis (corrélation négative).

Comme nous l'avons vu précédemment, chaque être vivant est unique. Ainsi, dans une population donnée, certains individus sont « meilleurs » que d'autres (voir Wilson & Nussey 2010). Cela peut-être dû à la génétique ou à l'épigénétique, les individus de meilleure qualité pouvant par exemple avoir un métabolisme plus efficace, une taille optimale, un système immunitaire plus fort. Cela peut être dû aux conditions environnementales qui ont sévi au cours de l'année de leur naissance, avec des individus nés une bonne année qui gardent l'avantage en croissance par exemple toute leur vie (effets cohorte, Albon et al. 1992). Et cela peut aussi être dû au fait qu'ils bénéficient d'un micro-habitat de meilleure qualité que les autres. Il résulte de ces différences individuelles une hétérogénéité de la quantité d'énergie disponible pour les besoins vitaux de chaque individu. Au sein d'une population, on peut donc observer toute une gamme de variation dans l'acquisition des ressources par les différents individus, et donc dans la disponibilité énergétique dont ils bénéficient. Notons cette quantité d'énergie disponible A , et la quantité d'énergie investie dans la reproduction et la survie R et S respectivement. De manière simplifiée, la formule $A=R+S$ représente l'idée basique des compromis d'allocation d'énergie. Et la co-variation entre R et S détermine le signe de la corrélation entre les mesures de R et S .

La Figure 4, issue de Van Noordwijk & De Jong (1986) montre une représentation graphique de ce modèle énergétique. La variation dans l'acquisition des ressources est représentée par les droites $a=1$, $a=2$, et $a=3$ avec 3 niveaux différents de ressources disponibles qui peuvent être allouées, selon la formule $A=R+S$, à la reproduction en cours ou bien à la survie. Les droites b , représentent trois stratégies de répartition de l'énergie entre la reproduction et la survie, soit de manière égale (pente de la droite $b=0,5$), soit en faveur de la reproduction ($b=0,25$), soit en faveur de la survie ($b=0,75$) (Figure 4a). Si l'on considère une population dans laquelle la variation d'acquisition des ressources est largement supérieure à la variation des stratégies de répartition de l'énergie, nous observerons donc une corrélation positive entre R et S (Figure 4b), avec les individus ayant accès à plus de ressources pouvant à la fois plus se reproduire et mieux survivre que les autres. A l'inverse, si la variation d'acquisition des ressources est inférieure à la variation des stratégies de répartition de l'énergie, nous observerons bien une corrélation négative entre ces traits, signe d'un compromis (Figure 4c).

Ces travaux montrent comment l'hétérogénéité individuelle dans la capacité d'acquisition des ressources peut masquer les compromis entre THV à l'échelle d'une

population, bien qu'ils s'expriment au niveau individuel, et que les conditions environnementales jouent un rôle majeur dans l'expression de ces coûts.

Ce modèle fournit un cadre de travail sur les compromis simple et intuitif, et reste une référence pour la compréhension des stratégies d'histoire de vie (Metcalf 2016). Mais il a connu récemment des apports précieux qui l'affinent : la prise en compte de la variance des THV étudiés (Hamel et al. 2010) (voir § suivant), et de la dépendance entre allocation et disponibilité (Descamps et al. 2016). Ces derniers ont mis en avant le fait que l'hypothèse d'une indépendance entre les ressources totales acquises et l'allocation à la reproduction, qui est la clef du modèle de Van Noordwijk & De Jong, est fortement contredite par les observations empiriques. Par exemple, chez de nombreuses espèces, les individus peuvent ne pas se reproduire les mauvaises années pour optimiser leur survie. L'allocation d'énergie à la reproduction devient alors nulle. Chez les « capital breeders » (Jönsson 1997, voir paragraphe 2.3.2) en environnement saisonnier par exemple, l'allocation à la reproduction augmente à un taux plus lent que l'acquisition totale en ressources, de sorte que l'énergie absolue allouée à la reproduction et à la maintenance augmente. En se basant sur des simulations, Descamps et al. (2016), sans remettre en cause le modèle de Van Noordwijk & De Jong, montrent que le fait de l'affiner en prenant en compte la non-indépendance entre allocation et disponibilité joue un rôle dans la capacité de détection des compromis.

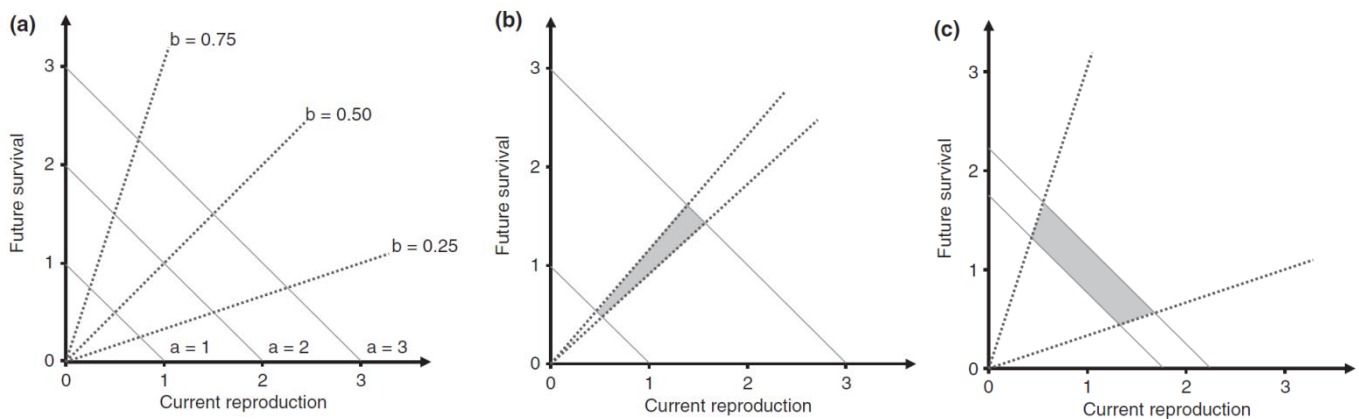


Figure 4 : Illustration du modèle de Van Noordwijk et De Jong 1986 pour expliquer les corrélations positives et négatives observées entre différents traits d'histoire de vie selon la variabilité d'acquisition des ressources et leur allocation. (a) La variation dans l'acquisition des ressources est représentée par les droites *a*, alors que les droites "*b*" représente différentes tactiques d'allocation de ces ressources entre deux traits d'histoire de vie, ici la reproduction en cours et la survie future. (b) La variation dans l'acquisition des ressources est élevée alors que la variation dans les tactiques d'allocation de ces ressources est faible. Au niveau de la population, on observe une corrélation positive entre ces deux traits. (c) A l'inverse, la variation dans l'acquisition des ressources est faible alors que la variation des tactiques d'allocation des ressources est forte. Dans ce cas, on observe une corrélation négative à l'échelle de la population.

2.2.2 : Variabilité des traits d'histoire de vie

L'autre notion importante qui n'est pas incluse dans le modèle de Van Noordwijk & De Jong est la variance des THV. Hamel et al. (2010) ont remédié à cette lacune, et ont mis en avant que la détection et l'intensité du coût engendré par la reproduction dépendent directement de la variabilité du trait d'histoire de vie et de l'espèce étudiés. En effet, selon la stratégie biodémographique adoptée par une espèce, tous les traits démographiques n'ont pas la même variabilité.

Biologiquement, la variance observée est contrainte par le phénomène de canalisation environnementale (Stearns et al. 1995, Gaillard et al. 2003b). Grâce au développement de modèles démographiques matriciels, permettant de prendre en compte la structure (notamment en sexe et âge) d'une population, il est possible d'estimer l'impact d'une modification de la survie ou de la reproduction sur le taux de croissance de la population¹⁰ (λ) grâce à des analyses de sensibilité¹¹ ou d'élasticité¹² (Caswell 2000). Ces modèles ont permis de mettre en avant que λ n'a pas la même sensibilité aux différents paramètres démographiques (Caswell 1978) : une variation donnée d'un paramètre démographique n'entraînera pas la même réponse de λ , que la même variation d'un autre paramètre. Selon l'hypothèse de la canalisation environnementale, afin de minimiser l'impact de la stochasticité environnementale sur le fonctionnement démographique des population, les paramètres démographiques avec la plus grande sensibilité doivent subir de fortes pressions de sélection pour être tamponnées contre les variations environnementales, et sont attendus avoir la plus faible variabilité (Pfister 1998, Gaillard & Yoccoz 2003). La théorie des stratégies biodémographiques prédit que les espèces avec une stratégie « rapide » seront plus sensibles aux variations associées à la reproduction, alors que les espèces à stratégie « lente » seront plus sensibles aux variations associées à la survie adulte (Oli & Dobson 2003, Gaillard et al. 2005).

En reportant cette variabilité des traits sur le modèle de Van Noordwijk et De Jong, Hamel et al. (2010) ont montré que plus un trait est variable, plus la chance de détecter un coût sur ce trait est grande. Chez les espèces « rapides », comme les rongeurs, il sera plus

¹⁰ Le taux de croissance d'une population correspond à la variation de la population au cours d'une période de temps (en général le pas de temps est égal à la durée entre 2 occasions de reproduction)

¹¹ Une analyse de sensibilité permet de quantifier, de manière absolue, les effets d'une perturbation des valeurs d'un paramètre démographique (survie ou fécondité à un âge donné) sur l'estimation du taux d'accroissement asymptotique de la population λ

¹² L'élasticité correspond à la sensibilité relative. Cette notion est particulièrement utile car la survie (compris entre 0 et 1) et la fécondité ne sont généralement pas du même ordre de grandeur.

facile de détecter un coût de la reproduction sur la survie que sur la reproduction future, et vice versa chez les grands mammifères.

Cette notion de canalisation implique aussi que les sources de variations environnementales auront un impact plus important sur les paramètres démographiques non-canalises que sur les paramètres canalisés. Une étude récente (Sæther et al. 2013) a mis en avant que la position le long du gradient lent-rapide a une influence sur la dynamique des populations, avec les espèces « rapides » plus sensibles aux perturbations environnementales que les espèces « lentes ».

2.2.3 : Sources de variation des traits démographiques

Une population est composée d'un ensemble d'individus différents confrontés à un environnement fluctuant. Deux catégories de facteurs peuvent expliquer les variations de THV entre individus : les facteurs intrinsèques, qui sont propres à l'individu, comme le sexe, l'âge ou la qualité individuelle, et les facteurs extrinsèques, ou environnementaux, qui peuvent varier dans le temps et l'espace, comme les variables météorologiques, la densité de population ou la composition de l'habitat.

2.2.3.1 : Facteurs individuels

Sexe

Dans de nombreuses espèces, les traits déterminant le succès de reproduction, et donc la valeur sélective ne sont pas les mêmes pour les mâles et les femelles, de sorte que les deux sexes d'une même espèce adoptent des stratégies d'histoire de vie différentes.

Chez les organismes sexués, il existe déjà une différence dans la taille et le nombre de gamètes produits par chaque sexe (i.e. anisogamie). En règle générale, les mâles produisent un grand nombre de petits gamètes peu coûteux en énergie (i.e. les spermatozoïdes). Les femelles en revanche sont limitées par le rythme de production de leurs gamètes, plus gros et plus coûteux à produire (comme par exemple chez les reptiles, les oiseaux, les poissons et les mammifères), et donc limités en nombre (Parker et al. 1972). Il en résulte qu'un mâle peut potentiellement féconder un nombre illimité de femelles (Williams 1966), et que la sélection favorisera chez les mâles les caractères facilitant l'accès aux femelles, alors qu'elle

favorisera les femelles produisant le plus de gamètes. Lorsque des soins parentaux sont prodigués aux jeunes, ils peuvent être assurés par les femelles, par les mâles ou par les deux sexes (Clutton-Brock 1991). Lorsque les deux sexes n'ont pas les mêmes dépenses reproductives, là encore ce sont des caractères différents qui seront sélectionnés entre mâles et femelles.

Dans de très nombreuses espèces, ce sont les femelles qui assurent seules l'élevage des jeunes, et les mâles sont polygynes. Chez ces espèces, les mâles qui ont le meilleur succès reproducteur sont ceux qui ont développé des caractères leur facilitant l'accès aux femelles, soit par compétition avec les autres mâles, soit par le choix des femelles. Ces espèces ont souvent développé un dimorphisme sexuel prononcé de taille et d'ornements, du fait de la sélection sexuelle (Darwin 1871).

Chez ces espèces polygynes cette pression de sélection a conduit à l'apparition de stratégies spécifiques au sexe. Pour faire face à la compétition intra-sexe pour l'accès aux femelles, les mâles ont mis en place une stratégie d'acquisition et d'allocation des ressources énergétiques qui favorise une croissance corporelle rapide afin d'atteindre rapidement une taille compétitive, ainsi que le développement des attributs sexuels secondaires¹³, qui leur donnent un avantage à la fois dans la compétition et par rapport au choix des femelles. Cette stratégie pour maximiser la compétitivité pour l'accès aux femelles entraîne souvent une survie plus faible et une longévité moindre chez les mâles que chez les femelles (Clutton-Brock et al. 1982, Jorgenson et al. 1997, Modafferi & Becker 1997, Lemaître & Gaillard 2012). À l'inverse, chez ces espèces, les femelles privilégient les conditions favorables à leur survie, et à leur succès dans l'élevage des jeunes (Trivers 1972, Hedrick & Temeles 1989, Shine 1989).

Même si la polygynie est de mise chez la plupart des animaux, il faut toutefois noter que la polyandrie existe, chez plusieurs espèces d'oiseaux notamment. Le schéma inverse s'observe alors, avec des femelles plus grandes que les mâles et exhibant des couleurs attractives (Clutton-Brock 2009). On s'attend donc aussi à une stratégie d'acquisition et d'allocation différente selon le sexe chez ces espèces.

¹³ Les caractères sexuels secondaires sont les traits qui distinguent les individus des deux sexes d'une même espèce, à la différence des caractères sexuels primaires qui sont les organes sexuels. Les caractères sexuels secondaires ne participent donc pas directement au système reproducteur. Sous l'effet de la sélection sexuelle, ces caractères qui confèrent un avantage aux porteurs peuvent devenir très développés. Ces attributs peuvent être attractifs pour les partenaires sexuels (exemple de la queue du paon *Pavo cristatus*) ou permettre de s'imposer face aux rivaux de même sexe (exemple des bois des cervidés, notamment le mégalocéros *Megaloceros giganteus* dont les bois pouvaient atteindre 3,65 mètres).

Age

Les caractéristiques d'un individu varient au cours du temps avec son âge, qui est, chez la plupart des espèces animales, le premier facteur de variation dans l'acquisition des ressources et leur allocation (Pianka & Parker 1975, Stearns 1992, Forslund & Pärt 1995). Après une période de croissance exclusive, la première modification du patron d'allocation des ressources apparaît lors du premier événement de reproduction (Kunkele & Kenagy 1997). Les femelles primipares (se reproduisant pour la première fois) subissent un coût supérieur de la reproduction que les femelles multipares (femelles qui se sont déjà reproduites ; Huber et al. 1999, Cam & Monnat 2000, Olsson & Van der Jeugd 2002, Barbraud & Weimerskirch 2005). Mais cette diminution du coût de la reproduction avec l'âge n'a pas lieu uniquement après le premier événement de reproduction. En effet, on constate souvent une amélioration des performances reproductrices avec l'âge (Curio 1983, Forslund & Pärt 1995). Cette amélioration des performance peut-être liée à trois mécanismes : la *sélection* (Service 2000, Nussey et al. 2006), l'acquisition d'expérience ou « hypothèse de la *contrainte* » (McNamara & Houston 1996), et l'optimisation de l'effort reproducteur ou « hypothèse de la *restriction* » (Williams 1966, Pianka & Parker 1975). Bien que ces trois hypothèses ne soient pas mutuellement exclusives (Forslund & Pärt 1995), leurs prédictions au niveau individuel divergent. L'hypothèse de la *sélection* se place au niveau populationnel, et stipule que l'amélioration des individus au sein d'une population avec l'âge est le reflet de la perte des individus de plus faible qualité au fil du temps (Curio 1983, Vaupel & Yashin 1985, Service 2000, Nussey et al. 2006). Cette amélioration n'est donc pas forcément vraie au niveau individuel. L'hypothèse de la *contrainte* propose que l'individu profite de ses expériences précédentes, avec une amélioration de ses aptitudes reproductrices et des fonctions physiologiques qui y sont associées (Curio 1983). Enfin, l'hypothèse de la *restriction* de l'effort reproducteur est basée sur la variabilité temporelle de l'effort reproducteur d'un individu. Chez les jeunes individus d'espèces itéropares, l'espérance de vie est importante, et pour ne pas risquer un coût en termes de survie, les jeunes investiront peu dans la reproduction pour maximiser le nombre d'occasions de se reproduire. A mesure que leur valeur reproductive résiduelle va diminuer avec l'âge (i.e. espérance de futures occasions de reproduction), les individus sont attendus augmenter leur effort reproducteur afin de maximiser le succès reproducteur présent et ainsi subir des coûts lié à la reproduction plus importants (Williams 1966, Gadgil & Bossert 1970, Pianka & Parker 1975). La théorie de la *restriction* peut conduire chez les animaux en fin de vie à un investissement terminal (Clutton-Brock 1984). Lorsque la probabilité de survie pour un animal est faible, et que la valeur reproductive résiduelle est proche de zéro, les animaux sont attendus investir toutes leurs ressources disponibles dans une dernière tentative de reproduction (Clutton-Brock 1984). Bien que cette théorie soit en accord avec l'évolution des

stratégies d'histoire de vie, très peu d'études empiriques sur la variation des THV avec l'âge l'ont validée (McNamara et al. 2009, Froy et al. 2013).

A l'inverse, une diminution de la survie et des performances reproductives est souvent observée chez les vieux individus (Monaghan et al. 2008, Nussey et al. 2013). Ce phénomène de sénescence (Williams 1957, Comfort 1979) est défini comme une accumulation inévitable et irréversible de dommages avec l'âge qui amène à une détérioration physique de l'animal, avec perte de la fonction reproductrice et mortalité accrue (Monaghan et al. 2008). Nous n'allons pas rentrer dans les détails physiologiques expliquant le phénomène de sénescence, mais plusieurs mécanismes ont été identifiés comme acteur de cette détérioration des fonctions biologiques avec l'âge (Ricklefs 2008), et de très nombreuses études empiriques l'ont mise en évidence tant sur la survie que sur la reproduction (Nussey et al. 2013).

Condition et qualité individuelle

Comme nous venons de le voir, le sexe et l'âge affectent les THV des individus de manière homogène, mais d'autres facteurs entraînent des différences entre les individus. L'hétérogénéité interindividuelle est un aspect central de l'écologie évolutive, car elle joue un rôle majeur dans le fonctionnement biodémographique des populations ((Vaupel et al. 1979, Tuljapurkar 2013). Elle implique que, au sein d'une population, certains individus ont une meilleure valeur sélective que d'autres, en montrant de meilleures capacités à survivre et se reproduire. Cette hétérogénéité peut être liée à des facteurs génétiques (Foerster et al. 2003, Hunt et al. 2004), physiologiques (voir notion de condition dans le paragraphe suivant), aux conditions rencontrées l'année de naissance (Lindström 1999, Metcalfe & Monaghan 2001, Lummaa & Clutton-Brock 2002, Descamps et al. 2008), à des effets maternels (Mousseau & Fox 1998, McAdam et al. 2002), à l'habitat (LaMontagne et al. 2013) ou à la personnalité (Boon et al. 2008).

En écologie, l'hétérogénéité interindividuelle a été principalement appréhendée à travers deux notions liées entre elles : la condition et la qualité. La condition des individus est une notion qui se rapporte à l'état de l'individu à un temps donné, comme par exemple la taille des individus, l'état de leur système immunitaire ou de leur réserves énergétiques (McNamara & Houston 1996). Les ressources dont l'individu dispose, ou l'effort reproducteur alloué précédemment peuvent par exemple affecter sa condition. La condition réfère à un état phénotypique et donc mesurable. La qualité est plus complexe à appréhender car elle réfère à une notion abstraite et souvent peu définie. Dans une revue sur cette notion de qualité, Wilson et Nussey (2010) ont proposé la définition suivante : « un

axe d'hétérogénéité entre les individus qui est positivement corrélé à la valeur sélective ». Bien que très large, cette définition résume le fait que la qualité réfère à des caractéristiques individuelles phénotypiques ou génétiques qui ont une incidence sur la valeur sélective de l'individu. La condition d'un individu peut donc être liée à sa qualité. Même si les variables déterminant la qualité d'un individu sont difficilement accessibles aux études de terrain, il est nécessaire de prendre en compte la composante individuelle dans toute étude démographique, car elle a une influence directe sur les variations des THV (McNamara & Houston 1996) comme la survie (Fox et al. 2006, Péron et al. 2010, Kennamer et al. 2016), la reproduction (Weladji et al. 2008, Hamel et al. 2009b), ou des caractéristiques comportementales comme la dispersion (Clobert et al. 2009). Du fait de son influence sur les covariations des THV, elle peut masquer les compromis théoriquement attendus, et en conséquence remettre en cause des théories de la biologie évolutive. Cependant, l'hétérogénéité dans la qualité individuelle est difficilement mesurable, et beaucoup d'études ont utilisé des indices de condition comme proxy de cette qualité (Moyes et al. 2009), bien que la condition ne reflète pas forcément la qualité (Gaillard et al. 2000a, Cam et al. 2002). Les récents développements d'outils statistiques permettent maintenant de prendre en compte une hétérogénéité latente entre individus, sans besoin de mesures (modèles mixtes : Hedeker & Gibbons 1994 ; modèle de mélange : Pledger et al. 2003, Hamel et al. 2016), et sont donc extrêmement précieux pour l'étude des covariations entre THV.

L'hétérogénéité individuelle a un impact plus ou moins fort sur les THV en fonction des conditions environnementales dans lesquelles vit la population. Dans un environnement optimal, où les ressources sont non limitantes, tout le monde a accès à suffisamment de ressources et même les individus de mauvaise qualité 'tirent leur épingle du jeu'. L'expression de l'hétérogénéité individuelle est donc gommée (Figure 4b). En revanche dans les environnements pauvres en ressource, l'hétérogénéité s'exprime pleinement (Figure 4c; Lomnicki 1978, Leung & Forbes 1997). Il est donc nécessaire, en plus de cette hétérogénéité individuelle, de prendre en compte les facteurs environnementaux pour comprendre l'évolution des stratégies biodémographiques.

2.2.3.2 : Facteurs environnementaux

Variabilité temporelle

Une population est formée par l'ensemble des individus qui la composent : jeunes, vieux, inexpérimentés, expérimentés, dominants, dominés, en bonne santé, malades. Tous

ces individus interagissent entre eux, mais aussi avec leur environnement : les ressources disponibles, la prédation, les maladies, les espèces sympatriques..., et cet environnement fluctue au cours du temps sous l'action de divers mécanismes, dont les principaux sont la densité de population et les facteurs climatiques.

Un environnement comprend une quantité de ressources limitée, à partager entre les individus de la population, mais aussi avec les autres espèces présentes. Plus les individus se reproduisent, plus la taille de la population va augmenter, et plus la quantité de ressources disponibles pour un individu va diminuer jusqu'à impacter la condition et les performances des individus, selon le phénomène de densité-dépendance. En se basant sur 1780 séries temporelles de mammifères, d'oiseaux, de poissons et d'insectes, Silbly et al. (2005) ont mis en avant que le taux de croissance de la population dépendait de la taille de la population. Lorsque la densité est faible, le taux de croissance de la population est élevé (Courchamp et al. 1999, Stephens & Sutherland 1999), puis rapidement, il décroît avec l'augmentation de l'effectif de la population pour arriver à un plateau. Bien que l'effet général sur la croissance des populations soit le même, l'effet de la densité sur les paramètres démographiques peut varier d'une espèce à l'autre. Chez les poissons, par exemple, l'augmentation de densité est principalement accompagnée d'une augmentation de la mortalité juvénile, puis d'une diminution de la croissance corporelle et de la reproduction chez les adultes (Lorenzen & Enberg 2002). Chez les rongeurs, les effets sont principalement sur le stade adulte avec une diminution de la croissance corporelle, une augmentation de l'âge à la maturité sexuelle, une diminution de la fécondité et de la survie adulte (Ostfeld & Canham 1995, Leirs et al. 1997).

La disponibilité en ressources dépend également fortement du climat, qui est connu pour jouer un rôle déterminant dans la dynamique des écosystèmes (Stenseth et al. 2002). Le climat a des effets directs sur les animaux (thermorégulation, adaptations comportementales...), mais aussi des effets indirects de par son influence sur la productivité végétale, et donc la disponibilité en ressources pour les herbivores. L'influence du climat sur les populations animales est variable en fonction du site et de l'espèce. Par exemple, chez les rongeurs herbivores en milieu aride, les précipitations ont un impact positif sur la reproduction (Lima et al. 2001), et la survie (Leirs et al. 1997, Bergallo & Magnusson 1999). Dans ces régions, la pluie est bénéfique à la productivité végétale (Jaksic et al. 1997), ce qui influence la masse corporelle (Lima et al. 1997), et donc le potentiel reproducteur. Dans les milieux tempérés froids, comme la Norvège, ce sont les conditions hivernales qui vont impacter le plus fortement la démographie de ces mêmes espèces. Les températures froides et les couches de neige épaisses ont un impact négatif sur la survie (Korslund & Steen 2006). La couverture neigeuse limite l'accès à la végétation, ce qui, combiné avec les faibles températures qui entraînent des déperditions thermiques induisant une perte de masse

(Aars & Ims 2002), conduit à une mortalité accrue. De la même manière, chez le saumon du Pacifique, la température de la surface de l'eau a des effets opposés selon la latitude (Mueter et al. 2002). Les saumons au nord sont exposés au phénomène de descente des eaux (« downwelling »), alors qu'au sud, ils sont exposés à la remontée des eaux (« upwelling »). Au sud, l'augmentation de température est associée à un ralentissement de la remontée des eaux, qui entraîne une diminution de production primaire et secondaire, c'est-à-dire une diminution de la disponibilité alimentaire pour le saumon (Gargett et al. 2001). En parallèle, cette augmentation des températures au sud favorise les prédateurs de saumon tel que le merlu. A l'inverse, au nord, l'augmentation des températures est associée à une augmentation des proies du saumon et est donc bénéfique à l'espèce.

Ces exemples montrent deux points essentiels : la variabilité des ressources a une influence capitale sur les paramètres démographiques, et les facteurs déterminant cette variabilité sont propres aux populations dans leur environnement.

Variabilité spatiale

De la même façon que les ressources varient dans le temps, elles varient aussi dans l'espace. L'environnement d'une population est composé d'une multitude de patchs de ressources hétérogènes. La relation entre les performances individuelles et l'utilisation de l'habitat a toujours suscité un vif intérêt en écologie (Hutchinson 1957, Fretwell & Lucas 1970, Pulliam 1988). Dans cet environnement hétérogène, l'utilisation des différentes ressources par les individus n'est pas proportionnelle à leur disponibilité : les individus sélectionnent leur habitat. La sélection de l'habitat est définie comme un processus hiérarchique de réponses comportementales opérant à différentes échelles spatiales (Senft et al. 1987, Hall et al. 1997). Bien qu'elles constituent un continuum d'un point de vue biologique, Johnson (Johnson 1980) a défini quatre échelles spatiales distinctes afin d'étudier le processus de sélection d'habitat. La première échelle de sélection comprend le choix d'une aire de distribution des individus d'une espèce au sein du biome terrestre. La seconde échelle, dite « échelle du paysage », consiste à sélectionner un domaine vital¹⁴ au sein de l'aire de distribution de l'espèce. La troisième échelle dite « échelle du domaine vital » consiste à sélectionner des parcelles d'habitats parmi ceux disponibles au sein du domaine vital. Enfin la quatrième échelle dite « échelle du patch alimentaire » consiste à sélectionner des patchs alimentaires parmi les différents disponibles au sein du domaine

¹⁴Le domaine vital est l'aire où un animal vit ordinairement et qui suffit à répondre à ses besoins primaires de la journée, la saison ou l'année (Burt 1943)(Burt 1943)

vital. Par exemple, à une échelle spatiale large (aire de distribution), plusieurs travaux se sont penchés sur les facteurs déterminant la présence ou l'absence d'une espèce sur une zone donnée (Hirzel et al. 2001, Segurado & Araujo 2004). A l'opposé, à l'échelle très fine du patch alimentaire, les études se sont intéressées aux variations individuelles de gain d'énergie en fonction de la quantité, de la qualité, ou encore du taux d'ingestion de la nourriture (Stephens & Krebs 1986, Owen-Smith et al. 2010). Gaillard et al. (2010) ont mis en avant que les relations entre l'habitat et la performance des animaux sont dépendantes de l'échelle spatiale et temporelle à laquelle on se place : pour étudier les facteurs affectant les performances individuelles, il est nécessaire de travailler au niveau du domaine vital des individus.

La théorie de la distribution libre et idéale prédit que les individus devraient se répartir sur les patches de ressources de telle sorte qu'un équilibre serait atteint où tous les individus d'une population auront la même valeur sélective (Fretwell & Lucas 1970). Cette théorie repose sur l'hypothèse que les individus sont omniscients à propos de la qualité et de la disponibilité des ressources, qu'ils sont de même capacité compétitrices et libres de leur mouvement, sans coût, dans leur environnement. Malgré sa valeur heuristique, cette théorie a montré ses limites dans la pratique. De manière intuitive, deux premières objections s'opposent à cette théorie : les animaux ne sont pas omniscients (Abrahams 1986), et le déplacement a un coût énergétique (Revilla & Wiegand 2008, Burgess et al. 2012). En plus de cela, comme nous avons vu au paragraphe « 2.2.3.1 Facteurs individuels : Condition et qualité individuelle », la variabilité interindividuelle est une composante dominante du monde animale, et tous les individus ne sont donc pas égaux face à la compétition (Parker & Sutherland 1986). Dans le cas d'espèces territoriales, la distribution des ressources n'est plus libre, mais despotique, avec les individus les plus forts monopolisant les ressources de meilleure qualité, et forçant les compétiteurs moins bons à se contenter de ressources moins favorables (Fretwell & Lucas 1970). De même, chez les espèces vivant en groupe avec une hiérarchie sociale, les individus de rang élevé ont un accès privilégié aux ressources par rapport aux dominés (Hemelrijk 2000, Whiteman & Cote 2004).

D'autres facteurs encore peuvent limiter la liberté de mouvements des animaux dans le paysage. Les barrières physiques du paysage, comme les rivières ou la topographie (Benhamou & Cornélis 2010), ou la présence de prédateurs qui instaurent un « paysage de la peur » (Laundré et al. 2001) conduisent à une distribution spatiale non-libre des individus. Pour éviter un prédateur ou le détecter de manière anticipée, une proie peut être contrainte de choisir des parcelles moins favorables au niveau alimentaire mais moins risquées en terme de prédation (Brown 1999). Les activités humaines peuvent aussi engendrer des contraintes fortes sur la distribution spatiale des animaux. La chasse et le dérangement

touristique (Marchand et al. 2014a), les routes, qui occasionnent des collisions et constituent des barrières physiques (Forman & Alexander 1998, Spellerberg 1998) sont autant de facteurs qui limitent les animaux dans leurs mouvements et les obligent à composer avec des parcelles de qualité moindre, ce qui peut impacter leur valeur sélective. Ainsi, de nombreuses contraintes qui pèsent sur les animaux les empêchent de se distribuer de manière libre et idéale. En conséquence, les études montrant une hétérogénéité spatiale de valeur sélective au sein d'une population sont nombreuses. Dans le parc du Serengeti, les lions *Panthera leo* territoriaux habitant près de la confluence de rivières ont un succès reproducteur plus élevé (Mosser et al. 2009). Les confluences sont associées à une zone d'eau libre, mais aussi à un paysage arboré (couvert) qui permet une forte probabilité de capture de proies. De la même manière, chez le wallaby *Macropus rufogriseus*, la qualité de l'habitat a un effet sur le succès de reproduction (Higginbottom 2000) : les femelles dominantes, ayant accès à une végétation de meilleure qualité élèvent plus vite leur petit. Il apparaît donc important dans toute étude de stratégies biodémographiques de prendre en compte la variabilité spatiale des ressources, tout en tenant compte de la distribution spatiale et de la structure sociale des espèces étudiées.

2.3 : Les grands herbivores de montagne

2.3.1 : Une stratégie « lente »

Les grands herbivores ont adopté une stratégie « lente » (Gaillard et al. 2016). En effet, ce sont des espèces longévives et itéropares. Par exemple, chez le mouflon canadien la longévité maximum observée est de 19 ans (Bérubé et al. 1999), chez la chèvre des rocheuse 18 ans (Côté & Festa-Bianchet 2003) et chez le bouquetin 20 ans (Toïgo et al. 2007). Les femelles se reproduisent généralement plus de 5 fois au cours de leur vie, et quelques individus peuvent même se reproduire jusqu'à 15 fois (Gaillard et al. 2000b). L'entrée en reproduction commence souvent à partir de 2 ans (exceptionnellement à partir de 1 an (McCullough 1997), mais elle peut être reportée jusqu'à 4 ans dans les populations vivant dans des conditions environnementales limitantes (Gaillard et al. 2000b, Toïgo et al. 2002, Martin & Festa-Bianchet 2011). Ces espèces sont souvent monotoques (i.e. ne produise qu'un seul petit par occasion de reproduction), même si certaines espèces peuvent être polytoques, et produire en moyenne 2 petits par occasion de reproduction voire 3 de façon marginale (chevreuil, cerf à queue blanche, saïga). Il en résulte donc un temps de génération supérieur à 4 ans, et un renouvellement des adultes lent (Millar & Zammuto 1983).

Comme chez les mammifères en général, les populations de grands herbivores sont fortement structurées en âge (Gaillard et al. 2000b, Coulson et al. 2004). La survie et le succès reproducteur suivent habituellement un patron semblable d'une espèce à l'autre (Figure 5). La survie est plus faible chez les jeunes individus qui ont une forte allocation d'énergie à la croissance, maximale chez les adultes, puis décroît avec l'âge, généralement à partir de 8 ans, suivant un phénomène de sénescence (Loison et al. 1999a, Toïgo et al. 2007). Chez les femelles, le succès reproducteur augmente en général avec l'âge conformément aux théories développées dans le paragraphe « 2.2.3.1 : Facteurs individuels : Age » pour atteindre un plateau (Côté & Festa-Bianchet 2001, Crampe et al. 2006). Chez les vieux individus, la plupart des études trouvent que le succès de reproduction diminue (Bérubé et al. 1999, Ericsson et al. 2001, Weladji et al. 2002), mais certaines ont au contraire trouvé une augmentation de l'effort reproducteur en fin de vie, suggérant un investissement terminal même si un coût sur la survie n'a pas été clairement démontré (Ericsson 2001, Weladji et al. 2010, Martin & Festa-Bianchet 2011). Globalement, l'effet de l'âge sur la performance des individus est bien décrit par des modèles de trois ou quatre classes d'âge incluant les jeunes, les adultes et les vieilles femelles (Crampe et al. 2006, Morin et al. 2016) ou par un modèle quadratique, qui permet une amélioration et une diminution progressive du succès reproducteur selon l'âge (Weladji et al. 2002, Gaillard et al. 2004).

Les grands herbivores ont développé des tactiques de reproduction conservatrices. Les individus maximisent leur survie propre, plutôt que leur reproduction ou la survie de leur jeune car pour ces espèces itéropares, vivre plus longtemps, et donc avoir plus d'occasions de reproduction, est le meilleur moyen de maximiser la valeur sélective (Clutton-Brock 1988, Newton 1989). Le taux de croissance de la population étant plus sensible aux variations de survie adulte, l'évolution a conduit à la canalisation de cette variable, qui varie peu en fonction des conditions environnementales (Gaillard et al. 2003b). En revanche, les paramètres reproductifs tels que la fécondité ou la survie juvénile présentent une forte variabilité chez ces espèces (Gaillard et al. 1998, 2000; Figure 5). Il en résulte que, la survie adulte étant élevée et peu variable, ce sont la fécondité et la survie juvénile qui sont responsables de la majeure partie des variations d'effectif chez les grands herbivores (Gaillard et al. 1998). Il est donc primordial d'étudier les mécanismes affectant ces paramètres pour mieux comprendre la dynamique de population des ongulés.

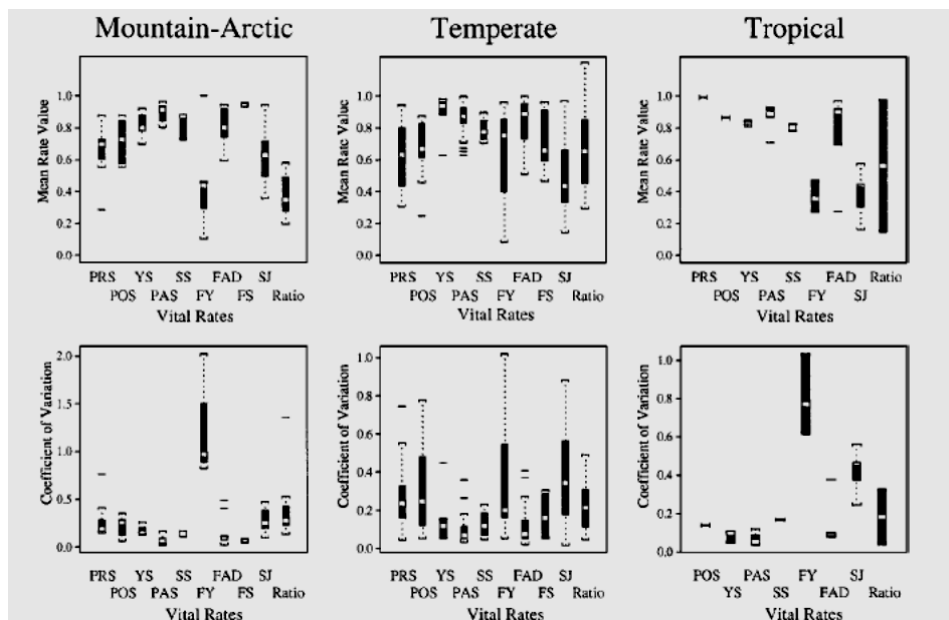


Figure 5 : Issu de Gaillard et al. 2000b. Variation temporelle des composants de la valeur sélective chez les grands herbivores. Chaque graphique présente la moyenne annuelle des estimations, et le coefficient de variation correspondant pour un type d'écosystème (« Mountain-Arctic » pour les écosystèmes de montagne et arctique, « Temperate » pour les écosystèmes tempérés, et « Tropical » pour écosystèmes tropicaux). Les rectangles noirs pleins représentent les quartiles de 25% à 75%, les crochets 1,5 fois cette variabilité, le carré blanc la médiane et les barres horizontales représentent les « outliers » (différents de la moyenne des estimations). Il faut noter que l'échelle du coefficient de variation pour les écosystèmes de montagne est deux fois supérieure aux autres types. PRS : survie juvénile avant sevrage, POS : survie juvénile après sevrage, YS : survie de 1 à 2 ans, PAS : survie annuel des adultes, SS : survie annuelle des vieilles femelles, FY : fécondité des jeunes femelles, FAD : fécondité des adultes, FS : fécondité des vieilles femelles, SJ : survie juvénile, Ratio : ratio du sexe des descendants femelles/mâles.

Malgré une grande diversité de taille et d'habitats, les espèces de grands herbivores montrent une forte similitude de réaction à la densité (Bonenfant et al. 2009a), et suivent le modèle de densité-dépendance proposé par Eberhardt (2002) pour les vertébrés longévifs.

Ce modèle est basé sur l'observation empirique des modifications successives des paramètres démographiques en lien avec l'augmentation de la densité. Chez les grands herbivores, c'est la survie juvénile qui répond en premier lieu à une augmentation de densité (en diminuant), suivie d'un décalage de l'âge de première reproduction, qui se retarde de une ou deux années, puis des paramètres liés à la reproduction des adultes, avec une baisse de la fécondité, et enfin dans les cas de très fortes densités, de la survie adulte qui finit par diminuer également.

2.3.2 : Un environnement saisonnier

La plupart des espèces de grands herbivores occupent des environnements saisonniers (Gaillard et al. 1998, 2000b), caractérisés par des variations environnementales prévisibles d'une année sur l'autre. Ces environnements voient l'alternance d'une période avec croissance végétale durant la saison favorable (printemps-été), et d'une période sans croissance végétale du fait des températures froides, de l'ensoleillement limité et de la couverture neigeuse en montagne (automne-hiver). Pour les grands herbivores, les conséquences de ce cycle sont une période avec une forte disponibilité alimentaire, suivie d'une période limitante durant laquelle l'accès à la nourriture et les conditions climatiques ne permettent pas d'avoir un bilan énergétique positif. Ces variations annuelles de disponibilité alimentaire imposent aux herbivores d'ajuster leur stratégie d'histoire de vie en fonction des ressources et donc des saisons (Moen et al. 2006). Les variations environnementales saisonnières sont à la fois prévisibles avec la succession de saisons intra-annuelles, et imprévisibles avec une variabilité interannuelle liée aux conditions météorologiques locales de chaque année, mais aussi aux fluctuations climatiques qui sévissent à large échelle.

Les grands herbivores se sont adaptés à ces variations saisonnières en étant capables de passer l'hiver en s'alimentant très peu grâce aux réserves accumulées pendant la belle saison, et en synchronisant les naissances au pic de productivité végétale.

La synchronisation des naissances permet de faire coïncider les forts besoins énergétiques liés au dernier tiers de la gestation et à la lactation (Gittleman & Thompson 1988) avec le pic de disponibilité annuel en ressources alimentaires (Bowyer 1991, Rachlow & Bowyer 1991, Bowyer et al. 1998). Dans les cas où la période de disponibilité alimentaire est trop restreinte, le comportement de migration latitudinale ou altitudinale permet de prolonger et maximiser les apports en ressources de bonne qualité (Albon & Langvatn 1992, Mysterud et al. 2001a). Mais les ressources alimentaires disponibles durant la période favorable ne servent pas uniquement pour la reproduction en cours. Elles sont utilisées pour

la croissance (Suttie & Webster 1995, Pettoirelli et al. 2007), ainsi que pour l'accumulation de réserves qui permettront à la fois de survivre à l'hiver (Leader-Williams & Ricketts 1982), et de mener à bien la reproduction suivante.

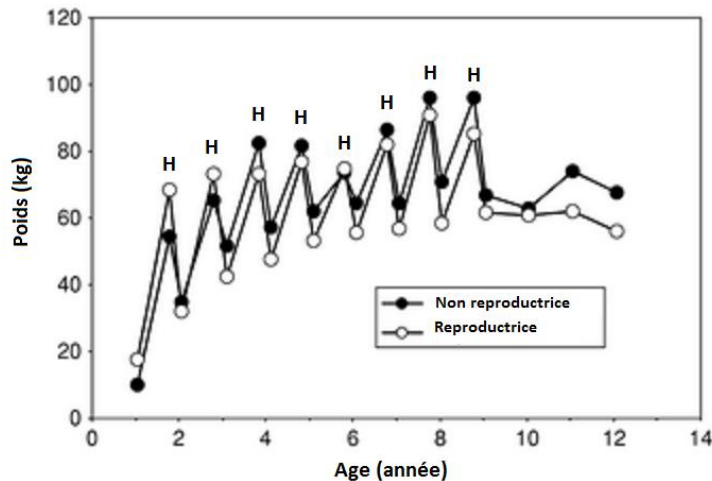


Figure 6 : Variation saisonnière du poids chez le renne d'Alaska d'après (Finstad & Prichard 2000). H indique le poids à l'entrée de l'hiver (Décembre-Janvier), les autres points étant le poids au début de l'été (Mai-Juillet).

En effet, les femelles d'un grand nombre d'espèces de grands herbivores (ainsi que d'autres taxons) vivant en milieu saisonnier, comptent sur les réserves accumulées durant le printemps et l'été pour assurer la reproduction suivante qui se déroule pendant l'hiver (Leader-Williams & Ricketts 1982, Stephens et al. 2009). Ces espèces sont décrites comme des 'capital breeder', comptant sur leur capital de réserves pour se reproduire (Jönsson 1997). Chez le caribou *Rangifer tarandus* par exemple, les naissances se font au début du printemps, près d'un mois avant l'arrivée de la nouvelle végétation (Finstad & Prichard 2000), et les femelles utilisent exclusivement leurs réserves corporelles pour mener à bien la gestation et le début de la lactation. Cette tactique amplifie encore les variations saisonnières de poids qui sont extrêmement marquées chez cette espèce (voir Figure 6). A l'inverse chez les espèces dites 'income breeder', les femelles utilisent en direct l'énergie acquise durant la période de reproduction (Jönsson 1997, Stephens et al. 2009), comme c'est le cas du chevreuil par exemple (Andersen et al. 1998).

Comme le renne, la plupart des espèces habitant les régions arctiques et alpines tendent à être des 'capital breeders', comptant principalement sur les réserves corporelles pour faire face aux dépenses liées à l'effort reproducteur. Pour ces espèces, les conditions météorologiques qui influencent la productivité végétale sont particulièrement déterminantes (Figure 7).

2.3.3 : Effort reproducteur

Les ongulés appartiennent à la classe des mammifères, dont la caractéristique principale est l'allaitement des jeunes. Chez les mammifères, le dernier tiers de la gestation et surtout la lactation sont connus pour imposer des coûts énergétiques très élevés (Oftedal 1985, Gittleman & Thompson 1988).

Les dépenses énergétiques allouées à la reproduction s'accumulent à mesure que le cycle reproducteur progresse de la conception au sevrage, mais leur valeur absolue augmente aussi d'étape en étape : la lactation est plus coûteuse que la gestation et la gestation est elle-même plus coûteuse que la conception (Gittleman & Thompson 1988). Chez les grands herbivores notamment, les besoins énergétiques des femelles peuvent augmenter jusqu'à 150% durant le pic de lactation (Oftedal 1985). En conséquence, une femelle mettant bas mais dont le jeune ne survit pas à la phase néonatale (~1 mois après la naissance) pendant laquelle le jeune est très vulnérable et connaît de forts risques de mortalité (Portier et al. 1998), aura des dépenses énergétiques liées à la reproduction bien moindres qu'une femelle allaitant son jeune jusqu'au sevrage. On s'attend donc à ce que les coûts liés à la reproduction augmentent avec les phases successives du cycle reproducteur. Dans une revue sur les études ayant investigué les coûts de la reproduction chez les ongulés et les rongeurs, Hamel et al. (2010) trouvent que la proportion des études mettant en évidence des coûts de la gestation sur la valeur sélective est la même que pour les coûts de l'allaitement pour les ongulés, et est supérieure pour les rongeurs. L'hétérogénéité individuelle peut expliquer ce résultat inattendu, avec une augmentation de la proportion de femelles de meilleure qualité que la moyenne au fur et à mesure que le cycle reproductif progresse. En effet, les femelles de mauvaise qualité ont plus de risques de perdre leur jeune en fin de gestation ou début de lactation que les femelles de bonne qualité, qui ont plus de chances d'élever leur jeune jusqu'au sevrage. La qualité moyenne des femelles reproductrices doit donc être supérieure au sevrage qu'à la conception, rendant les coûts de la lactation plus difficiles à détecter (Vaupel & Yashin 1985). Une autre explication non antagoniste serait que la gestation est plus énergivore que ce qui a été envisagé jusque-là dans les milieux tempérés. En effet, elle survient à un moment où les ressources sont limitées, contrairement à la lactation qui se superpose à la période où la végétation est pléthorique, et il se peut que l'allocation d'énergie à la gestation soit forte relativement à la disponibilité des ressources. Enfin, ces résultats pourraient également être liés à des biais d'échantillonnage engendrant une sous-estimation des coûts liés à la lactation et une surestimation des coûts liés à la gestation, du fait de l'impossibilité de distinguer les femelles ayant mis bas mais dont le jeune est mort très tôt après la naissance des femelles n'ayant pas conçu.

Ces études montrent qu'il est indispensable d'avoir un suivi fin du succès reproducteur des femelles en séparant les différentes phases du cycle reproducteur. La lactation peut même être divisée en deux phases, car les dépenses énergétiques liés à l'allaitement sont dégressives durant la période post-natale avec une diminution des tétées durant le deuxième mois de vie (Ruckstuhl & Ingold 1994). Ce changement est compensé par une augmentation progressive d'herbe dans le régime alimentaire du jeune jusqu'au sevrage complet. Le processus de lactation peut donc être divisé en lactation exclusive, puis lactation non-exclusive, moins coûteuse en énergie (Figure 7).

Chez les grands herbivores de montagne, qui sont des 'capital breeder', la lactation a lieu à une période où les femelles doivent, en plus de subvenir aux besoins de leur jeune, accumuler suffisamment de réserves à la fois pour pouvoir survivre à l'hiver suivant et assurer la reproduction suivante (Pelletier et al. 2007). La reproduction en cours est donc censée impacter la reproduction suivante et la survie. Cependant, comme nous l'avons vu précédemment, chez les ongulés, la pression évolutive sur la survie adulte a été tellement forte que l'on s'attend à ce que l'énergie disponible soit allouée en priorité à cette fonction via l'accumulation de réserves. En conséquence, on s'attend chez ces espèces à ce que le coût de la reproduction en cours s'exprime principalement sur la reproduction suivante, et qu'un coût sur la survie ne s'exprime que lorsque les conditions environnementales sont extrêmement limitantes (Hamel et al. 2010).

Plusieurs études ont ainsi reporté un coût de la lactation sur la masse corporelle (coût à court terme Sand 1998 chez l'élan *Alces alces*, Guinness et al. 1978, Clutton-Brock et al. 1983 chez le cerf élaphe; Festa-Bianchet et al. 1998 chez le mouflon des Rocheuses). Mais peu d'études ont distingué les coûts de la gestation et de la lactation à moyen terme (i.e. coût en termes de valeur sélective), et leur résultat divergent. Certaines ont mis en évidence, comme attendu, un coût de la lactation sur la reproduction, mais pas sur la survie (Morano et al. 2013), alors que d'autres n'ont trouvé aucun coût (Sand 1998), et d'autres encore ont trouvé des corrélations positives entre THV (Weladji et al. 2008). Comme évoqué au paragraphe 2.2.1, ces résultats contrastés peuvent être expliqués, chez les grands herbivores aussi, par l'hétérogénéité interindividuelle qui biaise les corrélations entre THV (Reznick 1985, Van Noordwijk & De Jong 1986, Hamel et al. 2010,).

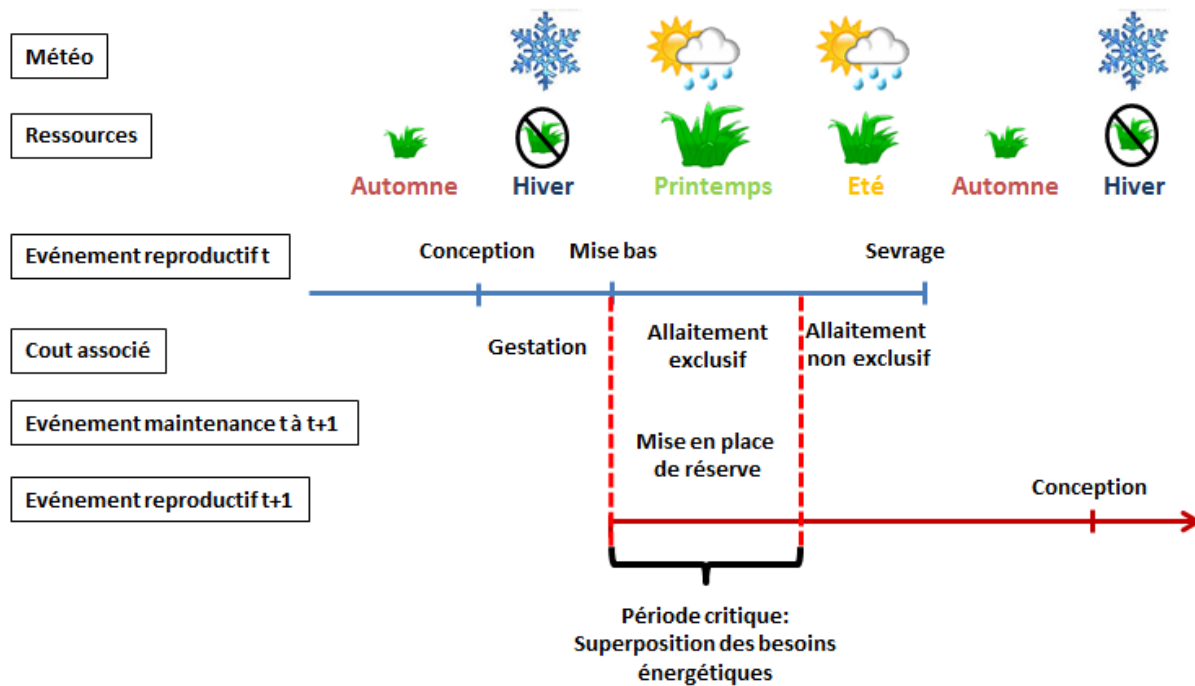


Figure 7 : Cycle de vie des grands herbivores et 'cycle des ressources' en milieu de montagne. La croissance et les différentes étapes de la reproduction sont calquées sur la phénologie de la végétation afin de faire coïncider le pic de demande énergétique avec le pic de disponibilité alimentaire au printemps. Les individus utilisent les ressources disponibles durant le pic de productivité végétale (printemps) pour constituer des réserves qui seront utilisées pour la survie hivernale et la gestation. Distinguer les phases d'allaitement exclusif et non-exclusif permet de mettre en lumière le printemps comme période critique chez les 'capital breeders' avec la superposition de besoins énergétiques. Durant la période d'élevage (printemps-été), la disponibilité alimentaire est soumise à une influence météorologique qui peut influencer sur la survie et la reproduction suivante. Les conditions météorologiques hivernales sont déterminantes pour la survie et la reproduction en cours.

2.3.4 : Hétérogénéité interindividuelle

Chez les grands herbivores, le nombre d'études portant sur les coûts de la reproduction ayant trouvé des corrélations positives est un très bon exemple de l'importance de l'hétérogénéité individuelle au sein de ces espèces (e.g. Festa-Bianchet 1989, Festa-Bianchet et al. 1998, Sand 1998, Weladji et al. 2008, Hamel et al. 2009a, 2011). Chez les femelles de cerf élaphe, Moyes et al. (2009) ont testé la corrélation entre 11 mesures de la qualité individuelle et trouvé une corrélation entre la plupart d'entre elles, notamment entre la longévité, le paramètre le plus important pour la valeur sélective des grands herbivores, l'âge de primiparité, et le nombre total de petits produits et élevés jusqu'à 1 an au cours de la vie.

Plusieurs phénomènes plus ou moins mesurables peuvent expliquer l'hétérogénéité interindividuelle chez les grands herbivores. Les effets cohortes, i.e. les effets des conditions environnementales rencontrées en début de vie sont connues pour avoir un effet à long

terme chez ces espèces (Rose et al. 1998, Forchhammer et al. 2001, Gaillard et al. 2003c, Hamel et al. 2009b), ainsi que les effets maternels (Keech et al. 2000, Adams 2005, Holand et al. 2006). Le patrimoine génétique peut aussi entraîner des différences de qualité entre individus (Brambilla et al. 2015), tout comme la qualité du domaine vital (Nilsen et al. 2004, McLoughlin et al. 2006, 2007).

Pour prendre en compte l'hétérogénéité interindividuelle, il est commun d'inclure dans les analyses des mesures de condition qui servent de proxy de la qualité (e.g. Hamel et al. 2008, Morano et al. 2013), comme la masse corporelle, la taille des ornements, et le statut social (Clutton-Brock et al. 1988, Festa-Bianchet et al. 1998), taille des cornes (Toïgo et al. 2013) ; rang social (Côté & Festa-Bianchet 2001, von Holst et al. 2002). Mais ces mesures de condition phénotypique ne sont pas forcément corrélées fortement à la qualité individuelle et la prise en compte maintenant possible, du fait des nouveaux développements statistiques, d'une hétérogénéité latente, i.e. sans besoin de mesure, devrait permettre d'affiner ces études (voir paragraphe 3.2.2 Modèles de mélange).

2.3.5 : Organisation sociale et structure spatiale

Les grands herbivores ne se distribuent pas de manière libre et idéale dans le paysage (Coulson et al. 1999, 1999, Darmon et al. 2007) car ils sont contraints par la topographie (Marchand et al. en révision, Benhamou & Cornélis 2010), par le paysage de la peur (Creel et al. 2005) ou les activités humaines (Frid & Dill 2002, Duparc 2016). La distribution spatiale de ces espèces est en outre modelée par des contraintes sociales. Chez les ongulés, les femelles ont une tendance marquée à la phylopatric (Greenwood 1980) ce qui conduit à l'émergence d'unités sociales matrilineales (Boyce et al. 1999) avec des individus fidèles à leur domaine vital. Les interactions sociales telles que la dominance, ou la territorialité jouent aussi un rôle majeur dans la distribution spatiale des animaux (McLoughlin et al. 2006, 2007).

En conséquence, la variation spatiale des ressources pourrait donc conduire à des différences d'acquisition d'énergie entre individus qui engendrerait des différences en termes de valeur sélective. Peu d'études ont pour l'instant été conduites sur le sujet, mais Pettorelli et al. (2001), Nilsen et al. (2004) et McLoughlin et al. (2007) chez le chevreuil, McLoughlin et al. (2006) chez le cerf et Higginbottom (2000) chez le wallaby ont montré que des différences d'utilisation de l'habitat ou de qualité de domaine vital conduisaient des différences en terme de succès de reproduction.

2.4 : Objectifs et structure de la thèse

Nous avons vu que les populations de grands herbivores font face à de nombreux changements biotiques et abiotiques, particulièrement en milieu de montagne. Ces changements sont susceptibles d'entraîner d'importantes modifications démographiques qui nécessitent d'améliorer nos connaissances sur le fonctionnement démographique de ces espèces pour pouvoir adapter les modes de gestion aux enjeux actuels. C'est dans ce contexte d'acquisition de connaissances à des fins appliquées que travaille l'office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS). Depuis le début des années 1980, plusieurs programmes d'études à long terme ont ainsi été lancés par cet organisme, notamment dans le massif du Bazès (Hautes-Pyrénées) sur l'isard, dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault) sur le mouflon et dans le massif des Bauges (Savoie/Haute-Savoie) sur le chamois. Depuis maintenant plus de 30 ans, l'ensemble de ces sites fait l'objet d'un suivi par capture-marquage-recapture qui fournit des données à l'échelle individuelle.

Cette thèse vise à étudier en détail les mécanismes démographiques de ces populations à travers trois principaux axes : l'hétérogénéité interindividuelle, la variabilité climatique et la structure spatiale. Notre étude présente plusieurs originalités. La première est ce suivi individuel à long terme que nous avons évoqué. La deuxième est l'étude en parallèle de plusieurs espèces chamois/isard et mouflon, dans des sites contrastés, qui permet une approche comparative. La troisième est l'étude simultanée de la survie et de la reproduction afin d'avoir une vision complète des stratégies biodémographiques mises en place par ces espèces. La quatrième est l'utilisation de modèles permettant d'étudier l'hétérogénéité interindividuelle sans utiliser de mesures visant à approximer la qualité des individus. Enfin, la dernière originalité mais non des moindres, et qui représente à elle seule une part très importante du travail présenté ici, est la méthodologie utilisée. Afin de profiter au maximum des données dont nous disposons, nous avons étendu l'utilisation des derniers modèles de Capture-Marquage-Recapture, les modèles multi-événements, en y intégrant du Robust-Design. Toutes ces particularités combinées nous ont permis de faire une étude fine de la reproduction et de la survie des grands herbivores et d'en comprendre les variations et covariations.

Dans la suite de ce travail, nous allons nous intéresser plus particulièrement à l'expression de l'hétérogénéité interindividuelle sur les paramètres démographiques et son effet sur la dynamique des populations. La prise en compte cette hétérogénéité devrait également nous permettre de tester l'existence de coûts associés à la reproduction dans un cadre théorique clair (testant à la fois hétérogénéité et coût). Notre étude est aussi consacrée à l'étude des sources de variation environnementale de la survie et de la

reproduction, axe que nous allons investiguer à travers les effets du climat et de la structure spatiale des populations.

Après avoir posé le cadre méthodologique (Chapitre 3 : Contexte méthodologique), nous étudierons ces différentes problématiques liées aux stratégies d'histoire de vie des espèces à travers 3 articles (Figure 8 : Cadre conceptuel de la thèse).

Le chapitre 4 est consacré à l'étude fine des coûts de la reproduction et de l'hétérogénéité interindividuelle chez l'isard. Grâce à un suivi intense des femelles sur le site du Bazès, nous avons pu distinguer l'effort reproducteur associé aux trois étapes successives que sont la gestation, la lactation exclusive, et la lactation non-exclusive. En s'appuyant sur ces données fines, nous avons pu tester les coûts associés à ces 3 étapes, ainsi que l'expression d'une hétérogénéité individuelle sur la survie adulte, la fécondité, la survie juvénile printanière, et la survie juvénile estivale.

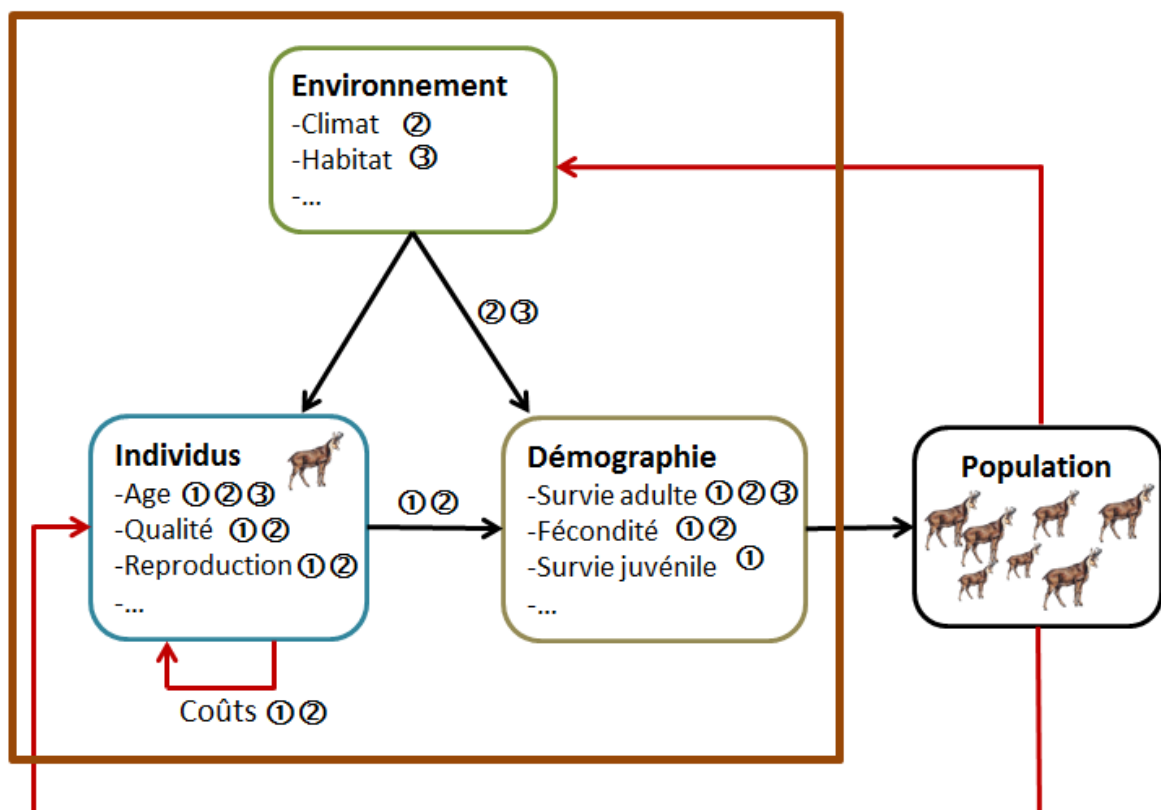


Figure 8 : Cadre conceptuel de la thèse dans le contexte de l'écologie des populations avec les différentes problématiques abordées. Les relations entre les différents niveaux démographiques en interaction avec leur environnement sont représentées avec les flèches noires. Les mécanismes de régulations de cet ensemble sont représentés avec les flèches rouges. Les chiffres entourés indiquent dans quel article la problématique est abordée.

Le chapitre 5 est consacré à l'étude des effets de l'âge, du coût de la reproduction, de l'hétérogénéité interindividuelle et du climat sur les paramètres démographiques de la population de mouflon du Caroux. Nous avons plus particulièrement testé si les individus montraient une hétérogénéité de survie et de fécondité. Une fois cette hétérogénéité prise en compte, nous avons testé s'il existait des coûts de la gestation sur survie et reproduction future. Tout en faisant cela, nous avons aussi étudié l'hypothèse de l'investissement terminal chez cette espèce (Clutton-Brock 1984).

Le chapitre 6 est consacré à l'étude de la structure spatiale sur la survie des chamois dans le massif des Bauges. Sur ce site, de nombreuses études se sont intéressées à la structure génétique (Babad 1997) et sociale (Loison 1995, 1999c, 2008), au régime alimentaire (Redjadj 2010, Bison 2015), à l'utilisation (Darmon 2007) et à la sélection de l'habitat (Antoine Duparc 2016, thèse en cours) chez le chamois. Ce contexte scientifique nous a offert l'opportunité de tester les effets de la structuration spatiale et de la qualité de l'habitat sur la démographie.

Dans chacun de ces 3 chapitres, nous avons testé si la fluctuation des variables climatiques locales au printemps, en l'été, et en hiver (saisons clé pour les grands herbivores en montagne Figure 7), avait un effet sur les paramètres démographiques de ces populations. Enfin, le chapitre 7, est consacré à la synthèse, à la discussion des différents résultats obtenus, et à leur implication pour la gestion des milieux naturels et la recherche future.

Chapitre 3 : Contexte méthodologique



3.1 : Modèles d'étude

La connaissance de la faune sauvage et de ses habitats constitue l'une des principales missions de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. Dans ce contexte, l'ONCFS est gestionnaire de près de 26 espaces protégés aux statuts variés (Figure 9). Sur la plupart de ces sites et sur certains territoires d'études non protégés, comme sur le massif du Bazès, l'ONCFS dirige des programmes d'études à long terme afin d'acquérir une connaissance fine du fonctionnement des populations. C'est grâce à cette démarche et à partir des données de qualité ainsi recueillies que j'ai pu effectuer ma thèse au sein de la Direction de la Recherche et de l'Expertise (DRE). Au cours de cette étude, nous nous sommes intéressés aux populations d'isards du territoire du Bazès, de chamois de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) des Bauges, et de mouflons de la RNCFS du Caroux.

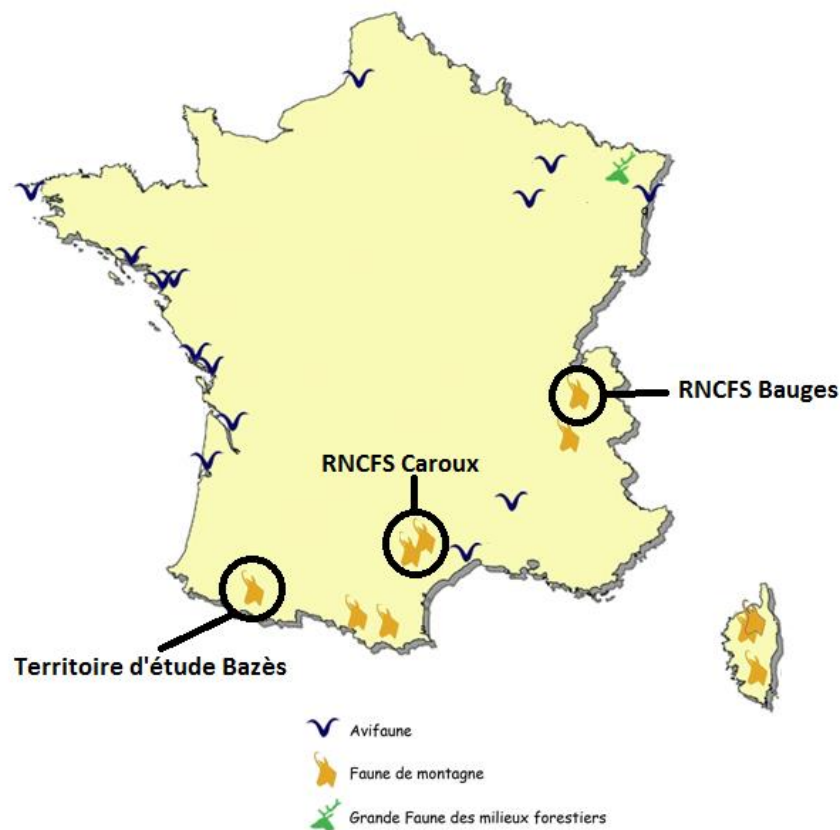


Figure 9 : Carte des différentes réserves gérées et cogérées par l'ONCFS, et le territoire d'étude du Bazès. La faune de montagne comprend les grands herbivores, mais aussi les galliformes de montagne.

3.1.1 : Biologie des espèces

L'isard, le chamois et le mouflon sont des ongulés (i.e. qui possèdent des ongles ou sabots) ruminants (i.e. qui possèdent un pré-estomac composé de plusieurs compartiments, une absence d'incisives sur la mâchoire supérieure et une digestion totalement ou partiellement assurée par une 're-mastication' de l'alimentation après ingestion), caractérisés par la présence de cornes persistantes reposant sur une cheville osseuse. Ils appartiennent à l'ordre des Artiodactyles (nombre pair de doigts), à la famille des Bovidae (ou Cavicornes, qui ont des cornes creuses) et à la sous-famille des Caprinés. Le chamois et l'isard sont du genre *Rupicapra* (littéralement, ce sont des chèvres (« *capra* ») des rochers (« *rupi* »), et les mouflons appartiennent au genre *Ovis*. Nous allons voir dans ce chapitre certains éléments de la biologie de ces trois espèces.

3.1.1.a : Le chamois et l'isard

Au sein du genre *Rupicapra*, il existe depuis des millions d'années (le pléistocène) deux espèces distinctes, aujourd'hui confirmées d'après la structure génétique (Nascetti et al. 1985) : *R. pyreneica*, qui regroupe l'isard des Pyrénées (Figure 10), des Cantabriques et des Abruzzes, isolées de l'autre espèce *R. rupicapra* le chamois des Alpes (Figure 11), qui est associée aux Alpes et aux chaînes de montagne des parties orientales de l'Europe. Ces espèces comprennent une dizaine de sous-espèces associées à différentes zones géographiques (Corlatti et al. 2011).

Ces espèces du genre *Rupicapra* diffèrent peu (Loison 1995). Nous allons donc les présenter ensemble et souligner leurs différences. La morphologie du genre *Rupicapra* présente un léger dimorphisme de taille en faveur du chamois des Alpes sur l'isard, et du mâle sur la femelle (Couturier 1964). Le chamois mesure environ 75-80 cm au garrot alors que l'isard ne mesure que 70 cm. Chez le chamois, le mâle pèse entre 35 et 50 kg alors que la femelle pèse entre 25 et 38 kg. De la même façon chez l'isard, le mâle pèse entre 25-40 kg alors que la femelle pèse entre 20 et 32 kg (Catusse et al. 1996). Les 2 espèces présentent de fortes similitudes au niveau morphologique et sont très adaptées au milieu montagnard. Outre la taille, la principale différence entre ces deux espèces vient de leur pelage d'hiver avec une robe plus contrastée chez l'isard (voir Figure 10 et Figure 11). L'âge des individus peut être établi à partir des anneaux de croissance des cornes qui se forment du fait de l'arrêt de la croissance en hiver (Schröder & Von Elsner-Schak 1985). Le chamois et l'isard sont des ruminants dont l'appareil digestif est de type intermédiaire sur le gradient 'passeur-cueilleur' établi par Hofmann (1989), et est adapté à la consommation d'herbe, de jeunes pousses et de ligneux et semi-ligneux (Hofmann 1989). Ils possèdent un régime alimentaire mixte, mais évitent les fibres tant que cela est possible (Redjadj et al. 2014).



Figure 10 : Isard mâle *Rupicapra pyreneica* en pelage d'hiver (Photo Pierre Menaut)



Figure 11 : Femelle de chamois des Alpes *Rupicapra rupicapra* avec son chevreau en pelage d'hiver (Photo Marc Cornillon)

Chez les deux espèces de *Rupicapra*, les femelles peuvent atteindre la primiparité à 2 ans dans les populations en expansion démographique (Houssin et al. 1993, Loison et al. 2002), et l'accès à la reproduction est décalé à 3 ans dans les populations en densité-dépendance (Loison 1995, Perez-Barberia et al. 1998, Crampe et al. 2006). Le rut débute en novembre et a lieu jusqu'à fin décembre. Chez les 2 espèces, le pic des naissances a généralement lieu fin mai (Loison 1995, Kourkgy et al. 2016). Les femelles adultes mettent bas à un seul petit par occasion de reproduction. Le succès reproducteur des femelles adultes, mesuré par le nombre de jeunes par femelles, est généralement fort (>80%, Houssin et al. 1993, Perez-Barberia et al. 1998, Loison et al. 2002, Chapitre 4). La survie adulte est élevée (>0.95, Loison et al. 2002, Bleu et al. 2015, Chapitre 4) et conduit à une longévité pouvant aller jusqu'à une vingtaine d'années (Rughetti & Festa-Bianchet 2010). Chez les vieux individus, la sénescence a été détectée sur la survie (Loison et al. 1999a) et la reproduction (Morin et al. 2016). La survie juvénile a été trop peu étudiée pour établir un patron clair. Mais chez l'isard, la survie juvénile jusqu'à 1 an semble être très variable (de 18% à 64%) et particulièrement sensible à la rigueur hivernale (Crampe et al. 2002, 2006).

Chez le chamois, l'organisation sociale montre une ségrégation sexuelle marquée avec le regroupement des femelles et des jeunes en « nurseries » (Loison 1995), et des mâles plutôt solitaires. Lors du rut se forment des rassemblements mixtes avec les mâles en quête de femelles en œstrus (Loison et al. 1995). Il n'existe pas d'association préférentielle entre les individus. Cependant, il existe une forte stabilité spatiale des groupes, avec un comportement philopatrique des femelles (Loison et al. 2008), qui semble impliquer l'existence de sous-populations (Loison 1995, Larose 2016).

3.1.1.b : Le mouflon méditerranéen



Figure 12 : Deux brebis de mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp. avec leur agneau dans le massif du Caroux (Photo Pascal Marchand).

Le genre *Ovis* rassemble l'ensemble des ovins sauvages (mouflons) et domestiques (moutons). La taxonomie de ce groupe d'espèces est rendue complexe par l'hybridation entre individus aux nombres de chromosomes différents (Rezaei et al. 2010). A l'heure actuelle, l'état des connaissances permet de distinguer 6 espèces. Les populations sauvages européennes qui nous intéressent ici ont été constituées à partir de



Figure 13 : Mâle mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp. dans le massif du Caroux (Photo Pascal Marchand).

populations de mouflon méditerranéen *Ovis gmelini*. Lors de l'acclimatation, des croisements ont eu lieu entre espèces, sous-espèces et formes de mouflons et de moutons (Marchand 2013). En conséquence, les populations présentes actuellement en Europe sont pour la majorité considérées comme hybrides. Pour les caractériser, Cugnasse (1994) propose d'utiliser les termes de « mouflon

méditerranéen » et « *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp. », permettant à la fois de faire part de l'origine méditerranéenne de l'espèce et de ses croisements entre mouflons et moutons.

Le mouflon méditerranéen est le plus petit des 6 espèces sauvages de mouflons. En Corse, les mâles atteignent une taille au garrot comprise entre 70 et 75 cm pour une longueur d'environ 130-140 cm et un poids d'environ 35 à 50 kg (Corti et al. 1994). Comme les autres mouflons (Leblanc et al. 2001), il présente un dimorphisme sexuel de taille et de cornes important (Ralls 1977) puisque les femelles n'atteignent que 65 cm au garrot, une longueur de 120-130 cm et un poids compris entre 25 et 35 kg (Corti et al. 1994, Figure 13). Les mâles portent des cornes généralement symétriques composées d'un étui corné de kératine qui s'insère sur une cheville osseuse à base triangulaire. Elles s'enroulent en spirale en grandissant, pouvant approcher une longueur d'1 m chez les plus vieux individus. Comme pour le chamois, en milieu saisonnier, leur croissance est fortement ralentie durant la période où les ressources alimentaires sont limitées, ce qui se traduit par la formation d'anneaux de croissance permettant d'estimer l'âge (Geist 1966, Hemming 1969). Les femelles peuvent porter de petites cornes (sur le Caroux en moyenne 10 cm et au maximum 22 cm), mais la présence de cornes chez les femelles n'est pas systématique, et la proportion de femelles cornues varie selon les populations (Dubray 1988, Garel et al. 2007). Les mouflons sont généralement considérés comme « paiseurs », c'est-à-dire qu'ils ont un régime alimentaire riche en fibres issues de graminées et autres plantes herbacées. Mais une revue récente montre qu'ils peuvent aussi intégrer à leur régime des végétaux de plus haute qualité énergétique comme les espèces dicotylédones et arbustives (Marchand et al. 2013), et que le mouflon méditerranéen a plutôt un régime intermédiaire (Redjadj et al. 2014).

Les femelles peuvent se reproduire dès 1 an dans certaines populations comme le Vercors Drômois ou les Bauges (42% des agnelles se reproduisent dans ces 2 populations), mais l'âge de primiparité est plus classiquement de 2 ans, comme c'est le cas chez la plupart des autres espèces d'ongulés (Garel et al. 2005). Cette différence semble être liée au taux d'hybridation avec le mouton, sélectionné dans l'optique d'une reproduction rapide mais aussi aux conditions environnementales rencontrées (Garel et al. 2005). Le rut commence vers la mi-octobre et se termine en décembre (Bon et al. 1993). Après 148 à 159 jours de gestation, donc de fin mars à fin mai selon les populations, les femelles participant à la reproduction donnent naissance à un ou deux agneaux (Garel et al. 2005). Le taux de gemellité, <3 % dans le massif du Caroux-Espinouse, peut varier de 0 à 34 % selon les populations, certainement encore une fois lié au taux d'hybridation avec le mouton et au niveau de ressources disponibles. La proportion de femelles adultes observées suitées varie de 36 à 100% selon les populations (Garel et al. 2005). Peu d'information sur les patrons de survie sont disponibles, mais les analyses menées sur les données du Caroux-Espinouse ont reporté une survie juvénile très élevée (>0.90 Cransac et al. 1997), lorsque la population

n'est que faiblement limitée par ses ressources ainsi qu'une survie adulte élevée (>0.85 Cransac et al. 1997, Dupuis et al. 2002, King & Brooks 2003). Aucune analyse n'a jusqu'à présent permis de regarder le patron de survie et de reproduction chez les vieux individus.

Grégaire, le mouflon vit dans des groupes, instables en taille et en composition, caractérisés par une ségrégation sexuelle forte (Bon et al. 1990, Le Pendu et al. 1995, 1996, 2000). On distingue ainsi le plus souvent des groupes matriarcaux, généralement composés de femelles adultes, des jeunes de l'année et parfois de l'année précédente d'une part, et des groupes de mâles adultes d'autre part. Les jeunes mâles forment des groupes distincts ou s'insèrent dans les groupes de mâles adultes. Cette organisation sociale est modifiée pendant le rut. Les mâles adultes rejoignent alors les groupes matriarcaux en quête de femelles en œstrus, formant des groupes mixtes très instables, au prix de déplacements fréquents entre ces groupes (tending, Bon et al. 1992, Dubois et al. 1996).

3.1.2 : Populations d'étude

3.1.2.a : *L'isard du Bazès*

Le pic de Bazès (42°59'75"N, 0°13'48"O) fait partie du massif du Pibeste-Estibète. Il est situé dans la région Languedoc-Roussillon-Midi-Pyrénées, dans le département des Hautes-Pyrénées (65), près de la limite avec les Pyrénées-Atlantiques (64), au sud-ouest de Lourdes, entre les communes d'Aucun et de Ferrières (Figure 15). Le massif s'étend sur 20.000 hectares, mais la zone d'étude centrée sur le pic du Bazès n'est composée que de 400 hectares avec une altitude variant de 1000 à 1804 mètres (pic du Bazès). Depuis 1984, les précipitations enregistrées à la station d'Arrens Marsous (910m d'altitude, située à moins de 4 km du site d'étude, Figure 15) sont en moyenne de 1150mm d'eau par an. Les températures moyennes sont de 10 ± 1 °C au printemps,

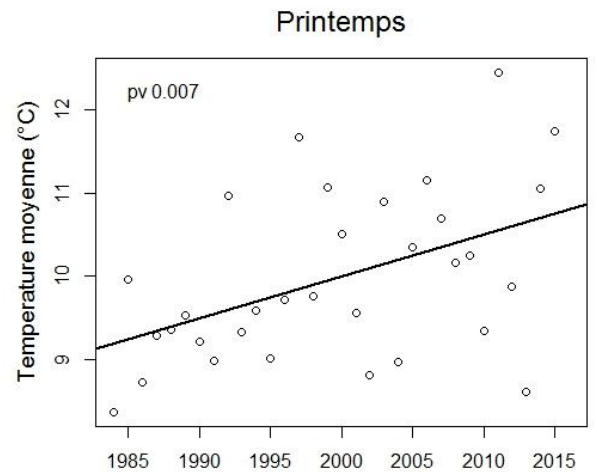


Figure 14 : Evolution des températures au printemps depuis 1984 sur le pic du Bazès

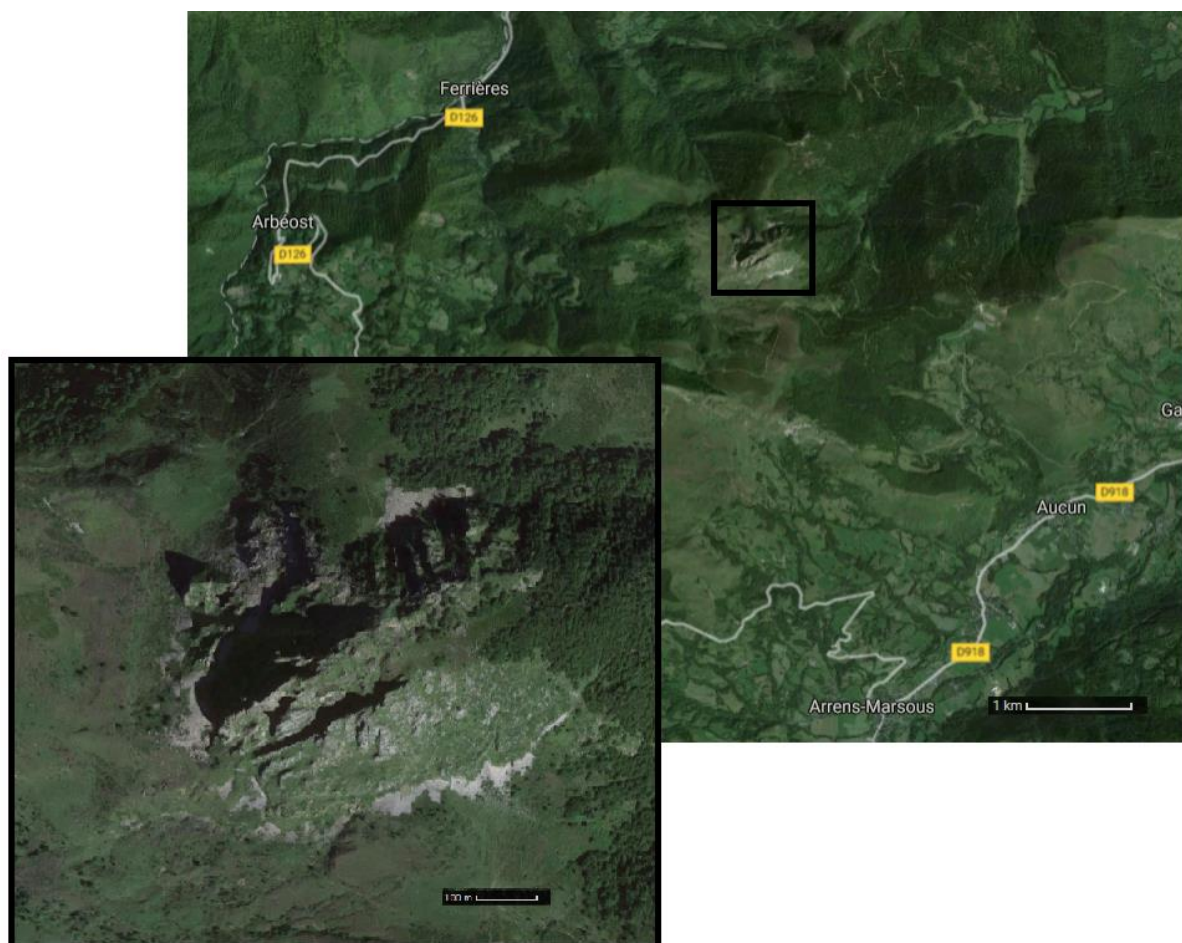


Figure 15 : Localisation du territoire d'étude sur le Pic de Bazès entre Ferrières et Aucun avec un zoom sur le site d'étude dans le cadre noir.

17.1±1.1°C en été et de 3.9±1.6°C en hiver. Depuis 1984, seule la température au printemps a augmenté de manière significative avec 1.6°C d'écart entre 1984 et 2015 (station fermée fin 2015, Figure 14). La végétation locale se compose de 55% de forêts (essentiellement de hêtres *Fagus sylvatica* et de sapins *Abies* sp.) et de 40% de pelouses, dont du gispet *Festuca eskia*.

Suite à la disparition locale de l'isard dans les années 1950, une opération de ré-introduction a été organisée par la Fédération des Chasseurs des Hautes Pyrénées et l'Office National de la Chasse. Pour cette occasion, le Parc National des Pyrénées, situé à une quinzaine de kilomètres, a fourni 40 isards qui ont été lâchés durant les hivers 1984 (n=18) et 1985 (n=22 ; Appolinaire et al. 1992). Dès 1985, un suivi régulier a été organisé sur le site en collaboration étroite avec la Fédération départementale des chasseurs. Depuis 1990, des captures sont organisées sur le territoire à l'aide de pièges à lacet (Bousquet et al. 2007). Tous les isards capturés sont munis de colliers optiques ou émetteurs selon leur sexe et leur âge puis sont relâchés sur place. Ce territoire s'inscrit dans le plan de suivi des populations d'isards et de chamois des réserves de montagne de l'ONCFS.

Le suivi effectué a permis de mettre en évidence une phase de colonisation marquée de la population jusqu'en 2000 (Loison et al. 2002). En 2001, la population a été victime d'une intoxication massive au Lindane avec 61 isards retrouvés morts sur une période de 2 mois (Gibert et al. 2004). Depuis cet accident, la population s'est stabilisée à un effectif autour de 120 individus. Kourkgy et al. (2015) ont récemment étudié comment la date des mises-bas répondait à la variabilité inter-annuelle des dates biologiques de début de l'automne et du printemps. Mais, depuis l'intoxication au lindane, les analyses sur la survie et le succès de reproduction n'ont pas été finalisées. La population évoluant sur un territoire bien délimité et de surface restreinte, et des circuits d'observation étant conduits très régulièrement tout au long de l'année, les isards marqués du Bazès font l'objet d'un suivi extrêmement fin. Un individu marqué est revu un grand nombre de fois chaque année (en moyenne 21 fois), fournissant des données précieuses pour une estimation détaillée des paramètres démographiques, et notamment du succès de reproduction depuis la gestation au sevrage. Ce sont ces données qui ont permis d'estimer la survie juvénile et adulte, le succès de reproduction fin en fonction de l'âge, ainsi que les coûts de la reproduction sur la survie et la reproduction future, en pouvant différencier l'effet des différentes phases de reproduction (gestation, lactation précoce, sevrage). Ces analyses font l'objet du chapitre 4.

3.1.2.b : Le chamois des Bauges

Le massif des Bauges (45°37'58"N, 6°10'12"E) est situé en Rhône-Alpes, entre les départements de la Savoie (73) et de la Haute-Savoie (74), dans le triangle formé par les villes de Chambéry, Albertville et Annecy (Figure 16). Il s'agit d'un massif montagneux calcaire des Préalpes françaises du nord. Les Bauges constituent le plus petit massif des Préalpes avec une couverture de 15.600 hectares. D'une altitude de 250m à 2217m, ce massif de moyenne montagne offre une multitude de milieux avec des falaises rocheuses verticales (principalement calcaires) alternant avec des pentes douces herbeuses se terminant en forêt. Le massif des Bauges présente une grande diversité d'espèces végétales avec plus de 1500 espèces, soit près d'un cinquième de la flore française. Les Hautes-Bauges sont entourées de grandes vallées et surplombées par de grandes pelouses d'altitude. Toutefois, les milieux ouverts ne représentent que 23 % de la surface. Le reste est couvert de ligneux et semi- ligneux. La hêtraie-sapinière (*Fagus sylvatica* et *Abies Alba*) couvre environ 50% de la surface. Bien que l'altitude moyenne reste assez faible (1000 mètres), on distingue plusieurs sommets dépassant les 2000 mètres tels que l'Arcalod (point culminant des Bauges), le Pecloz (2197 m), le Trelod (2181m) ou encore le Mont d'Armenaz (2158m). Le



Figure 16 : Localisation du massif des Bauges et plus précisément du Parc Naturel Régional des Bauges (trait vert) et limites de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (zone rouge). Carte fournie par le PNR des Bauges.

paysage géologique du Parc National des Bauges constitué de grands reliefs calcaires jalonnés de magnifiques synclinaux perchés lui a valu la labellisation « Geopark » en 2011.

Les Bauges font partie des zones les plus arrosées de France. En moyenne 1850 mm d'eau par an, sont enregistrés à la station d'Aillon-le-jeune, soit 1,5 fois plus qu'à Brest. Associées à de faibles températures (moyenne des températures de décembre à mars 1.4 ± 4.1) les précipitations sont à l'origine d'un manteau neigeux qui perdure en moyenne 5 mois (de novembre à mai, Boissier 2005). Sur ce site, les effets du changement climatique sont particulièrement visibles, puisque depuis 1977, la température moyenne au printemps a augmenté de 8,3 à 12°C et en été de 16.6 à 18.8°C (Figure 17).

La RNCFS des Bauges occupe 5205 des 15600 hectares des « Hautes- Bauges » (réserve et proche périphérie), partie intégrante du Parc Naturel Régional (PNR), lui-même étendu sur près de 81000 hectares (Figure 16). Le statut de la réserve (et sa réglementation) ont évolué au cours du temps. D'abord réserve domaniale des eaux et forêt en 1913, elle devient

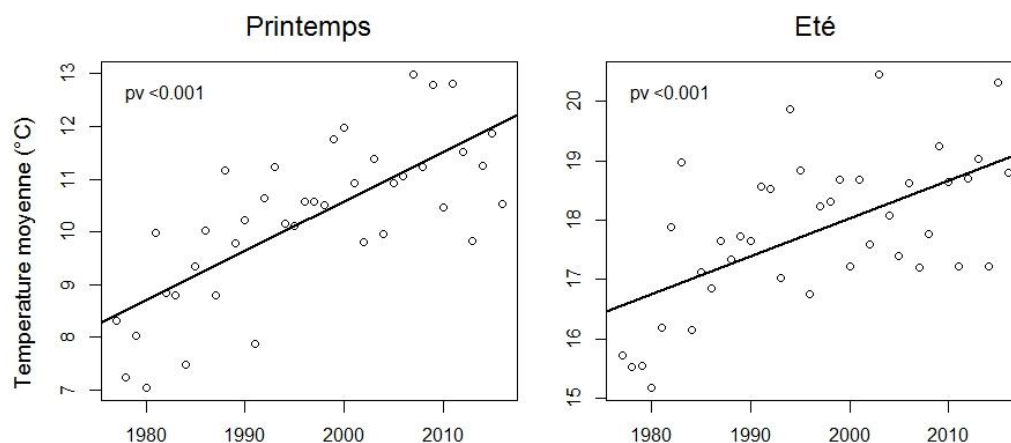


Figure 17 : Evolution des températures au printemps et en été depuis 1977 sur le massif des Bauges

Réserve Nationale de Chasse Approuvée en 1955 dans un but de protection de la population de chamois. Enfin en 1995, elle devient RNCFS et est aujourd'hui co-gérée par les trois établissements publics que sont l'Office National des Forêts (ONF), l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) et le PNR.

Dans cette réserve créée pour protéger et étudier le chamois, un suivi à long terme de la dynamique de population par capture-marquage-recapture a été mis en place à partir de 1985. Dans un premier temps, les captures ont été effectuées à l'aide de cages-pièges, puis à l'aide de filets tombants, en appâtant avec du sel (Jullien et al. 2001). Tous les animaux capturés (n=1281 entre 1985 et 2016) sont équipés de colliers visuels. Ces données ont permis d'étudier finement le fonctionnement bio-démographique de la population. Elles ont apporté une connaissance précise du patron de survie des femelles (Loison 1995, Loison et al. 1999, Bleu et al. 2014, 2015), des variations d'effectifs et de la variabilité des composantes biométriques en fonction de la densité (Garel et al. 2009, 2011), avec pour

conséquence le développement d'indicateurs de changements écologiques (ICE) et leur mise en place comme nouveaux outils de suivi des populations (Michallet et al. 2015). Mais aucune analyse sur le succès de reproduction n'avait encore été finalisée, ce qui a en conséquence fait l'objet de mon travail en début de thèse (voir chapitre 3.2.3).

Depuis 2003, tout en continuant le suivi de la démographie du chamois, les études se sont multipliées sur le site des Bauges, dans l'objectif de comprendre le fonctionnement du système dans sa globalité, en se penchant sur les relations trophiques entre les différentes espèces de grands herbivores vivant en sympatrie sur le site (cerf, chamois, chevreuil, mouflon) et la communauté végétale. Dans cet objectif, des colliers GPS (Global Positioning System) qui permettent un suivi par satellite des déplacements des individus et un relevé du rythme d'activité sont posés depuis 2003. Ces nouvelles études ont fourni des résultats sur le mouvement (Gaudry et al. 2015, Tablado et al. 2016), la sélection de l'habitat (Darmon et al. 2012, Gaudry et al. 2015), ou le régime alimentaire fin (Redjadj et al. 2014, Bison 2015). Mais pour l'instant aucune étude n'avait encore cherché à combiner les données spatiales et démographiques. C'est un manque que nous avons cherché à combler, avec Antoine Duparc, qui a effectué sa thèse en même temps que moi, et a travaillé sur les « Dynamiques spatio-temporelles des ressources alimentaires et des activités humaines et leurs impacts sur la sélection d'habitat d'un grand herbivore de montagne ». En combinant les résultats obtenus sur la sélection de l'habitat et ceux obtenus sur la survie à partir de CMR, nous avons cherché à comprendre si la qualité de l'habitat pouvait être une source de variation de la survie adulte (chapitre 6).

3.1.2.c : Le mouflon du Caroux-Espinouse

Le massif du Caroux-Espinouse (43°37'47''N, 2°57'6''E) est situé en Occitanie, dans le nord-est du département de l'Hérault (34), à proximité du Tarn (81) et de l'Aveyron (12 ; Figure 9). Couvrant une surface d'environ 20 000 ha répartis sur 12 communes du PNR du Haut-Languedoc, il constitue l'extrémité orientale de la Montagne noire, ensemble géologique le plus méridional du Massif central (Baudière 1970). D'une altitude variant de 150 m (vallée de l'Orb) à 1 124 m (sommet de l'Espinouse), il est caractérisé par une alternance de plateaux d'altitude supérieure à 900 m entaillés par de profondes vallées généralement orientées Nord-Sud. Le massif du Caroux-Espinouse est sous l'influence de trois régimes climatiques déterminés par sa position géographique mais aussi par son relief (Thiebaut 1971). Au Nord et à l'Ouest du massif, les influences océaniques et montagnardes prédominent, avec de forts cumuls de précipitations en automne-hiver (cumul annuel moyen = 1279 mm, dont ~60% en automne-hiver). Au sud du massif, l'influence

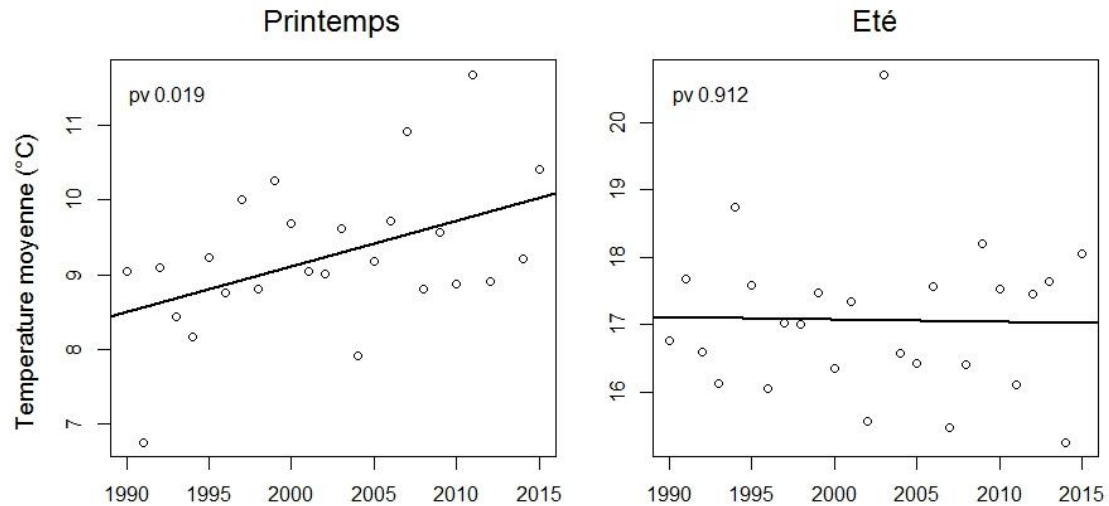


Figure 19 : Evolution des températures au printemps et en été depuis 1990 sur le massif du Caroux-Espinouse

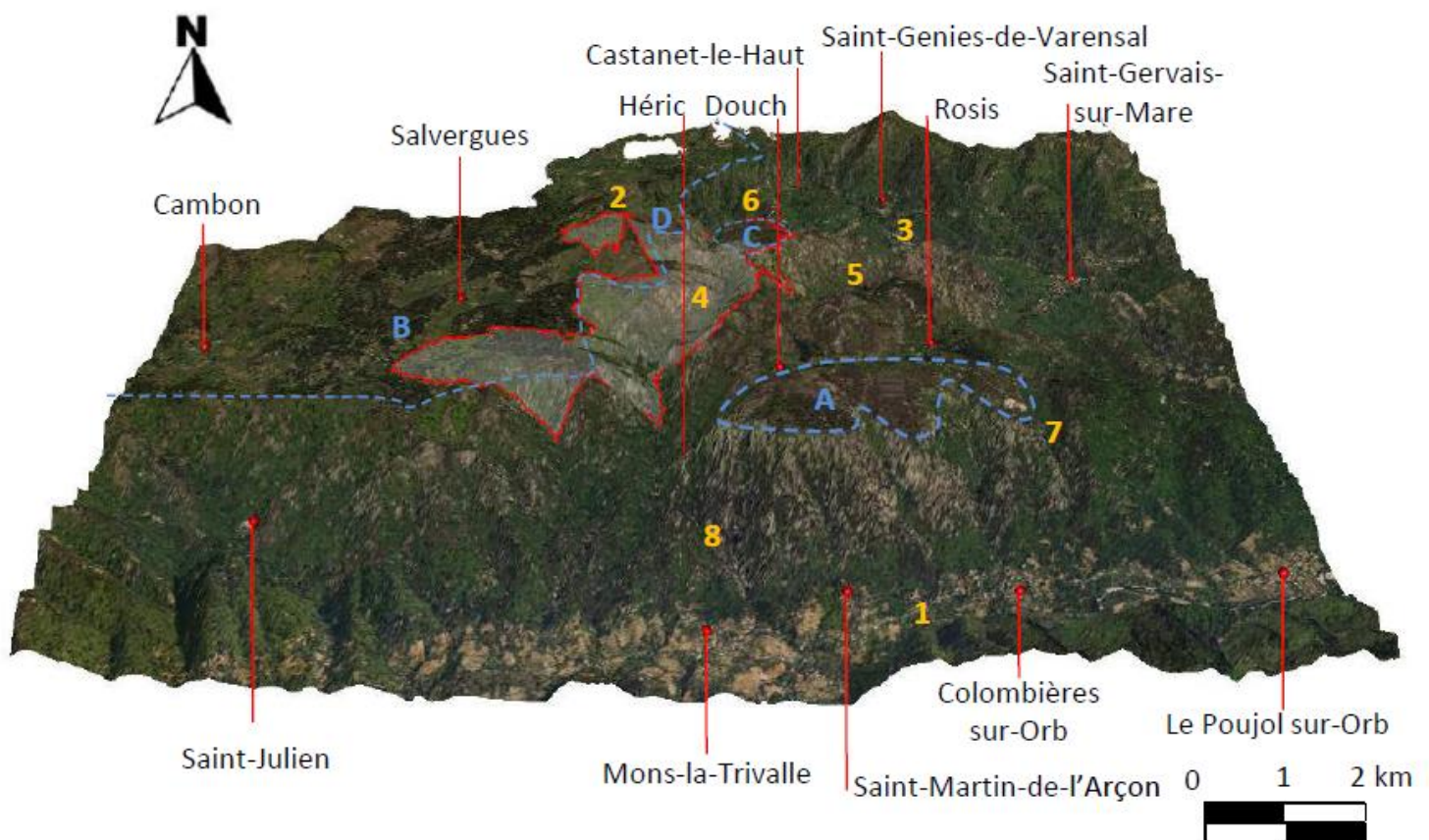


Figure 18 : Orthophotographie du massif Caroux-Espinouse en 3 dimensions. La surface claire au contour rouge correspond à la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage. Les traits pointillés bleus délimitent les plateaux (désignés par des lettres). 1=Vallée de l'Orb, 2=Sommet de l'Espinouse, 3=Vallée de la Mare, 4=Vallée du Vialais, 5=Vallée de Caissenols, 6=Vallée du Pas de la Lauze, 7=Gorges de Colombières, 8=Gorges d'Héric ; A=Plateau du Caroux, B=Plateaux de Cambon et Salvergues, C=Plo des Brus, D=Plo de Flamboyau (Marchand 2013).

méditerranéenne est prépondérante, avec des étés chauds et secs (Baudière 1962, Thiebaut 1971). Les chutes de neige sont généralement peu fréquentes (12 ± 4 jours par an à 900 m), et le couvert neigeux ne se maintient généralement que sur les plateaux les plus élevés (Garel 2006). Depuis 1990, les températures au printemps ont augmenté de 8.5 à 9.8°C alors qu'aucune augmentation n'est visible en été (en moyenne $17.1 \pm 0.9^\circ\text{C}$, Figure 19). Jusqu'à 700 m et en particulier dans les versants Sud, on trouve les espèces caractéristiques de l'étage mésoméditerranéen : le chêne vert *Quercus ilex* et le chêne sessile *Quercus petraea*. Plus haut, ou dans les versants Nord, se développe la végétation typique de l'étage méditerranéen montagnard, caractérisée par le hêtre *Fagus sylvatica*. Sur les plateaux non exploités pour la sylviculture, la végétation est principalement composée de landes à bruyères (*Calluna vulgaris* et *Erica cinerea*) et autres herbacées (Marchand 2013).

La population de mouflons du massif du Caroux-Espinouse a été créée à partir de l'introduction de 19 individus (9 mâles et 10 femelles) entre 1956 et 1960 (Cugnasse & Houssin 1993). Dans le même temps est créée, la Réserve Domaniale Ministérielle du Caroux-Espinouse, centrée sur la vallée du Vialais. Elle deviendra Réserve Nationale de Chasse en 1973, puis Réserve de Chasse et de Faune Sauvage en 1993, et enfin RNCFS en 1999 (Massol 1991). La RNCFS du Caroux-Espinouse, dont la majeure partie est constituée de terrains domaniaux, est aujourd'hui co-gérée par l'Office National des Forêts (ONF), plutôt en charge de l'exploitation forestière, et l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS), en charge des études sur la faune et la flore. C'est dans ce havre de paix de 1 658 ha que sont introduits les premiers individus, dont la descendance va rapidement coloniser les territoires adjacents pour former aujourd'hui la population la plus importante de France (Cugnasse 1997). Depuis 1974, cette population fait l'objet d'un suivi à long terme assuré par l'ONCFS en collaboration avec de nombreux partenaires, notamment les gestionnaires locaux (GIEC-CE, ONF, Fédération Départementale des Chasseurs de l'Hérault). Chaque année, principalement de mai à juillet, des mouflons sont capturés à l'aide de cages-pièges ou d'enclos-pièges et de filets tombants appâtés avec du sel dans la RNCFS et sa proche périphérie (Cugnasse 1982, Dubray 1993).

Grâce aux 2544 mouflons marqués entre 1974 et 2016, et aux nombreuses études qui y sont menées, le Caroux est le territoire français de référence pour l'étude du mouflon (Lang 2004). Les données récoltées sur le site ont permis d'obtenir des résultats sur le comportement spatial et la sélection de l'habitat (Marchand et al. 2014b, 2015a, 2015b, 2015c), sur le comportement de vigilance (Benoist et al. 2013), sur les rythmes d'activité (Bourgoin et al. 2008, 2011), sur la sélection artificielle engendrée par la chasse au trophée (Garel et al. 2007), sur la reproduction (Garel et al. 2005), sur l'organisation sociale (Bon et al. 1993, Cransac et al. 1998), ou sur le comportement alimentaire (Cransac et al. 1997b). Ces études ont permis, comme dans les Bauges, de mettre au point des ICE sur l'espèce qui

sont maintenant utilisés comme outils de suivis des populations pour une gestion adaptée (Michallet et al. 2015).

Malgré toutes les études menées sur la population, les données de CMR n'avaient pas encore été exploitées de manière à estimer simultanément survie et reproduction chez les femelles, afin de comprendre quelles étaient les sources de variations de ces traits d'histoire de vie, et afin d'étudier les compromis qui sont attendus en structurer la co-variation. C'est ce qui a fait l'objet du chapitre 5 de cette thèse.

3.2 : Les modèles de CMR pour estimer les paramètres démographiques

Cette thèse a pour but de contribuer à la connaissance fine des paramètres démographiques que sont la survie ou la reproduction en fonction de covariables comme l'âge ou le climat, et à la compréhension de la manière dont ces deux paramètres sont structurés par des compromis ou de l'hétérogénéité individuelle. Pour ce faire, la disponibilité d'estimateurs fiables de ces paramètres est de première importance. Dans ce but, les modèles Capture-Marquage-Recapture, qui se basent sur le suivi d'individus capturés, marqués, puis recapturés (physiquement ou visuellement) sont d'excellents outils.

Dès les années 1930, des animaux marqués ont été utilisés pour étudier la démographie des populations sauvages (Jackson 1939). L'intérêt de ces méthodes statistiques pour des données de « Capture-Marquage-Recapture » (CMR), a suivi la mouvance des écologistes (patron-processus), avec une première intention d'estimer l'effectif des populations et de suivre leur dynamique (e.g. Arnason 1973), puis estimer les paramètres démographiques (Lebreton et al. 1990, 1992). A l'heure actuelle, ces modèles de CMR permettent d'estimer la survie (Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965) et la reproduction (modèle multi-état: Nichols & Kendall 1995, Lebreton & Pradel 2002, Lebreton et al. 2009). Ces outils permettent de prendre en compte la probabilité d'observation imparfaite, et variable.

Une des exigences la plus basique des modèles multi-états est que le véritable état de chaque individu soit connu lors de chaque période de capture (i.e. l'observation correspond à l'état biologique). Cependant, la classe d'âge ou de taille, le statut reproducteur ou le statut sanitaire peut-être difficile à déterminer sur le terrain, particulièrement quand les individus sont observés à distance. Les données de type multi-états présentent donc deux types d'incertitude : l'incertitude classique liée à la détection (est-ce que l'individu n'est pas vu parce qu'il est mort ou parce qu'il n'est pas présent), et l'incertitude liée à la détermination de l'état (est-ce que l'individu est bien dans l'état que l'observateur a déterminé). Pour pallier ces incertitudes de détermination, Pradel (2005) a proposé une extension aux modèles multi-états : les modèles multi-événements. Ces modèles font la distinction entre la nature des observations et l'état biologique sous-jacent : ce ne sont pas des états biologiques que l'on observe, mais plutôt des événements. Les modèles multi-événements permettent donc d'avoir une estimation moins biaisée en s'ajustant aux contraintes du terrain (e.g. Barbraud & Weimerskirch 2012). Pour être encore plus fidèles aux conditions de terrain, et permettre de limiter un peu plus le biais d'observation, Souchay et al. (2014) ont proposé d'intégrer au contexte du multi-événement le Robust-Design.

Dans ces paragraphes, je vais d'abord exposer les bases théoriques, et la méthodologie associés à ce type de modèle, puis nous aborderons l'utilisation des modèles de mélange pour prendre en compte l'hétérogénéité interindividuelle, et enfin, je vous exposerai brièvement les limites du modèles multi-événements que j'ai rencontré avec l'étude de la reproduction sur la population de chamois sur le massif des Bauges.

3.2.1 : Intégrer le Robust-Design aux modèles multi-événements

Lorsque l'on s'intéresse à la démographie, l'analyse par CMR est calquée sur le cycle de vie de l'animal étudié. Par exemple, pour les espèces dont la période de mortalité principale se situe en hiver, comme le chamois (Jonas et al. 2008), nous allons nous placer après l'hiver pour voir si un individu est encore en vie. Il est fréquent de se placer sur une échelle annuelle et d'associer à chaque année une période de capture. Cependant, dans la réalité, une étude de terrain comporte généralement plusieurs échantillonnages au cours de l'année, lorsque le personnel est disponible et lorsque les conditions météorologiques ou d'enneigement le permettent. Nous avons donc x sorties sur le terrain avant l'hiver et y sorties sur le terrain après l'hiver. La vision classique de la CMR nous conduit à ne garder, qu'une seule information résumant l'ensemble de ces sorties pour chaque année : « vu en vie » (1) ou « non vu » (0), puisque cette information est suffisante pour estimer la survie annuelle. Mais en regroupant toutes les données fournies par l'ensemble des sorties, nous perdons une information qui peut être précieuse pour affiner la probabilité d'observation, estimer le patron de survie saisonnier ou le succès de reproduction par exemple. Une méthode pour utiliser le maximum d'information et être au plus près de la réalité du terrain est le Robust-Design (Pollock 1982). Pour mieux comprendre l'intérêt de cette méthode, nous allons voir ses apports dans le cas d'un modèle de survie classique, puis nous présenterons quelques pistes pour intégrer des occasions de capture intra-annuelle (i.e. secondaires) dans le cadre du modèle multi-événements.

Prenons deux histoires de capture, basé sur 2 occasions. « 11 » et « 10 ». Nous avons donc capturé deux individus à l'occasion 1 et durant l'occasion 2 nous en avons revu un mais pas l'autre. L'estimation de la survie est complexe dans cette situation avec 2 occasions, car nous avons besoin d'estimer une probabilité de capture, mais les deux paramètres sont liés. Nous ne pouvons pas savoir si c'est parce que l'individu est mort que nous ne l'avons pas vu ou juste parce que nous avons échoué à le voir. Pour arriver à déterminer une probabilité de survie, il faudrait un modèle qui permette d'estimer la probabilité d'observation explicitement, comme c'est le cas du Robust-Design. L'idée de cette méthode est d'utiliser

les différentes sorties d'échantillonnage au cours d'une période de capture pour estimer de manière fine la probabilité d'observation. Par convention, les occasions secondaires sont les périodes (ou sorties d'échantillonnage) imbriquées dans l'occasion primaire (dans notre cas l'année d'un hiver à un autre).

A l'origine, les modèles de Robust-Design ont été inventés pour une population fermée. L'hypothèse faite est que la survie, la reproduction, l'immigration et l'émigration sont nulles à l'intérieur d'une occasion primaire. Continuons avec l'histoire de capture « 10 », soit deux années de suivi (occasions primaires). Pour plus de simplicité, nous allons supposer que dans cette population il n'y a ni immigration, ni émigration. Imaginons que chaque année, les agents de terrain aient fait 10 sorties d'échantillonnage, nous avons 10 occasions secondaires pour chaque occasion primaire. La probabilité d'obtenir l'histoire « 10 » n'est plus $\phi_1 \cdot (1-P_2) + (1-\phi_1)$, mais $\phi_1 \cdot (1-P_2^*) + (1-\phi_1)$ avec $P_2^* = 1 - [(1-P_{21}) \times (1-P_{22}) \times \dots \times (1-P_{210})]$ est la probabilité d'observer un individu durant l'occasion primaire 2, correspondant au complémentaire de la probabilité de ne jamais observer un individu à chacune des occasions secondaires. L'estimation de P_t^* est dérivée des occasions secondaires, et permet d'avoir une estimation de la survie, qui est le paramètre d'intérêt ici. C'est l'essence du Robust-Design : intégrer au mieux l'information disponible dans les modèles afin de pouvoir mieux estimer les paramètres d'intérêt (Figure 20). Depuis le premier modèle de Robust-Design (Pollock 1982) appliqué à une « population fermée », ce type de modèle utilisant des occasions secondaires a beaucoup évolué permettant toujours une meilleure estimation des paramètres et une modélisation au plus près de la réalité du terrain. Parmi les évolutions, nous pouvons citer son application à des « populations ouvertes » c'est-à-dire avec transition possible de certains paramètres entre les occasions primaires (Kendall et al. 1995), et aux modèles multi-états en population fermée (Nichols & Coffman 1999), puis ouverte (Kendall & Bjorkland 2001, Kendall & Nichols 2002).

3.2 : Les modèles de CMR pour estimer les paramètres démographiques

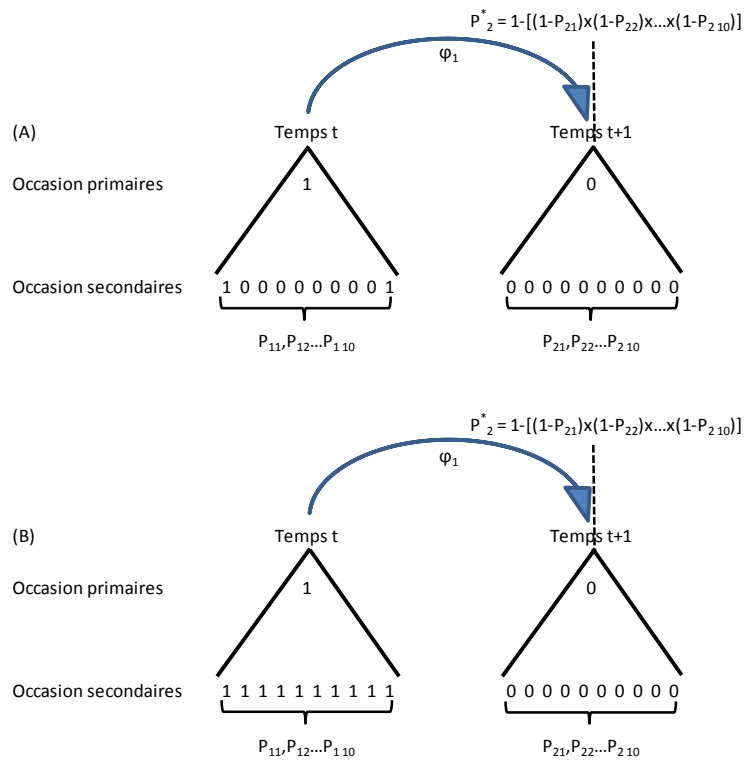


Figure 20 : Principe du Robust-Design : Décomposer la probabilité d'observation primaire en produit des probabilités d'observation à chaque occasion secondaire.

Nous allons maintenant nous concentrer sur l'apport du Robust-Design dans le cas des modèles multi-événements. Kendall et al. (2003) sont les premiers à avoir perçu l'intérêt des occasions secondaires pour aider à déterminer le statut reproducteur. Leur étude porte sur la reproduction des lamantins *Trichechus manatus latirostris* dans le Golf de Floride. Durant les sorties d'échantillonnage sur le terrain, ils remarquent que les femelles peuvent être classées non reproductrices alors qu'elles ont un petit pour diverses raisons : l'eau trouble empêche de voir le petit, le petit est caché sous la mère, ou encore le petit est tellement grand qu'il est considéré comme un individu de deuxième année. Les observations faites sur le terrain ne sont donc pas le reflet de l'état biologique de l'animal, et engendrent une incertitude sur la détermination du statut reproducteur. Dans leur papier, Kendall et al. (2003) utilisent l'information supplémentaire issue d'une deuxième occasion d'échantillonnage grâce au Robust-Design. En effet, cette seconde occasion permet d'estimer l'erreur de détermination durant la première période d'échantillonnage. Ils estiment ainsi une probabilité de se reproduire de 0.61 en prenant en compte l'erreur de détermination, alors que sans la prise en compte de ce biais, la reproduction était estimée à 0.31.

Cet exemple montre à quel point le Robust-Design permet d'affiner les estimations en étant plus proche de la réalité du terrain. Quelques autres études ont ainsi utilisé le Robust-

Design dans un dans le cadre événementiel (i.e. observation différente du statut biologique vrai), mais ces études sont restées très marginales car aucun logiciel n'est adapté à ce type d'analyse (Kendall et al. 2012, Taylor & Himes Boor 2012). Les modèles doivent être programmés à la main, ce qui peut être un frein pour les écologistes. Une alternative, que nous allons développer ci-après, est l'intégration du Robust-Design dans les modèles multi-événements programmés dans E-Surge (Choquet et al. 2009). De ce fait, l'utilisation de cette approche combinant Robust-Design et multi-événements est à la portée de tous les utilisateurs d'E-Surge.

Rappelons que l'objectif est d'inclure des occasions secondaires pour permettre une estimation de l'erreur de détermination et affiner l'estimation des paramètres en rapprochant la structure du modèle de la réalité du terrain. A cette fin, deux méthodes peuvent être utilisées. Pour plus de simplicité, nous allons rester sur l'exemple des lamantins utilisé par Kendall et al. (2003). Pour les deux méthodes, nous allons découper la période d'échantillonnage de 90 jours (occasion primaire) en 2 occasions secondaires de 45 jours. Durant ces 90 jours, nous allons supposer que la population est fermée (pas de mort ni de naissance). La première étape consiste à « résumer » les observations de chaque individu pour chacune de ces périodes afin de construire leur histoire de capture. A partir de ce point, les deux méthodes diffèrent.

La première méthode consiste à construire l'histoire de capture des individus uniquement en avec les occasions secondaires. Par exemple « 102221 » est l'histoire d'un individu sur 3 ans, lors du premier échantillonnage de l'année 1, l'individu est vu reproducteur (1), puis durant le second il n'est pas vu (0), la deuxième année il est vu non reproducteur aux deux occasions (2), enfin, durant la troisième année, il est vu non reproducteur lors du premier échantillonnage et reproducteur lors du second. Les histoires ainsi construites sont rentrées dans E-Surge, et la différenciation des probabilités de transition entre les occasions secondaires et primaires est prise en compte par l'utilisateur du logiciel en jouant sur le paramètre « temps ». Par exemple, pour la survie, les temps 1, 3 et 5 correspondent à la survie intra-annuelle entre les 2 sessions d'échantillonnage. Cette survie est fixée à 1 car la population est supposée close (Figure 21). De la même façon, durant ces trois pas de temps (1,3 et 5) le statut reproducteur est fixé (Figure 22).

3.2 : Les modèles de CMR pour estimer les paramètres démographiques

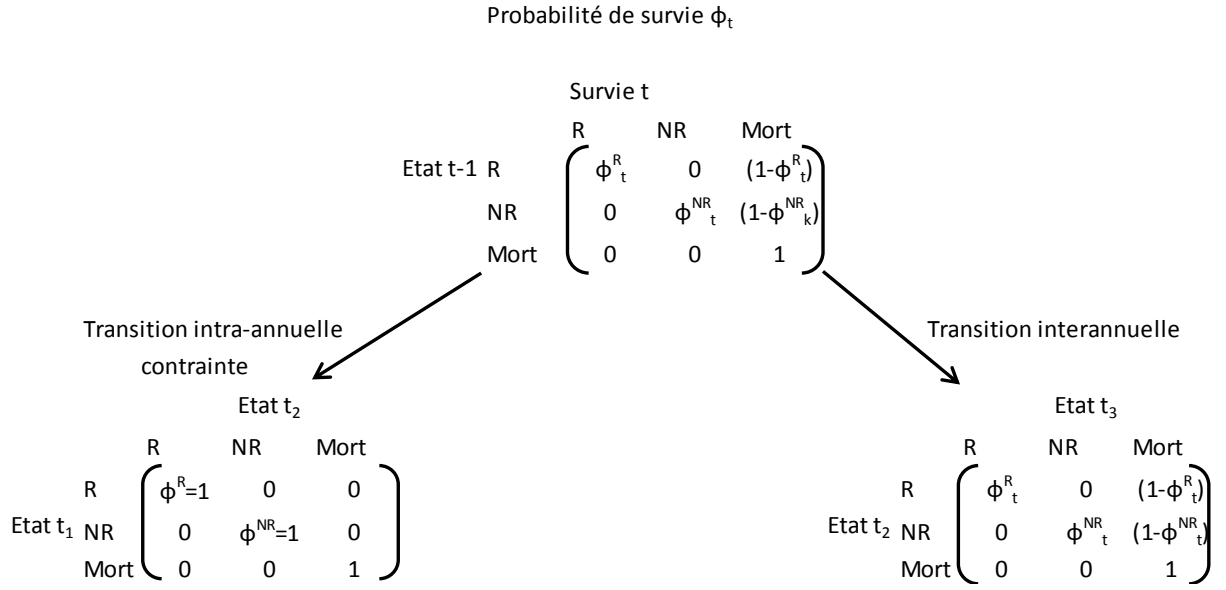


Figure 21 : Décomposition de la probabilité de survie pour un modèle où les occasions des histoires CMR sont les occasions secondaires. Dans le cas d'une population fermée, la survie doit être fixée à 1 pour toutes les transitions intra-annuelles (à l'intérieur d'une occasion primaire).

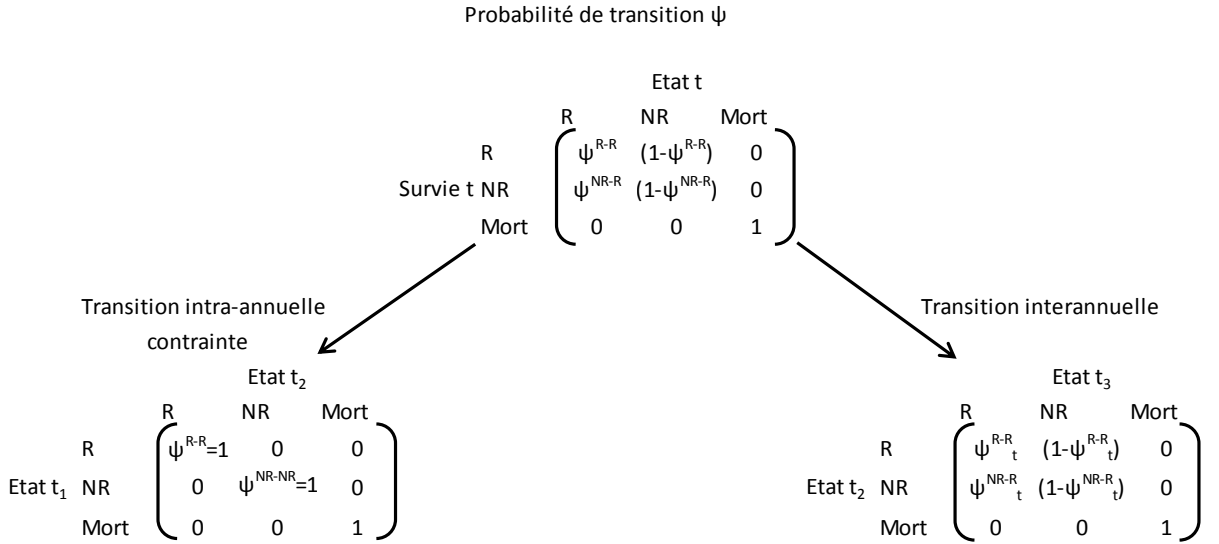


Figure 22 : Décomposition de la probabilité de transition pour un modèle où les occasions des histoires CMR sont les occasions secondaires. Dans le cas d'une population fermée, la survie doit être fixée à 1 pour toutes les transitions intra-annuelles (à l'intérieur d'une occasion primaire).

Probabilité d'observation

Pour la probabilité d'observation par contre, il n'y a pas besoin de fixer les paramètres pour chaque occasion secondaire, le modèle doit estimer une probabilité d'observation pour chaque occasion secondaire sachant l'état biologique.

		Événement t		
		Pas vu	Vu R	Vu NR
Etat t	R	*	$p^{1 R}_t$	$p^{2 R}_t$
	NR	*	0	p^{NR}_t
	Mort	1	0	0

Figure 23 : Matrice d'événement pour un modèle où les occasions des histoires CMR sont les occasions secondaires

Cette méthode oblige à une gymnastique importante car dans E-Surge, une seule matrice est commune à toutes ces transitions. Il faut contraindre cette matrice en fixant les paramètres à chaque pas de temps pour s'ajuster au besoin du modèle. Nous avons ici présenté un modèle simple en considérant une population fermée, mais nous pouvons aussi relâcher cette hypothèse et autoriser la mortalité entre 2 périodes intra-annuelles, en fonction des caractéristiques démographiques du modèle biologique utilisé. Un exemple d'utilisation de cette méthode est fourni par Garnier et al. (2015) sur la reproduction des femelles bouquetin.

C'est cette méthode que nous avons utilisé dans un premier temps pour étudier la reproduction et la survie juvénile dans le Bazès. Mais à l'usage, cette méthode a révélé deux limites importantes :

- (i) Le temps de calcul est extrêmement long. Pour le même jeu de donnée sur le site du Bazès avec cette méthode, la convergence et l'estimation des paramètres mettaient entre 4 heures et 1 journée selon les modèles, alors qu'avec la seconde méthode exposée ci-après, ces mêmes modèles tournaient en moins d'une minute.
- (ii) Avec des modèles complexes, la définition des matrices communes à tous les pas de temps et leur paramétrisation afin de fixer les paramètres entre 2 occasions prend du temps à chaque modèle lancé et peut-être une source supplémentaire d'erreur.

La seconde méthode, que nous avons utilisée dans les chapitres 4 et 5, permet une gestion plus fluide du Robust-Design. Les probabilités de transition dans le cas d'une population fermée sont les mêmes que pour un modèle multi-états classique. En revanche, les probabilités d'observation diffèrent. Pour cette méthode un seul événement par année (événement primaire) est fourni à E-Surge, mais cet événement résume l'ensemble des événements intra-annuels (événements secondaires). En reprenant l'exemple précédent, l'histoire « 102221 » est divisée en 3 événements primaires regroupant chacun 2 événements secondaires : « 10 » l'année 1, « 22 » l'année 2 et « 21 » l'année 3. L'ensemble

des combinaisons possibles doit être pris en compte pour utiliser cette méthode. Un moyen simple pour approcher toutes ces combinaisons est de faire un « diagramme des destins » (diagram of fates) (Figure 8). Un individu vivant au temps t peut survivre avec la probabilité ϕ ou mourir. Si cet individu a survécu, alors il peut se reproduire avec la probabilité ψ ou non. Enfin, s'il s'est reproduit, cet individu peut être observé durant l'occasion secondaire i reproducteur (1) avec la probabilité $P^{1|R}_{ti}$, ou observé non reproducteur (2) avec la probabilité $P^{2|R}_{ti}$, ou encore il peut ne pas être observé. Dans le cas où il ne s'est pas reproduit, alors il peut être observé durant l'occasion secondaire i non reproducteur avec la probabilité P^{NR}_{ti} ou ne pas être observé.

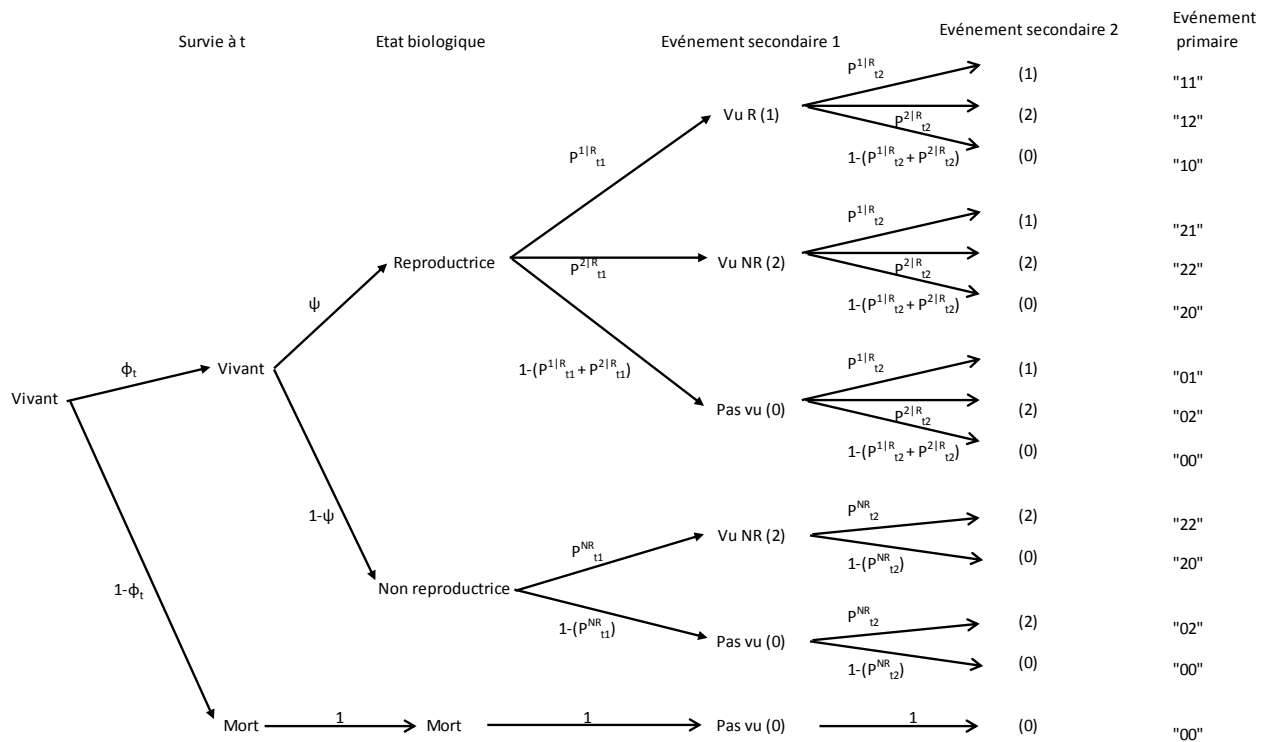


Figure 24 : Diagramme des destins possibles à partir d'un individu vivant au temps $t-1$. Toutes les transitions et tous les événements possibles ainsi que les probabilités associées sont représentés.

Une méthode efficace pour créer les matrices d'observation est de faire les matrices d'événements intra-annuelles en partant de l'état biologique. La première matrice comprend donc en ligne les différents états biologiques et en colonne les événements de l'occasion secondaire 1 en fonction de chaque état biologique (Figure 25A). La seconde matrice comportera en ligne les événements à l'occasion secondaire 1 conditionnellement à l'état biologique, et en colonne les événements de la seconde occasion secondaire, conditionnellement à l'événement de la première occasion et à l'état biologique (Figure 25B). Enfin, une dernière matrice comportera en ligne ces événements primaires conditionnels à l'état biologique et en colonne les événements primaires (Figure 25C). E-

Surge ne prenant en compte que les nombres, un événement primaire « 12 » (vu avec un petit, puis sans petit) correspondrait dans son langage à un 13^{ème} événement, il convient donc de recoder les événements primaires pour que l'histoire de capture soit compréhensible par E-Surge (Figure 25C).

Nous verrons dans les chapitres 4 et 5 l'utilisation de tels modèles avec 3 occasions secondaires, et les apports novateurs qu'ils confèrent. Il faut aussi noter qu'il est possible d'intégrer de la mortalité intra-annuelle avec ces modèles en créant des « états intermédiaire » correspondant à la mort durant une période donnée. Toutefois, comme disent Cooch et White (2006) dans leur livre, avec la flexibilité vient la complexité. La combinaison du Robust-Design et des modèle multi-événement n'échappe pas à la règle : plus nous voulons de la flexibilité, plus le modèle devra estimer un grand nombre de paramètres plus il aura besoin de données (Voir chapitre 5).

3.2 : Les modèles de CMR pour estimer les paramètres démographiques

A_ Probabilité d'observation à l'occasion secondaire 1

		Mort	R			NR	
		0	0	1	2	0	2
Etat t	R	0	*	$p^{1 R}_{t1}$	$p^{2 R}_{t1}$	0	0
	NR	0	0	0	0	*	p^{NR}_{t1}
	Mort	1	0	0	0	0	0

B_ Probabilité d'observation à l'occasion secondaire 2

			Événement secondaire 2 conditionnel à l'état biologique														
			Mort	R										NR			
			00	00	01	02	10	11	12	20	21	22	00	02	20	22	
Événement secondaire 1 conditionnel à l'état biologique	Mort	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	R	0	0	*	$p^{1 R}_{t2}$	$p^{2 R}_{t2}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		1	0	0	0	0	*	$p^{1 R}_{t2}$	$p^{2 R}_{t2}$	0	0	0	0	0	0	0	
		2	0	0	0	0	0	0	0	*	$p^{1 R}_{t2}$	$p^{2 R}_{t2}$	0	0	0	0	
	NR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*	p^{NR}_{t1}	0	0	
2		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*	p^{NR}_{t1}		

C_ Matrice de lien entre les événement secondaire 2 conditionnels à l'état biologique et

		Code E-Surg	0	1	2	3	4	5	6	7	8
		Événement primaire									
			00	01	02	10	11	12	20	21	22
Événement secondaire 2 conditionnel à l'état biologique	Mort	00	*	0	0	0	0	0	0	0	0
	R	00	*	0	0	0	0	0	0	0	0
		01	0	*	0	0	0	0	0	0	0
		02	0	0	*	0	0	0	0	0	0
		10	0	0	0	*	0	0	0	0	0
		11	0	0	0	0	*	0	0	0	0
		12	0	0	0	0	0	*	0	0	0
		20	0	0	0	0	0	0	*	0	0
		21	0	0	0	0	0	0	0	*	0
		22	0	0	0	0	0	0	0	0	*
	NR	00	*	0	0	0	0	0	0	0	0
		02	0	0	*	0	0	0	0	0	0
		20	0	0	0	0	0	0	*	0	0
		22	0	0	0	0	0	0	0	0	*

Figure 25 : Matrice d'observation d'un modèle multi-événements intégrant du Robust-Design avec deux occasions secondaires. "*" représente la probabilité complémentaire pour une ligne donnée. Si une ligne ne comprend que "*" alors *=1.

3.2.2 : Modèle de mélange¹⁵: une solution pour l'hétérogénéité interindividuelle

Une des hypothèses les plus fortes des modèles de CMR classiques est que tous les individus sont semblables : ils ont tous la même probabilité de capture à chaque occasion d'échantillonnage, et tous les individus vivants à un temps donné ont la même probabilité de survie durant l'intervalle étudié. Cependant, comme nous l'avons vu dans le chapitre 2, l'hétérogénéité interindividuelle semble être une composante forte des systèmes biologiques naturels. Intégrer l'hétérogénéité interindividuelle en termes de survie ou de probabilité d'observation est possible en modèle CMR par la création de classes d'individus (Pledger et al. 2003). Supposons qu'il y a C classes d'animaux, chacune avec une probabilité propre de survie et/ou d'observation. Chaque animal a une probabilité π_c d'être dans la classe C , une probabilité de capture P_t^c , et une probabilité de survie ϕ_t^c .

Prenons par exemple une population avec 2 groupes d'animaux ayant chacun une probabilité de survie différente ($S^{\text{élevée}}$ et S^{faible}), mais la même probabilité d'observation (P). La représentation sous forme matricielle est :

Probabilité de survie ϕ_t			Probabilité de capture P_t		
			Observation t		
			Etat t		
Etat $t-1$	$S^{\text{élevé}}$	$\phi_t^{\text{élevé}}$	$S^{\text{élevé}}$	$(1-P_t)$	P_t
	S^{faible}	0	S^{faible}	$(1-P_t)$	P_t
	Mort	0	Mort	1	0

De la même façon, nous pouvons prendre l'exemple d'une population avec 2 groupes d'animaux ayant la même probabilité de survie (S), mais une probabilité d'observation différente ($P^{\text{élevé}}$ et P^{faible}). La représentation sous forme matricielle est :

¹⁵ Nous avons choisi ce terme pour traduire l'anglais 'mixture models'

Probabilité de survie ϕ_t				Probabilité de capture P_t			
Survie t				Observation t			

Description des données et du modèle multi-événements

Nous nous sommes basés sur les 238 femelles suivies entre 1991 et 2014 sur le site d'Armène. Cela représente en termes de « couple femelle/année » 610 observations classées suitée (1), 151 non suitées (2) et 283 observations avec statut indéterminé (3). Le nombre de femelles classées indéterminées varie chaque année, aussi bien en nombre, qu'en proportion par rapport au nombre total de femelles observées (Figure 26). De même, on observe une grande variabilité du suivi du statut de reproduction entre femelles. Certaines femelles ont notamment été classées plusieurs années avec un statut reproducteur indéterminé, ces observations pouvant représenter plus de la moitié de l'histoire de capture d'une femelle (Figure 27).

Plusieurs raisons expliquent pourquoi le statut reproducteur d'une femelle est difficilement identifiable sur ce site. La grande surface du site associée à une population de chamois importante ne permettent pas une connaissance de l'occupation spatiale des individus aussi fine que dans la petite population du Bazès. La topographie du site, entrecoupé de falaises et des crêtes, et la faible surface de zones ouverte augmentent la difficulté de la détermination du statut reproducteur lorsque les femelles sont vues en limite de zone observable. De plus, dès qu'ils ont plus d'une dizaine de jour, les chevreaux ont tendance à jouer ensemble, et ils s'éloignent souvent de leur mère de telle sorte qu'il est difficile de savoir quel chevreau appartient à quelle femelle (Loison 1995). Et enfin, les mères peuvent laisser leur chevreau en nurserie et s'en éloigner un long temps pour s'alimenter, de sorte qu'une femelle vue sans chevreau n'est pas forcément non suitée. Tout cela rend la détermination du statut reproducteur difficile, à tel point que près de 30% des femelles observées ont un statut reproducteur indéterminé. Censurer un si grand nombre de données entraînerait un biais important dans les estimations.

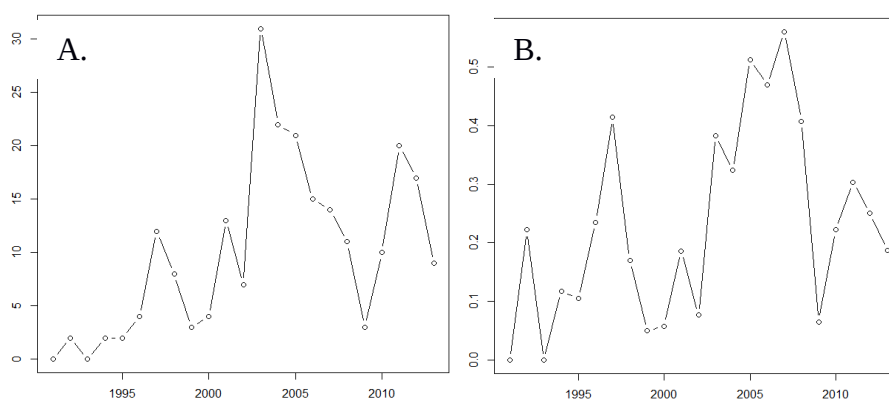


Figure 26 A. Nombre de femelles au statut reproducteur classé indéterminé chaque année. B. Proportion de femelles au statut reproducteur classé indéterminé par rapport au nombre total de femelles observées chaque année.

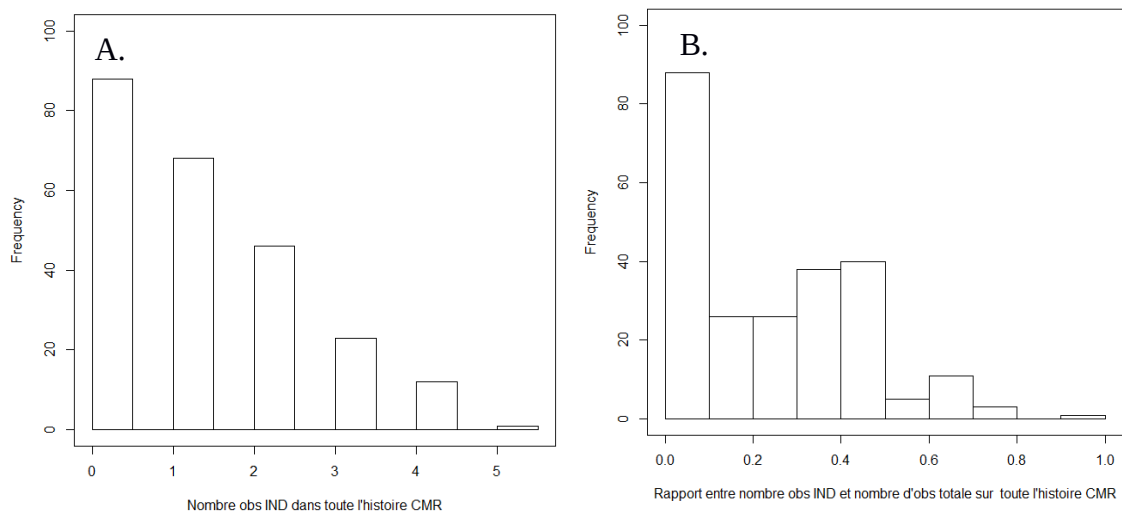


Figure 27 A. Nombre de fois qu'une femelle a été classée 'statut reproducteur indéterminé' au cours de son histoire de CMR. B. Proportion entre le nombre de fois qu'une femelle a été classée 'statut reproducteur indéterminé' au cours de son histoire de CMR et le nombre d'années où elle a été observée.

Afin de composer avec ces états incertains (ou indéterminés comme c'est le cas ici), nous avons utilisé un modèle multi-événement cité plus haut afin d'estimer la probabilité de se reproduire une année donnée. Ce type de modèle permet d'estimer : la probabilité de survie de l'année $t-1$ à l'année t et conditionnellement à la survie, la probabilité de reproduction l'année t , ainsi que la probabilité d'observation d'un animal l'année t et, conditionnellement à son observation la probabilité de détermination du statut reproducteur l'année t . Une femelle non reproductrice l'année $t-1$ peut mourir ou survivre jusqu'à l'année t . Si elle survit, elle peut se reproduire ou non l'année t . Dans ce cas, elle peut être observée l'année t ou non. Enfin, si elle est observée, son statut reproducteur peut-être déterminée ou non. Le « diagramme des devenirs », avec les états et les événements possibles et les probabilités correspondantes est présenté Figure 28.

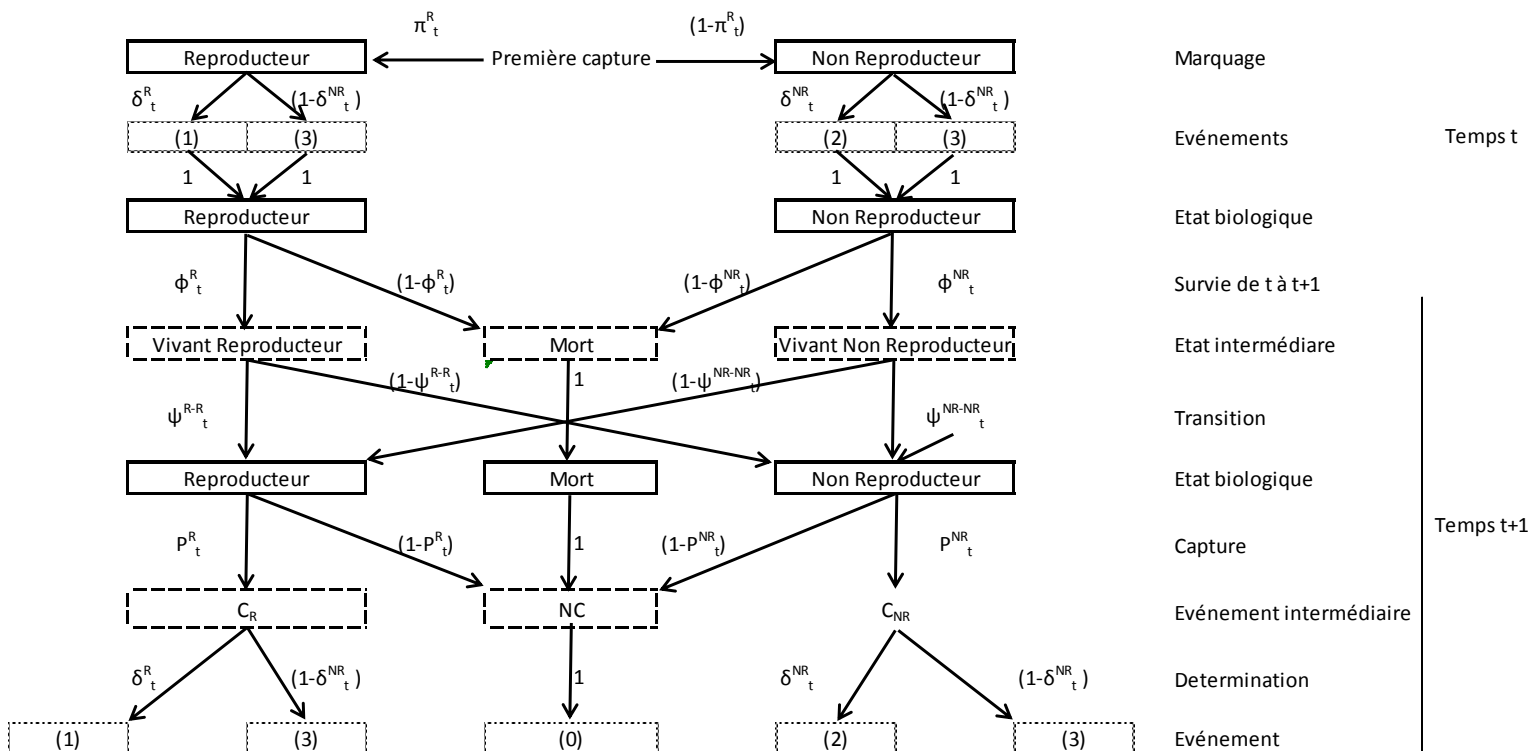
Une estimation biaisée de la reproduction

Nous avons donc réalisé le test d'ajustement des données (GOF) en regroupant tous les événements (suitée (1), non suitée (2) et indéterminée (3) en un seul événement : observée (Pradel 2009). Le modèle avec effet du temps sur la survie et la probabilité d'observation (CJS) s'ajuste bien aux données ($\chi^2=80.28$, $df=64$, $P=0.08$), et aucun effet de la première capture n'a été détecté (« transience » ; $Z=-2.51$, $p.value=0.9$), cependant nous avons détecté un effet de la capture au temps t sur la capture au temps $t+1$ (« trap-dependence » ; $Z=-5.84$, $p.value<0.01$). Nous avons donc utilisé un modèle adapté avec la

probabilité d'être observé au temps $t+1$ dépendant de la l'observation au temps t (Annexe 1).

Notre hypothèse est que la détermination du statut reproducteur dépend de l'état biologique (statut reproducteur vrai). En effet, deux principales situations peuvent conduire à une indétermination du statut reproducteur : une femelle pour laquelle l'observateur ne voit pas tout l'environnement ne peut déterminer la présence d'un petit, ou l'observation de femelles à proximité de jeunes dans une nurserie sans qu'une relation claire entre un jeune et la femelle puisse être établit (e.g. chevreau tête, chevreau couché contre). La deuxième situation représente la majeure partie des femelles classées indéterminées. On peut donc supposer que les femelles au statut reproducteur indéterminé sont majoritairement des femelles suitées. Nous avons donc testé les modèles avec la probabilité de détermination du statut reproducteur dépendant du statut, et non-dépendant. Le meilleur modèle est celui dépendant du statut reproducteur, mais les estimations de celui-ci ne sont pas cohérentes. Suivant les modèles que l'on utilise pour estimer la survie et la reproduction, soit toutes les femelles indéterminées sont assignées suitées par le modèle, soit elles sont toutes assignées non-suitées (exemple Annexe 1). Le modèle n'arrive pas à converger vers une solution stable.

Figure 28 : « Diagramme des devenirs » décrivant les états, les événements et les probabilités correspondantes, du modèle multi-événements pour l'estimation de la reproduction et de la survie chez le chamois des Bauges. Les cadres en trait foncé représentent les états biologiques d'intérêt : Reproducteur, Non reproducteur et Mort. Les cadres en trait discontinu représentent les états intermédiaires permettant l'estimation des probabilités de survie : Vivant reproducteur, Vivant non reproducteur et Mort et des probabilités de capture : C_R Capturé reproducteur, NC Non Capturé, et C_{NR} Capturé non reproducteur. Enfin, les cadres en pointillés représentent les événements (0) Non observée, (1) Observée avec un petit, (2) Observée sans petit, (3) Observée, mais statut reproducteur incertain. La probabilité d'un chemin donné est obtenue par la multiplication des probabilités le long de ce chemin.



Dans l'optique d'aider le modèle à converger, nous avons essayé de chercher de l'information extérieure pour aider à classer certaines femelles dans un premier temps, puis nous avons essayé d'augmenter la résolution de notre jeu de données en le réduisant, et enfin, nous avons simulé des histoires de capture pour tenter d'identifier l'origine du problème.

Utilisation d'informations extérieures :

L'idée était d'utiliser des données recueillies en plus du statut reproducteur lors des sorties d'observation pour aider à déterminer le statut reproducteur d'une partie des femelles indéterminées. Après analyse des données supplémentaires disponibles, la seule information présente assez régulièrement a été la position spatiale de la femelle observée. Grâce à cette position, nous avons extrait un ensemble de variables sur l'environnement autour de cette position : la pente, l'altitude, l'exposition, la distance aux zones d'éboulis, et la distance à certaines espèces végétales. Avec l'ensemble de ces variables, nous avons effectué des analyses discriminantes afin de trouver des variables d'habitat spécifiques aux femelles suitées. Malheureusement aucune des analyses effectuées ne nous a permis de « caractériser » de manière satisfaisante l'environnement des femelles suitées ou non suitées.

Sélection des données :

Cette fois ci, l'idée n'était plus de classer les femelles indéterminées grâce à des variables discriminantes, mais d'utiliser un sous jeu de données de meilleure qualité (i.e. avec moins de femelles indéterminées). Nous avons donc choisi d'éliminer les femelles dont le statut reproducteur n'avait pas pu être déterminé de manière assez régulière. Dans un premier temps, nous avons éliminé les femelles dont l'histoire contenait plus de 50% de statut reproducteur indéterminé (histoire de CMR avec $> 50\%$ d'évènements indéterminés : 20 femelles ; 20 «suitée», 9 « non suitée », et 59 « indéterminées », soit 21% des évènements annuels indéterminées), puis 50% et plus (histoire de CMR avec $\geq 50\%$ d'évènements annuels indéterminés : 56 femelles ; 61 évènements «suitée», 21 « non suitée », et 114 « indéterminées » soit plus de 40% des indéterminées). Dans ces deux cas de figures, et de nombreux autres, le problème de convergence est resté le même.

Simulation d'un jeu de données fictif

La dernière phase de ce projet a été de réaliser des simulations pour essayer de comprendre d'où venait le problème de convergence rencontré. Dans cet objectif, nous avons créé artificiellement un jeu de données dont nous connaissions toutes les. Nous avons donc simulé des animaux suivis sur plusieurs années dont l'ensemble des probabilités de survie (S), reproduction (T), observation (P) et détermination du statut reproducteur (D) été connu. Le script créé à l'occasion pour créer un jeu de donnée suivant un processus de Markov caché est fourni en annexe 2.

Plusieurs séries de simulation ont été conduite avec des résultats similaires, comme celui présenté ici avec une probabilité de survivre pour dépendante du statu reproducteur précédent (processus de Markov), une probabilité de se reproduire fixe (0.7), une probabilité d'observation fixe (0.8), et une probabilité de déterminer son statut reproducteur à 0.8 (processus de Markov caché). La probabilité de survivre pour les femelles suitées a était fixée à 0.95, alors pour une femelle non suitées cette probabilité était variable de 0.5 à 0.95. Le but de cette série de simulation était de tester si une différence de survie était corrélée à un problème de convergence.

Les résultats d'une première série de simulations sont présentés dans le Tableau 1. D'après ces résultats, ne pas paramétrer une différence de survie existante et prononcée entraîne le même problème de convergence que ce que l'on observe sur nos données. Alors que lorsque cette différence est faible ou inexistante, ne pas la paramétrer n'entraîne pas ce problème de convergence. Malheureusement, sur nos données, nous avons toujours paramétré le maximum de différence entre nos femelles suitées et non suitée. Le problème ne vient donc pas de là.

L'autre résultat issu de ces simulations est que le modèle multi-événements arrive à estimer la probabilité de détermination (de manière plus ou moins fine) sans problème de convergence avec moins de données que dans le cas des Bauges. Ces simulations sont basées sur 140 individus et 15 occasions. Il semble donc que le problème de convergence ne vient pas d'une taille d'échantillon trop faible.

3.2 : Les modèles de CMR pour estimer les paramètres démographiques

Tableau 1 : Exemple de résultat après simulation d'un jeu de donnée complet selon différents modèles. La survie pour le groupe 1 (S1) est égale à 0.95, La probabilité de se reproduire (T) est égal à 0.7, la probabilité d'observation (P) est égale à 0.8 et la probabilité de détermination du statut reproducteur (D) est égale à 0.8 pour les deux groupes, enfin la probabilité de survie du groupe 2 (S2) varie de 0.5 à 0.95.

		S1	S2	T	P	D1	D2
Sim1 S2=0.5	S, T, P, D	0.83		0.73	0.75	0.8	
	Sf, T, P, D	0.98	0.49	0.72	0.76	0.81	
	Sf, T, P, Df	0.98	0.51	0.70	0.76	0.84	0.72
	S, T, P, Df	0.83		0.61	0.76	1	0.53
Sim2 S2=0.75	S, T, P, D	0.88		0.70	0.78	0.8	
	Sf, T, P, D	0.96	0.70	0.70	0.78	0.79	
	Sf, T, P, Df	0.96	0.70	0.72	0.78	0.77	0.84
	S, T, P, Df	0.89		0.77	0.78	0.72	1
Sim3 S2=0.9	S, T, P, D	0.93		0.72	0.77	0.81	
	Sf, T, P, D	0.97	0.81	0.72	0.77	0.82	
	Sf, T, P, Df	0.97	0.81	0.71	0.77	0.83	0.79
	S, T, P, Df	0.93		0.64	0.77	0.93	0.62
Sim4 S2=0.925	S, T, P, D	0.99		0.66	0.81	0.78	
	Sf, T, P, D	0.99	0.97	0.66	0.81	0.78	
	Sf, T, P, Df	0.99	0.97	0.7	0.81	0.73	0.88
	S, T, P, Df	0.99		0.66	0.81	0.77	0.78
Sim5 S2=0.95=S1	S, T, P, D	0.95		0.71	0.8	0.81	
	Sf, T, P, D	0.94	0.95	0.71	0.80	0.81	
	Sf, T, P, Df	0.94	0.95	0.7	0.80	0.83	0.77
	S, T, P, Df	0.95		0.71	0.80	0.82	0.80

Conclusion

Les travaux effectués ne nous ont pas permis de remédier au problème de convergence rencontré, ni de comprendre sa cause. Nous pensons que le bruit issu de la variabilité biologique, combiné à un échantillon limité ne permet pas au modèle multi-événements de converger vers une estimation stable et fiable. La problématique de la thèse ne portant pas sur la résolution de ce type de problème, mais sur les sources de variations de la survie et de la reproduction, nous avons décidé d'arrêter la recherche d'une solution pour se concentrer sur l'analyse et l'étude des paramètres démographiques sur d'autres populations. Toutefois, il est à noter que ce problème n'est pas lié à une pression d'observation trop faible. En effet, en plus des deux agents travaillant sur le site, une personne a été embauchée pour travailler exclusivement sur le suivi reproducteur des chamois durant l'été des années 2013 et 2014 sans plus de réussite. Lorsqu'une femelle est à proximité de jeunes, la détermination du statut reproducteur peut prendre plusieurs heures, voir ne pas aboutir. Ce phénomène limite considérablement le nombre de femelles observées au cours d'une saison. Devant l'échec des modèles multi-événements avec ces données, un nouveau protocole de terrain pourrait être testé sur une saison visant à augmenter la quantité d'information, plutôt que la qualité. Ce protocole devrait limiter le temps passer par femelle (pas plus de 10 ou 15 minutes), tout en notant le maximum d'information sur le contexte de l'observation pour ne pas perdre de données précieuses.

(contexte de l'observation, taille du groupe, composition du groupe, comportement de la femelle, distance aux jeunes...). La mise en place d'une telle étude serait particulièrement intéressante, toutefois, comme nous le verrons dans les perspectives (chapitre 7) des solutions méthodologiques pourraient permettre à l'avenir d'estimer la probabilité de reproduction du chamois à partir de ces données.

Chapitre 4 : From gestation to weaning: Combining robust design and multi-event models unveils cost of lactation in a large herbivore

Article en cours de révision dans la revue *Journal of Animal Ecology*



Running head: fitness costs of reproduction in pyrenean chamois

**From gestation to weaning: Combining robust design and multi-event models unveils
cost of lactation in a large herbivore**

Quentin Richard¹, Carole Toïgo¹, Joël Appolinaire¹, Anne Loison² and Mathieu Garel¹

¹Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Unité Faune de Montagne, 5
allée de Bethléem, ZI Mayencin, 38610 Gières, France

²Laboratoire d'Écologie Alpine, CNRS UMR5553, Université de Savoie, Bâtiment
Belledonne, F-73376, Le Bourget-du-Lac, France.

Supporting information are provided in Annexe 3

Abstract

1. Costs of current reproduction on survival or future reproduction, has been one of the most studied trade-offs governing the resource repartition between fitness components. However, it has been repeatedly challenged by the existence of individual heterogeneity with high-quality individuals able to allocate energy to several functions at the same time, at no apparent costs.
2. Surprisingly, it has also been rarely assessed within breeding season by decomposing reproductive effort of females from gestation to weaning when resources availability and energetic requirements show great variation.
3. We filled this gap by using an intensively monitored population of Pyrenean chamois and by expanding a new methodological approach integrating robust design in a mutli-event framework. We distinguished females that gave birth or not, and among reproducing females whether they lost their kid or successfully raised it until weaning. Thanks to this decomposition of reproductive event, we estimated spring and summer juvenile survival, investigated whether gestation, lactation or weaning incurred costs on next reproductive occasion, and assessed how individual heterogeneity influenced the detection of such costs.
4. Spring juvenile survival was highly variable from year-to-year and lower than summer survival. We found a negative relationship between lactation and subsequent breeding probability, that could be detected only once individual heterogeneity (assessed as two groups contrasting good vs poor breeders) and time variation in juvenile survival were accounting for. In both quality groups, only early lactation decreased the probability of future reproduction providing quantitative evidence of the fitness cost of this period recognized as the most energetically demanding in female mammals and which is also critical for neonatal survival.
5. The new approach employed allowed to estimate two components of kid survival often considered to be hardly available in free ranging populations and also revealed that costs of reproduction appeared only when contrasting the different stages of reproductive effort. From an evolutionary perspective, our findings stressed the importance of the temporal resolution at which reproductive cost is studied and also provide insights on the reproductive period during which internal and external factors would be expected to have the greatest fitness impact.

Keyword: CMR; individual heterogeneity; juvenile survival; Pyrenean chamois *Rupicapra pyrenaica pyrenaica*; reproductive success; trade-offs; ungulates

Introduction

One central assumption of life history theories is the existence of trade-offs between fitness components: growth, survival and reproduction (Stearns 1992). These trade-offs originate from the principle of energy allocation (Van Noordwijk and De Jong 1986, Stearns 1992) which states that as energy is limited, the amount of energy allocated to one function cannot be used for another. Individuals should consequently allocate optimally their resources between growth, survival/maintenance and reproduction (trade-off hypothesis; (Williams 1966). Among these trade-offs, the most studied in iteroparous organism is probably the one between current reproduction and future survival or reproduction (Stearns 1992, Hamel et al. 2010b). Costs of reproduction on other fitness components (negative co-variation) are expected to be strong in mammals because of high energy requirements linked to late gestation and lactation (Robbins and Robbins 1979, Oftedal 1985, Gittleman and Thompson 1988, Clutton-Brock 1989).

The assumption of a trade-off has however been repeatedly questioned empirically by studies reporting the existence of positive co-variations between fitness components, with individuals seemingly able to escape to the trade-offs between current reproduction effort and future survival or reproduction, i.e; enjoying both successful reproduction and high survival probability or future reproductive success (Cam et al. 2002, Tavecchia et al. 2005, Weladji et al. 2008, Hamel et al. 2009a, Aubry et al. 2011, Knape et al. 2011). As proposed by Van Noordwijk and de Jong (1986), such a positive covariation can be explained if not all individuals are equal in terms of resource acquisition due to, for instance, individual differences in body mass (Reznick 1985 p. 1998, Festa-Bianchet and Jorgenson 1998), or social rank (McNamara and Houston 1996). These differences can, themselves result from genetic characteristics of individuals (Herfindal et al. 2014), environmental condition encountered early in life (Lindström 1999) or maternal effects (Hamel et al. 2010a). All these factors generate heterogeneity in individual quality (Wilson and Nussey 2010) which could mask the fitness costs of reproduction that are theoretically expected at the population level, and need to be accounted for when studying the cost of reproduction.

In addition to the potentially confounding effects of individual quality, capacity to detect costs is markedly influenced by the variance in the fitness components under study. Hamel et al. (Hamel et al. 2010b) recently showed that the chance of detecting a cost should be higher when the studied life-history trait has a high rather than a low variance. In ungulates which are characterized by a slow life history (Gaillard et al. 1989), adult survival has been evolutionary canalized to be particularly high and constant over time (Gaillard and Yoccoz 2003) and conversely, fecundity and juvenile survival are usually highly variable, and responsible of the largest part of demographic variation (Gaillard et al. 1998b, 2000b). In

these long-lived and iteroparous species, future reproduction and juvenile survival are thus expected to be the first affected by energy devoted to current reproduction.

The understanding and detection of reproductive costs would also gain by better accounting for the sequential and contrasted efforts devoted by a female throughout a reproductive event. Indeed, energetic requirements and the resources available to sustain them, for species inhabiting seasonal environments, show great variation from gestation to weaning (Gittleman and Thompson 1988, Clutton-Brock *et al.* 1989). The different stages of a reproductive occasion (gestation, early and late lactation) should therefore not have the same impact on other fitness components. It follows that identifying the stage potentially leading to costs should allow a better understanding of which environmental variables could most affect reproductive success in a population. For instance, in capital breeders (Jönsson 1997) inhabiting temperate environments, females rely on body reserves accumulated during previous spring and summer to survive winter and to deal with next gestation (Leader-Williams and Ricketts 1982, Stephens *et al.* 2009). In those species, the reproductive cost is thus expected to be maximum during lactation when a female has to produce milk for its young while building fat reserves that will affect both its survival and its next reproduction (Pelletier *et al.* 2007). Accordingly, females which only handle gestation (and lose their young during the lactating period) should suffer lesser reproductive costs than females which wean a young successfully (Clutton-Brock *et al.* 1989). Studying how the different stages of a reproductive occasion impacts fitness components may help to better identify reproductive costs. This refinement has marked interest from an evolutionary perspective by allowing identifying critical reproductive periods of the life cycle during which selective pressure (Walther *et al.* 2002) would be expected to have the greatest impact.

A large number of papers have investigated reproductive costs in ungulates with contrasted results (Tavecchia *et al.* 2005, Weladji *et al.* 2008). Hamel *et al.* (Hamel *et al.* 2010b) clearly recalled how results that do not include individual heterogeneity can lead to misleading patterns (for example, a lack of observed costs when there actually is one). In addition, all these studies did not necessarily focus on the costs resulting from the same reproductive effort (e.g. Tavecchia *et al.* 2005 focused on the cost of gestation, Toïgo *et al.* 2002) considered the costs of gestation and lactation, and Clutton-Brock *et al.* 1989 considered the cost of gestation and the cost of lactation), while these stages should lead to different costs, precluding proper comparison among studies. Difficulties with long-term empirical studies are manifold, as studying costs of different component of reproductive effort require teasing apart whether a female without an offspring has given birth and lost her offspring or has not given birth, and obtaining as detailed as possible observation of female-offspring in the field from close to birth to offspring first anniversary. Such data are rare but using recent advances in state-dependent capture-mark-recapture allowing for

classification uncertainties opens new ways to analyze long-term data of individually monitored animals that were formerly not detailed enough, and therefore test for the existence of stage-dependent costs.

Here, we performed a comprehensive study of the cost of current reproduction on survival and future reproduction in adult females of Pyrenean chamois *Rupicapra pyrenaica pyrenaica*, accounting for the different stages of the reproductive effort and for individual heterogeneity. We benefited from a population intensively monitored by capture-mark-recapture (re-sighting probability > 0.98; (Loison et al. 2002); see also Results section), which offers the rare opportunity to decompose reproductive effort from gestation to weaning by distinguishing four reproductive states (Figure 29): non reproducing females, reproducing females whose kid died during spring, died during summer, or survived until weaning. We assessed the reproductive and survival costs related to each of these states by expanding a new methodological approach integrating robust design in multi-event models (Souchay et al. 2014). Our work also presents the first application of this model for estimating juvenile survival.

Focusing on the detection of individual heterogeneity and on the co-variation between fitness components, we tested 3 hypotheses. First, assuming the existence of trade-offs (Reznick et al. 2000), we expected a negative relationship between previous reproductive effort and current reproductive success with an increasing cost from non-reproducing females to females successfully weaning a kid (Figure 29). The costs of reproduction were expected to be higher for vital rates with the higher variance (i.e. fecundity and juvenile survival; Hamel et al. 2010b) than for adult survival. Second, if, individual heterogeneity constitutes the main factor structuring fitness components and their co-variation, we expected the existence of positive relationships between reproductive effort and subsequent reproductive success or survival. Third, if both trade-off and individual heterogeneity shape variation between fitness components, we expected to observe a cost of reproduction among, at least, the group of poorest quality.

Materials and Methods

Study population and area

We studied the population of Pyrenean chamois of Bazès, located in the foothills of the French Western Pyrenees (43°03'N, 0°13'W). The study area encompasses 400 ha between 1000-1800m a.s.l., and is mostly covered by alpine grass (*Festuca iskia*), rocks and forest (beech *Fagus sylvatica* and firs *Abies* sp.). The population originated from the release of 34

animals in the winters 1984 and 1985, after the local disappearance of the species in the 1950s.

Since 1990, animals were captured using traps, corrals, nets and leg-hold snares (all methods approved by the French Environment Ministry) during spring and late summer-autumn (for more details see Loison et al. 2002). For every individual, sex, age (estimated by counting horn annuli, (Schröder and Von Elsner-Schak 1985) and mass were recorded. This free predator population experienced two contrasted demographic periods: a colonizing period with a strong population increase rate ($r=0.25$; Loison et al. 2002) from the introduction to 2001, when the population size peaked at ca. 200 individuals, and a period of stabilization after 2002, with population size fluctuating between 90 and 130 individuals (Kourkgy et al. 2016). These two periods are delimited by an accidental lindane poisoning that occurred in spring 2001, and caused the death of at least 60 individuals (about one third of the population; Gibert et al. 2004, Kourkgy et al. 2016).

Reproductive data

In this population, the rut takes place between November and December, and the birth period between mid-April and mid-June, with the peak at the end of May (Kourkgy et al. 2016). Weaning process is characterized by a strong decrease in the suckling success during the second month of kid life (Ruckstuhl and Ingold 1994). This shift goes with a concomitant increase of grass in the kid's diet. The lactation can thus be divided in two periods, the early lactation (May-June), corresponding to the period where kid mostly rely on mother and the late lactation (July-August) with an increasing proportion of grass in its diet. Marked females were monitored from spring to autumn using binocular and scopes, during foot-surveys. The reproductive status of marked females was determined by the presence/absence of a kid at heel, owing to an intensive field monitoring from early April to late autumn (on average, during the study period, a female is seen 21 times a given year).

Study design:

We used capture-mark-resighting models to estimate survival and reproductive rates, combining robust-design (Pollock 1982) and multi-events (Pradel 2005) frameworks (Souchay et al. 2014). The principle of robust design is to consider primary and secondary occasions, where primary sessions consist of multiple secondary sampling occasions during which the system is assumed closed to migration, reproduction and death (Kendall et al. 1997). Closure is not assumed between primary sessions creating a combination of open and closed designs that enabled in our case the estimation of survival on an annual basis for adult females, and on a monthly basis for kids.

Multi-event models

In multi-states models, individuals move between states or die and can at each occasion be detected or not. When detected, an individual is attributed to one reproductive state. However, in multi-events models, we considered that the state of an individual can be imperfectly determined when it is observed (generating classification errors). In the multi-events models presented here, adult females can move between states or die between primary occasions, and can within each secondary occasion be detected or not assuming observation error.

We identified 5 different states by decomposing reproductive effort from gestation to weaning: death “D”, non-breeding “NB”, breeding and non-lactating “B”, breeding and lactating “L” and breeding and weaning “W”. These four reproductive states are linked to different costs of reproduction (Figure 29). Non-breeding females experienced no reproductive cost. Breeding and non-lactating females produced a kid which died during spring and experienced only the cost of gestation. Breeding and lactating females produced and suckled a kid during spring but lost their kid during summer. These females experienced costs of gestation and early lactation. Finally breeding and weaning females raised a kid to weaning and experienced the costs of gestation, early and late lactation. All transitions between living states are allowed between primary occasions. However, observations on the field, which correspond to the events of the multi-event model, are restricted to (0) Not seen, (1) Seen with a kid, or (2) Seen without a kid.

Robust design

The robust design allowed to link the events with the states of interest by decomposing the period of reproduction into 3 secondary occasions, nested within a primary occasion. Primary occasions corresponded to observations of females from April to December, and allowed to estimate survival of adult females on an annual basis by assuming mortality to occur during winter and early spring (Jonas et al. 2008). Secondary occasions are nested within these months, during which all females are all assumed to survive, can breed and raise their kid.

Secondary occasion

We defined 3 secondary occasions to estimate female reproduction and the survival of kids produced by the marked females: (AJ) April to June, which corresponds to the birth period (Kourkgy et al. 2016), (JA) July to August for estimating kid spring survival, and (SD) September to December for estimating kid summer survival. These secondary occasions allows defining the reproductive state of the females. A non-breeding “NB” female does not

have a kid during all these occasions. A breeding and non-lactating “B” female has a kid during the birth period AJ, but do not during the next secondary occasions. A breeding and lactating “L” females has a kid during the two secondary occasions AJ and JA, but do not during the last one SD. Finally, a breeding and weaning “W” female has a kid during all these occasions. In the field, females can be not seen (secondary event: 0), seen with a kid (secondary event: 1), or seen without a kid (secondary event: 2). For each secondary occasion (AJ, JA or SD), we keep a single observation (secondary event) with priority for female seen with a kid (1), and then female seen without kid (2). For example, for a female seen one time with kid (1) and three times without a kid (2) during AJ, the secondary event for this secondary occasion will be (1) (i.e. seen with a kid).

One assumption of multi-events model is to consider that the state of an individual can be imperfectly determined. During the birth period AJ for instance, a female, for which true status for a given year is to be reproductive, may be classified as without a kid, because it has not given birth yet. To account for this problem in classification of females into reproductive *versus* non reproductive status during the birth period AJ, we allowed for a “misclassification” of the observation of the female reproductive state. In the following periods (JA and SD) however, we assumed no misclassifications as all kids were already born.

Event for primary occasion

The actual framework of multi-events models does not allow using robust design. However, Souchay et al. (2014) have recently solved this problem by grouping the events of all secondary occasions in one annual event. In our case, we thus had for each female three secondary events grouped in a unique annual event related to a primary occasion. For example, the annual event of a female observed during the birth period AJ with a kid (secondary events for AJ: 1), not observed during JA (0) and finally observed without kid during SD (2) will be coded “102”. This female produce a kid, but the kid died during spring or summer, consequently this female may belong to any of these two states: breeding and non-lactating “B” or breeding and lactating “L”. We specified as many primary events as there were possible combinations of secondary events and related them to biological states in the diagram of fate presented in appendix S1.

Multi-events models use three types of parameters: the initial state probability, the probabilities of transition between states and the probabilities of the events conditional to the underlying states. In this model, the transition probabilities correspond to the adult female survival (S), the breeding probabilities (BP), the kid spring survival (SprS), and the kid summer survival (SumS). Between two primary occasions, a female can survive or die with a given probabilities (S). If female survive, she can breed with a given probability (BP) or not in which case, the reproductive state of this female will be “NB”. Then for females that breed,

the kid can survive to the spring (SprS) or not, in which case the female will be “B”. Finally, the kid can survive to the summer (SumS) for “W” females or die for “L” females. The events probabilities correspond to the probability to observe an individual during each of the three secondary occasions. During AJ, we assumed a classification error: a breeding female can be observed with or without a kid. Conversely, during JA and SD, we assumed no classification error: a female whose kid survived cannot be observed without kid. The decomposed transition matrices and events matrices are presented respectively in Appendices S2 and S3.

Hidden heterogeneity

We accounted for hidden individual heterogeneity structure on transition parameters (survival or/and capture probabilities) by using mixture models with discrete classes of individuals as presented in (Pledger et al. 2003, Pradel 2009). These mixture models statistically discriminated group of individual that have different mean value of parameters. This approach have already been use to study the effects of senescence on survival (Péron et al. 2010), quality of breeding site (Chevallier et al. 2013) or individual heterogeneity on demographic parameters (Garnier et al. 2015). In our study, the hidden state of individuals corresponds to their individual’s quality (“good” or “poor”) which is assumed to determine their adult survival, breeding, kid spring and summer survival probability. Technically, we implemented this hidden heterogeneity by doubling the reproductive state into “good” (+) and “poor” (-) quality females. We then obtained the nine following states: “NB+”, “NB-“, “B+”, “B-“, “L+”, “L-“, “W+”, “W-“, and D. As seen before, all transitions between reproductive states are allowed. Conversely, there was no transition between quality groups: individual of good quality remain good quality all its life. We considered individual heterogeneity as fixed heterogeneity: differences among individuals in performance are linked to some latent individuals characteristics, and these difference are expressed in constant (fixed) way over individuals’ lifetimes (Cam et al. 2002, Bergeron et al. 2011).

CMR Analysis

We controlled for the effects of density variation on reproductive performance by restricting the study period from 2002 to 2012 (see Kourkgy et al. 2016), when the population showed a demographic stabilization. For reproduction, three age classes are commonly used in ungulates: primiparous (2 or 3 years old for Pyrenean chamois), prime-age (4-12 years-old) and senescent females (>12 years old; e.g. Ericsson et al. 2001, Loison et al. 2002). We focused on prime-age females only because of small sample sizes in the other age classes (2-year-old n=14, 3-year-old n=15 and senescent n=23). The analysis was

performed on 61 different females from 4 to 12 years old corresponding to 253 annuals events.

We assessed the goodness-of-fit of our model by pooling all “alive” events together, which resulted into a multi-state data set including only alive or dead states (Souchay et al. 2014). We then applied to these data the goodness-of-fit test for Cormack-Jolly-Seber (CJS) models (i.e. full-time variation on survival and capture probabilities) using U-CARE (Version 2.3.2 Choquet *et al.* 2009a).

We performed our analysis using E-Surge (Version 1.9.0 Choquet, Rouan & Pradel 2009b). We selected the best model using AICc (Anderson and Burnham 2002). We conducted the analysis in four steps. First, we investigated the costs of reproduction by testing the effect of the previous reproductive status W, L, B, NB on adult female survival (S), breeding probability (BP), kid spring survival (SprS) and kid summer survival (SumS). We selected the best model for each parameter with a full cost model on the other parameters. The relationship between previous reproductive states and costs is represented on Figure 1. Second, from the best selected model in step 1, we tested for a full time effect on the four parameters to control for yearly variation in population and environmental characteristics (Coulson et al. 2000, Forchhammer et al. 2001, Koons et al. 2012, Willisich et al. 2013). Third, from the best selected model in step 2, we tested for an effect of heterogeneity on all the transition parameters with two groups (Péron et al. 2010), each group of individuals being associated with a distinct value of the parameter (Pradel 2009). We limited heterogeneity to two groups because of the complexity of the model. Finally, we tested again the effect of the previous reproductive status based on the selected model in case yearly variation and heterogeneity would have masked this effect when tested earlier. For the probability of observation, we estimated one parameter within each reproductive period (3 parameters) and did not test for time variation because of the constant intense field effort during the study period.

Results

Goodness-of-fit test

The overall goodness-of-fit test was not significant ($\chi^2=4.266$, $df=14$, $p=0.99$), and we detected neither transience ($\chi^2=3.833$, $df=8$, $p=0.87$) nor trap-dependence ($\chi^2=0.32$, $df=4$, $p=0.99$).

Model Selection

The selected model included a constant adult survival, a breeding probability depending on individual quality and previous lactation, a year-dependent kid spring survival and a constant kid summer survival. As a first step, we investigated the costs of reproduction by testing the effect of the previous reproductive status without any other effect and did not detect any cost of reproduction (**Appendix S4**): the model with the lowest AICc was the one with no effect of previous reproductive status on survival or breeding probabilities. We then included a time effect (second step) which was retained for kid spring survival but not for the other parameters (**Table 2A**). As a third step, we added heterogeneity on breeding probability but it did not improve the model fit by enough to select this model in lieu of the model with no heterogeneity (ΔAICc of 1.36, **Table 2B**). Even after accounting for temporal variation on kid spring survival found in step 2, we did not detect any cost of reproduction on adult survival or breeding probability (**Table 2 C, D**). We were only able to improve model fit by both including heterogeneity on breeding probability and time on kid spring survival (ΔAICc of 6.02 compared to the model without cost of reproduction and without heterogeneity). This model revealed a cost of lactation on breeding probability (**Table 2 E, Figure 30**).

Encounter probabilities:

The probability to observe a female was equal to 0.875 from April to June (the probability to not observe a female was estimated at 0.125 ± 0.02), to 0.80 ± 0.02 from July to August and to 0.87 ± 0.02 from September to December. The overall probability to observe a female without a kid during April-June while she was a breeder (i.e. classification error) was equal to 0.05 ± 0.02 .

Transition probabilities:

The adult female survival was estimated at 0.91 ± 0.02 . We detected two groups of females with different breeding probabilities and a cost of previous lactation in both groups. Non-lactating females in the previous year had a higher breeding probability in the current year than lactating females (Figure 30). The kid spring survival averaged 0.53 ± 0.23 , and varied from year to year, from 0 in 2007 to 0.83 ± 0.14 in 2003 with a coefficient variation (CV) of 42% (without 2007, the minimal value for spring survival was 0.41 ± 0.14 and CV was 25%). Finally, the kid summer survival was estimated at 0.84 ± 0.04 .

Discussion:

In agreement with expectations for a long-lived iteroparous large herbivore, adult survival was high and constant (Gaillard and Yoccoz 2003), while juvenile survival was much lower and variable (Gaillard et al. 1998b, 2000b), especially during the two first months of life. None of the survival components was affected by previous reproductive effort and only the effort devoted during lactation (but not during gestation, or during weaning) negatively impacted the probability of giving birth the next year. This cost was unveiled only when temporal variation in juvenile survival and individual heterogeneity were taken into account. These results highlights that detecting reproductive costs is complex in long-lived mammals and can be impaired by neglecting environmental variability or individual quality (Hamel et al. 2014).

By combining robust design with multi-event capture-recapture modeling, we estimated here two components of kid survival that are reputedly hard to estimate in free ranging population (Reed et al. 2015), and also revealed that cost of reproduction appeared only when contrasting the different states of reproductive effort (from gestation to weaning) in our models. With the exception of small intensively monitored populations (e.g. Bighorn in Ram Mountain: Festa-Bianchet & Jorgenson 1998, Portier *et al.* 1998 ; Red deer in Rum Island: Guinness, Albon & Clutton-Brock 1978; Soay sheep in the island of Soay: Clutton-Brock *et al.* 1996, Reindeer in Inari, Finland, Holand *et al.* 2003; Weladji *et al.* 2008) or experimental approaches, which are difficult to implement in ungulates (Tavecchia et al. 2005, G  lin et al. 2015), teasing apart the different components of reproduction and juvenile survival remains problematic due to incomplete information or difficulties to determine reproductive status. The use of robust design and multi-event capture-recapture modeling could help overcome some inference limitations and allow reanalyzing data sets to better understand among which trait components trade-offs really occur (Pardo et al. 2014).

The adult female survival rate was high, and within the range of survival rates usually found for chamois (Loison et al. 1999a, 2002, Corlatti et al. 2012, Tettamanti et al. 2015) and other ungulates (Gaillard et al. 2000b, Toigo et al. 2007). This parameter was constant over time and was not affected by individual heterogeneity or previous reproductive effort. All these results are in agreement with the evolutionary canalization of adult survival in female ungulates (Gaillard and Yoccoz 2003): all females maximize their survival, decreasing reproductive effort rather than jeopardizing survival (e.g. Festa-Bianchet and Jorgenson 1998). As also expected, juvenile survival during the first months of life showed strong temporal variability (Festa-Bianchet et al. 1998, Feder et al. 2008, Simard et al. 2014). Juvenile summer survival however was constant over time and relatively high (0.85). Both components of juvenile survival were unaffected by individual heterogeneity in the quality of

mothers, or by the mother's previous reproductive effort suggesting that environmental conditions experienced during early life rather than mothers attributes shaped this parameter (Andersen and Linnell 1997, Forchhammer et al. 2001, Adams 2005).

Studies investigating trade-offs provided contrasted results, with some finding the expected negative correlations between fitness components (Clutton-Brock et al. 1996, Testa 2004, Tavecchia et al. 2005, Moyes et al. 2006), while others found positive correlations that the authors generally explained by individual heterogeneity in quality (e.g. in reindeer Weladji et al. 2006, 2008; bighorn sheep Hamel et al. 2009a or female fur seals Beauplet et al. 2006). The method of phenotypical correlation (Reznick 1985) use alone does not allow to test these two mechanisms simultaneously, but only what process override the other (Weladji et al. 2008) without information about the magnitude of each mechanisms. Studies with positive correlation hypothesize that trade-offs are masked by individual heterogeneity, and conversely for studies with negative correlation (Van Noordwijk and De Jong 1986). In the same way, a study with no correlations concludes either that heterogeneity compensates the reproductive costs, or that the two mechanisms are not in play. However both mechanisms act simultaneously (Wilson and Nussey 2010) and should therefore be testing as such. Our methodological approach with discrete groups to take heterogeneity into account (Péron et al. 2010) have the advantage to allow testing simultaneously for heterogeneity and costs of reproduction without measurable trait of quality. Once confounding factors (heterogeneity and temporal variation in neonatal survival) were taken into account, reproductive cost occurred in both quality groups contrasting good breeders and poor breeders. This suggests that in studies where individual heterogeneity was not taken into account, trade-offs may have occurred at the individual level without being detected at the population level. This presence of two different types of females supports the individual quality hypothesis (Wilson and Nussey 2010) which states that in a population some individuals consistently outcompetes others. Here, low-quality females only represented a very small part of the population (7%) suggesting that successful females with high breeding probability constitute the rule in this population.

Reproductive costs came out as a negative relationship between lactation during spring, when kid mainly relies on milk production, and the female probability to give birth at the next occasion. This result is consistent with the fact that lactation is the most energy demanding component of maternal care in mammals (Gittleman and Thompson 1988). In addition, in capital breeders such as Pyrenean chamois inhabiting highly seasonal environment, like mountain or northern environment, early lactation takes place at a time when females are depleted after winter and have to build reserves for their own survival and the next reproductive attempt contributing to make the production of milk costly for a female. As such, environmental conditions during spring, which determine forage quality

and quantity during early lactation, have repeatedly been proven instrumental for mountain ungulates demographic parameters (Loison et al. 1999b, Pettorelli et al. 2007, Hamel et al. 2009c). As compared to lactation, giving birth to a kid that did not survive the neonatal period (i.e. dealing with gestation only) did not lead to any cost on the next reproductive success, which is consistent with the fact that gestation is much less energy demanding than lactation in mammals (Oftedal 1985). Similarly, lactating until weaning did not incur supplemental cost compared to early lactation only, suggesting that lactation in summer, when food resources for the mother are abundant and the kid has a mixed diet is an easier task.

Our results support that females of long-lived and iteroparous species, like ungulates, maximize adult survival at the expense of reproduction to maximize the occasions of reproduction and consequently fitness (Festa-Bianchet and Jorgenson 1998, Gaillard and Yoccoz 2003). Pyrenean chamois females bear a cost of lactation on future reproduction, but no cost in terms of survival. Such cost was unveiled only when taking into account individual heterogeneity, temporal variation in juvenile survival, and the different states of maternal effort: gestation, early and late lactation. Our study suggests that individual quality and trade-off are not mutually exclusive hypotheses (Wilson and Nussey 2010), and should be systematically assessed simultaneously in studies on cost of reproduction. Our work also stressed the central role of environmental conditions encountered in spring for juvenile survival and future reproduction (Portier et al. 1998, Simard et al. 2010, Garel et al. 2011, Tveraa et al. 2013). This finding has strong implications, in the context of the global warming, for understanding the long-term fitness consequences of changes in spring vegetation phenology for which females in this population have shown low adaptive potential (Kourkgy et al. 2016); see also (Moyes et al. 2011b) in red deer and (Plard et al. 2014) in roe deer).

Data Accessibility

We agree to archive the data associated with this manuscript should the manuscript be accepted. We will archive our data on Dryad.

Acknowledgements

We are grateful to G. Souchay and R. Choquet for the useful statistical discussions and comments provided. We also thank DIR Sud-Ouest, with special thanks to K. Foulché and his considerable involvement in the Pyrenean studies. This work has been made possible by students and professionals observing marked pyrenean chamois in the Bazès population.

Supporting information are provided in Annexe 3

References

- Adams, L. G. 2005. Effects of Maternal Characteristics and Climatic Variation on Birth Masses of Alaskan Caribou. *Journal of Mammalogy* 86:506–513.
- Andersen, R., and J. D. C. Linnell. 1997. Variation in maternal investment in a small cervid; the effects of cohort, sex, litter size and time of birth in roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia* 109:74–79.
- Anderson, D. R., and K. P. and Burnham. 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *Journal of Wildlife Management* 66:912–918.
- Aubry, L. M., E. Cam, D. N. Koons, J.-Y. Monnat, and S. Pavard. 2011. Drivers of age-specific survival in a long-lived seabird: contributions of observed and hidden sources of heterogeneity. *Journal of Animal Ecology* 80:375–383.
- Beauplet, G., C. Barbraud, W. Dabin, C. Küssener, C. Guinet, and T. Benton. 2006. Age-Specific Survival and Reproductive Performances in Fur Seals: Evidence of Senescence and Individual Quality. *Oikos* 112:430–441.
- Bergeron, P., R. Baeta, F. Pelletier, D. Réale, and D. Garant. 2011. Individual quality: tautology or biological reality? *Journal of Animal Ecology* 80:361–364.
- Cam, E., W. A. Link, E. G. Cooch, J. Y. Monnat, and E. Danchin. 2002. Individuals covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *American Naturalist* 159:96–105.
- Chevallier, C., P.-A. Crochet, N. Vincent-Martin, A. Ravayrol, and A. Besnard. 2013. Use of mixture models to characterize site quality in philopatric animals: a case study with Bonelli's eagle. *Animal Conservation* 16:198–206.
- Choquet, R., J.-D. Lebreton, O. Gimenez, A.-M. Reboulet, and R. Pradel. 2009a. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture–REcapture data. *Ecography* 32:1071–1074.
- Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009b. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. Pages 845–865 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, editors. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US.
- Clutton-Brock, T. H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B* 236:339–372.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337:260–262.
- Clutton-Brock, T. H., I. R. Stevenson, P. Marrow, A. D. MacColl, A. I. Houston, and J. M. McNamara. 1996. Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* 65:675–689.
- Corlatti, L., K. Lebl, F. Filli, and T. Ruf. 2012. Unbiased sex-specific survival in Alpine chamois. *Mammalian Biology* 77:135–139.

Coulson, T. N., E. J. Milner-Gulland, and T. H. Clutton-Brock. 2000. The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267:1771–1779.

Ericsson, G., K. Wallin, J. P. Ball, and M. Broberg. 2001. Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology* 82:1613–1620.

Feder, C., J. G. A. Martin, M. Festa-Bianchet, C. Bérubé, and J. Jorgenson. 2008. Never too late? Consequences of late birthdate for mass and survival of bighorn lambs. *Oecologia* 156:773–781.

Festa-Bianchet, M., J.-M. Gaillard, and J. Jorgenson. 1998. Mass and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *American Naturalist* 152:367–379.

Festa-Bianchet, M., and J. T. Jorgenson. 1998. Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behavioral Ecology* 9:144–150.

Forchhammer, M. C., T. H. Clutton-Brock, J. Lindström, and S. D. Albon. 2001. Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology* 70:721–729.

Gaillard, J. M., D. Pontier, D. Allaine, J. D. Lebreton, J. Trouvilliez, and J. Clobert. 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos* 56:59–76.

Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, and N. G. Yoccoz. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13:58–63.

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

Gaillard, J.-M., and N. G. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306.

Garel, M., J.-M. Gaillard, J.-M. Jullien, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. 2011. Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. *Journal of Mammalogy* 92:1112–1117.

Garnier, A., J.-M. Gaillard, D. Gauthier, and A. Besnard. 2015. What shapes fitness costs of reproduction in long-lived iteroparous species? A case study on the Alpine ibex. *Ecology*.

Gélin, U., M. E. Wilson, G. Coulson, and M. Festa-Bianchet. 2015. Experimental manipulation of female reproduction demonstrates its fitness costs in kangaroos. *Journal of Animal Ecology* 84:239–248.

Gibert, P., J. Appolinaire, and SD65. 2004. Intoxication au lindane dans les Hautes-Pyrénées. *Faune Sauvage* 261:42–47.

Gittleman, J. L., and S. D. Thompson. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist* 28:863–875.

Guinness, F. E., S. D. Albon, and T. H. Clutton-Brock. 1978. Factors affecting reproduction in red deer (*Cervus elaphus*) hinds on Rhum. *Journal of Reproduction and Fertility* 54:325–334.

Hamel, S., S. D. Côté, and M. Festa-Bianchet. 2010a. Maternal characteristics and environment affect the costs of reproduction in female mountain goats. *Ecology* 91:2034–2043.

- Hamel, S., S. D. Côté, J.-M. Gaillard, and M. Festa-Bianchet. 2009a. Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology* 78:143–151.
- Hamel, S., J.-M. Gaillard, N. G. Yoccoz, A. Loison, C. Bonenfant, and S. Descamps. 2010b. Fitness costs of reproduction depend on life speed: empirical evidence from mammalian populations. *Ecology Letters* 13:915–935.
- Hamel, S., M. Garel, M. Festa-Bianchet, J. M. Gaillard, and S. D. Côté. 2009b. Spring Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) predicts annual variation in timing of peak faecal crude protein in mountain ungulates. *Journal of Applied Ecology* 46:582–589.
- Hamel, S., N. G. Yoccoz, and J.-M. Gaillard. 2014. A standardized approach to estimate life history tradeoffs in evolutionary ecology. *Oikos* 123:151–160.
- Herfindal, I., H. Haanes, E. J. Solberg, K. H. Roed, K. A. Hogda, and B.-E. Sæther. 2014. Moose body mass variation revisited: disentangling effects of environmental conditions and genetics. *Oecologia* 174:447–458.
- Holand, Ø., K. H. Røed, A. Mysterud, J. Kumpula, M. Nieminen, and M. E. Smith. 2003. The effect of sex ratio and male age structure on reindeer calving. *Journal of Wildlife Management* 67:25–33.
- Jonas, T., F. Geiger, and H. Jenny. 2008. Mortality pattern of the Alpine chamois: the influence of snow–meteorological factors. *Annals of Glaciology* 49:56–62.
- Jönsson, K. I. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78:57–66.
- Kendall, W. L., J. D. Nichols, and J. E. Hines. 1997. Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology* 78:563–578.
- Knape, J., N. Jonzén, M. Sköld, J. Kikkawa, and H. McCallum. 2011. Individual heterogeneity and senescence in Silvereyes on Heron Island. *Ecology* 92:813–820.
- Koons, D., P. Terletzky, P. Adler, M. Wolf, D. Ranglack, F. Howe, K. Hersey, W. Paskett, and J. du Toit. 2012. Climate and density-dependent drivers of recruitment in plains bison. *Journal of Mammalogy*:475–481.
- Kourkgy, C., M. Garel, J. Appolinaire, A. Loison, and C. Toïgo. 2016. Onset of autumn shapes the timing of birth in Pyrenean chamois more than onset of spring. *Journal of Animal Ecology* 85:581–590.
- Leader-Williams, N., and C. Ricketts. 1982. Seasonal and Sexual Patterns of Growth and Condition of Reindeer Introduced into South Georgia. *Oikos* 38:27–39.
- Lindström, null. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14:343–348.
- Loison, A., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, J. T. Jorgenson, and J.-M. Jullien. 1999a. Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology* 80:2539–2554.
- Loison, A., J.-M. Jullien, and P. Menaut. 1999b. Relationship between chamois and isard survival and variation in global and local climate regimes: contrasting examples from the Alps and Pyrenees. *Ecological Bulletins* 47:126–136.

- Loison, A., C. Toïgo, J. Appolinaire, and J. Michallet. 2002. Demographic processes in colonizing population of isard (*Rupicapra pyrenaica*) and ibex (*Capra ibex*). *Journal of Zoology*, London 256:199–205.
- McNamara, J. M., and A. I. Houston. 1996. State-dependent life histories. *Nature* 380:215–221.
- Moyes, K., T. Coulson, B. J. T. Morgan, A. Donald, S. J. Morris, and T. H. Clutton-Brock. 2006. Cumulative reproduction and survival costs in female red deer. *Oikos* 115:241–252.
- Moyes, K., D. H. Nussey, M. N. Clements, F. E. Guinness, A. Morris, S. Morris, J. M. Pemberton, L. E. Kruuk, and T. H. Clutton Brock. 2011. Advancing breeding phenology in response to environmental change in a wild red deer. *Global Change Biology* 17:2455–2469.
- Oftedal, O. T. 1985. Pregnancy and Lactation. Pages 215–236 *Bioenergetics of Wild Herbivores*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Pardo, D., C. Barbraud, and H. Weimerskirch. 2014. What shall I do now? State-dependent variations of life-history traits with aging in Wandering Albatrosses. *Ecology and Evolution* 4:474–487.
- Pelletier, F., D. Réale, D. Garant, D. W. Coltman, and M. Festa-Bianchet. 2007. Selection on heritable seasonal phenotypic plasticity of body mass. *Evolution* 61:1969–1979.
- Péron, G., P.-A. Crochet, R. Choquet, R. Pradel, J.-D. Lebreton, and O. Gimenez. 2010. Capture–recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos* 119:524–532.
- Pettorelli, N., F. Pelletier, A. Von Hardenberg, M. Festa-Bianchet, and S. D. Côté. 2007. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* 88:381–390.
- Plard, F., J.-M. Gaillard, T. Coulson, A. M. Hewison, D. Delorme, C. Warnant, and C. Bonenfant. 2014. Mismatch between birth date and vegetation phenology slows the demography of roe deer. *PLoS biology* 12:e1001828.
- Pledger, S., K. H. Pollock, and J. L. Norris. 2003. Open Capture-Recapture Models with Heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber Model. *Biometrics* 59:786–794.
- Pollock, K. H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management* 46:752–757.
- Portier, C., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, J. T. Jorgenson, and N. G. Yoccoz. 1998. Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology* 245:271–278.
- Pradel, R. 2005. Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61:442–447.
- Pradel, R. 2009. The stakes of capture–recapture models with state uncertainty. Pages 781–795 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, editors. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US.
- Reed, J. M., C. R. Field, M. D. Silbernagle, A. Nadig, K. Goebel, A. Dibben-Young, P. Donaldson, and C. S. Elphick. 2015. Application of the complete-data likelihood to estimate juvenile and adult survival for the endangered Hawaiian stilt. *Animal Conservation* 18:176–185.

- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44:257–267.
- Reznick, D., L. Nunney, and A. Tessier. 2000. Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution* 15:421–425.
- Robbins, C. T., and B. L. Robbins. 1979. Fetal and neonatal growth patterns and maternal reproductive effort in ungulates and subungulates. *The American Naturalist* 114:101–116.
- Ruckstuhl, K., and P. Ingold. 1994. On the suckling behaviour of Alpine chamois *Rupicapra rupicapra*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59:230–235.
- Schröder, W., and I. Von Elsner-Schak. 1985. Correct age determination in chamois. Pages 65–70 in S. Lovari, editor. *The biology and management of mountain ungulates*. Croom Helm, London, UK.
- Simard, M. A., T. Coulson, A. Gingras, and S. D. Cote. 2010. Influence of Density and Climate on Population Dynamics of a Large Herbivore Under Harsh Environmental Conditions. *Journal of Wildlife Management* 74:1671–1685.
- Simard, M. A., J. Huot, S. de Bellefeuille, and S. D. Côté. 2014. Linking conception and weaning success with environmental variation and female body condition in a northern ungulate. *Journal of Mammalogy* 95:311–327.
- Souchay, G., G. Gauthier, and R. Pradel. 2014. To breed or not: a novel approach to estimate breeding propensity and potential trade-offs in an Arctic-nesting species. *Ecology* 95:2745–2756.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stephens, P. A., I. L. Boyd, J. M. McNamara, and A. I. Houston. 2009. Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90:2057–2067.
- Tavecchia, G., T. Coulson, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, J. C. Pilkington, F. M. D. Gulland, and T. H. Clutton-Brock. 2005. Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* 74:201–213.
- Testa, J. W. 2004. Population dynamics and life history trade-offs of moose (*Alces alces*) in south-central Alaska. *Ecology* 85:1439–1452.
- Tettamanti, F., S. Grignolio, F. Filli, M. Apollonio, and P. Bize. 2015. Senescence in breeding success of female Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*): the role of female quality and age. *Oecologia* 178:187–195.
- Toïgo, C., J.-M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, E. Largo, J. Michallet, and D. Maillard. 2007. Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic Alpine ibex: evidence for a conservative life-history tactic. *Journal of Animal Ecology* 76:679–686.
- Toïgo, C., J.-M. Gaillard, D. Gauthier, I. Girard, J.-P. Martinot, and J. Michallet. 2002. Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Ecoscience* 9:427–433.
- Tveraa, T., A. Stien, B.-J. Bårdsen, and P. Fauchald. 2013. Population Densities, Vegetation Green-Up, and Plant Productivity: Impacts on Reproductive Success and Juvenile Body Mass in Reindeer. *PLOS ONE* 8:e56450.
- Van Noordwijk, A. J., and G. De Jong. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *American Naturalist* 128:137–142.

Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.

Weladji, R. B., J.-M. Gaillard, N. G. Yoccoz, Ø. Holand, A. Mysterud, A. Loison, M. Nieminen, and N. C. Stenseth. 2006. Good reindeer mothers live longer and become better in raising offspring. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273:1239–1244.

Weladji, R., A. Loison, J.-M. Gaillard, Ø. Holand, A. Mysterud, N. G. Yoccoz, M. Nieminen, and N. C. Stenseth. 2008. Heterogeneity in individual quality overrides costs of reproduction in female reindeer. *Oecologia* 156:237–247.

Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100:687–690.

Willisch, C. S., K. Bieri, M. Struch, R. Franceschina, R. Schnidrig-Petrig, and P. Ingold. 2013. Climate effects on demographic parameters in an un hunted population of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Journal of Mammalogy* 94:173–182.

Wilson, A. J., and D. H. Nussey. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution* 25:207–214.

Figures

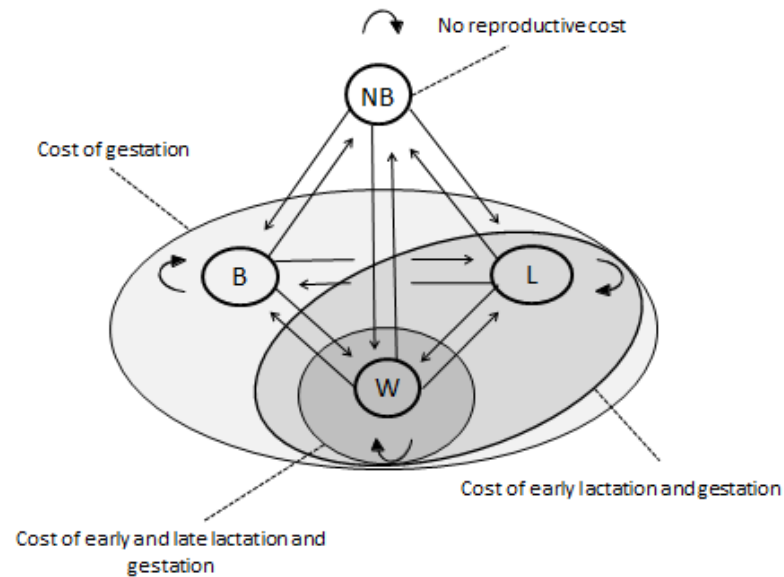


Figure 29 : Diagram of transition between the four living states (non-breeding “NB”, breeding and non-lactating “B”, breeding and lactating “L” and breeding and weaning “W”) with the associate reproductive cost.

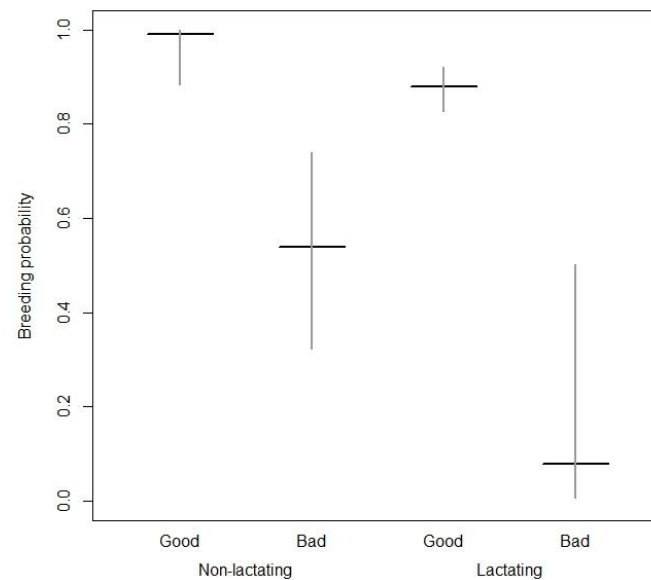


Figure 30 : Breeding probability of Pyrenean chamois depending of previous reproductive effort (non-lactating female vs lactating female) and quality groups (good vs poor breeders). The vertical line corresponds to the standard error.

Chapitre 4 : From gestation to weaning: Combining robust design and multi-event models unveils cost of lactation in a large herbivore

Tableau 2 : (A and B) Model selection testing for the effects of time and heterogeneity on adult female survival (S), breeding probability (BP), kid spring survival (SprS), kid summer survival (SumS). (C and D) Model selection testing for the effect of previous reproductive status on S and BP, with time effect on SprS. (E) Model selection testing for the effect of previous reproductive status on breeding probability with time effect on SprS and heterogeneity on BP. Np: number of parameters; $\Delta AICc$, difference in AICc between the tested model and the model with the lowest AICc, and AICc weight (Wi) of the tested models are provided. The selected model appears in bold.

A_ Time					B_ Heterogeneity				
Model	Np	AICc	$\Delta AICc$	Wi	Model	Np	AICc	$\Delta AICc$	Wi
Kid spring survival	20	1402.904	0.000	0.997	Breeding probability	22	1401.55	0.00	0.55
No time Effect	11	1414.840	11.935	0.003	No effect	20	1402.90	1.36	0.28
Kid summer survival	19	1423.010	20.105	0.000	Annual survival	22	1404.66	3.11	0.12
Annual survival	20	1425.733	22.829	0.000	Kid spring survival	22	1407.40	5.86	0.03
Breeding probability	20	1430.938	28.034	0.000	Kid summer survival	22	1407.62	6.07	0.03
C_Previous reproductive state on S					D_Previous reproductive state on BP				
Model	Np	AICc	$\Delta AICc$	Wi	Model	Np	AICc	$\Delta AICc$	Wi
Gestation	21	1402.66	0.00	0.27	Early + Late Lactation	22	1401.85	0.00	0.30
Model Null	20	1402.90	0.25	0.24	Model Null	20	1402.90	1.06	0.18
Gestation + Late Lactat	22	1404.10	1.45	0.13	Early Lactation	21	1402.97	1.12	0.17
Gestation + Early Lacta	22	1404.80	2.14	0.09	Full Model	23	1403.37	1.52	0.14
Full Model	23	1405.36	2.70	0.07	Gestation + Early Lacta	22	1404.77	2.93	0.07
Early Lactation	21	1405.14	2.48	0.08	Late Lactation	21	1405.21	3.37	0.06
Late Lactation	21	1405.22	2.57	0.07	Gestation	21	1405.25	3.40	0.06
Early + Late Lactation	22	1405.68	3.02	0.06	Gestation + Late Lacta	22	1407.58	5.73	0.02
E_Previous reproductive state on BP with heterogeneity on BP									
Model	Np	AICc	$\Delta AICc$	Wi					
Lactation	23	1396.88	0.00	0.38					
Lactation + weaning	24	1397.58	0.70	0.27					
Gestation + lactation	24	1399.22	2.34	0.12					
Full model	25	1399.99	3.11	0.08					
Gestation	23	1400.95	4.07	0.05					
Model null	22	1401.55	4.66	0.04					
Weaning	23	1401.97	5.09	0.03					
Gestation + weaning	24	1402.73	5.84	0.02					
Model null without H	20	1402.90	6.02	0.02					

Addendum : Effet du climat sur la survie et la reproduction de l'isard au Bazès

Dans le Chapitre 2, nous avons vu que les conditions environnementales sont susceptibles d'influencer la performance des femelles et la survie de leur jeune. Pour aller plus loin dans l'étude des sources de variations démographiques chez l'isard, nous avons testé l'influence de variables climatiques sur la survie adulte annuelle, la fécondité, et la survie juvénile printanière et estivale.

A partir du modèle utilisé dans l'article « From gestation to weaning: Combining robust design and multi-event models unveils cost of lactation in a large herbivore », nous avons testé l'effet des conditions climatiques au printemps, en été et en hiver. Plus précisément, nous avons testé l'effet de la température et des précipitations au printemps et en été de l'année $t-1$ sur la survie adulte (de l'année $t-1$ à l'année t), la fécondité (de l'année t) et la survie juvénile (de l'année t), ainsi que la température et la hauteur de neige en hiver de l'année $t-1$ à t . Pour la survie juvénile, nous avons aussi testé l'effet des conditions climatiques rencontrées par le jeune, soit la température et les précipitations au printemps de l'année t pour la survie juvénile printanière et estivale de l'année t , ainsi que la température et les précipitations durant l'été pour la survie juvénile estivale. Le printemps est ici défini comme la période des naissances, soit du 15 avril au 15 juin. Pour l'été, nous avons considéré les mois de juillet et août, et pour l'hiver les mois de décembre à mars. Sur la période d'étude, les variables climatiques prises en compte montrent une variabilité interannuelle marquée (Figure 31).

Aucune des variables testées n'a d'effet sur la survie adulte, la fécondité, ou la survie juvénile estivale, qui montrent une faible variabilité temporelle. En effet, pour ces trois paramètres démographiques, les modèles avec paramètre constant sont meilleurs que les modèles incluant un effet du climat ou une variabilité interannuelle (Tableau 3). La survie juvénile printanière est en revanche très variable dans le temps (le modèle avec variabilité annuelle a l'AICc le plus bas, Tableau 3, Figure 32). Une partie de cette variabilité est expliquée par les précipitations durant cette période (AICc du modèle incluant les précipitations au printemps < AICc du modèle constant). Lorsque la quantité de pluie augmente de 97.8mm à 326.2mm, la survie juvénile printanière diminue de 0.71 ± 0.08 (estimation $\pm$ SE) à 0.37 ± 0.07 .

Chez les grands herbivores, les jeunes ont moins de réserves et des besoins métaboliques plus importants que les adultes (Hudson & White 1985). Ils sont donc plus

sensible aux conditions climatiques et à la disponibilité alimentaire (Portier et al. 1998, Solberg et al. 2001, Willis et al. 2013). Le fait que le climat n'influence que la survie juvénile printanière n'est donc pas surprenant, et en accord avec le fait que les autres paramètres démographiques n'aient pas montré de variabilité temporelle sur la période d'étude.

Cependant, le fait que l'effet des précipitations printanières sur la survie juvénile soit négatif est plutôt inattendu. Portier et al. (1998) par exemple, ont trouvé un effet positif des précipitations aux printemps sur la survie néonatale des agneaux de mouflon des Rocheuses, et ont expliqué ce résultat par un effet positif des précipitations sur la quantité et la qualité de la végétation. L'effet de la disponibilité (en qualité et quantité) des ressources alimentaires au printemps sur la croissance des jeunes est aujourd'hui bien connu (Pettorelli et al. 2005c, Herfindal et al. 2006, Garel et al. 2011). Ce phénomène doit aussi avoir lieu sur le pic du Bazès, mais doit être compensé par un effet délétère. Notre hypothèse est que, dans cette population, les précipitations printanières peuvent avoir un effet direct sur les jeunes chevreux, en affectant leur capacité de thermorégulation. Avec un ratio entre la surface et le volume de leur corps bien plus élevé que les adultes, les nouveau-nés sont soumis à une déperdition thermique importante (Munn & Dawson 2004). Lors de la phase néo-natale, de fortes précipitations pourraient donc accentuer ce phénomène (Parker 1988), impactant ainsi la probabilité de survie des jeunes. Un tel résultat a déjà été montré chez le mouton de Soay avec un impact négatif des précipitations en mars sur la survie des individus (Catchpole et al. 2000).

Toutefois, d'autres facteurs semblent affecter la survie juvénile printanière (Tableau 3). Une piste pour les recherches futures serait de s'intéresser à la date des naissances. Un mauvais ajustement entre la période de naissance et la période de disponibilité alimentaire pourrait entraîner une forte mortalité juvénile (Plard et al. 2014), notamment dans cette population chez laquelle la date de naissance est peu variable (Kourkgy et al. 2016).

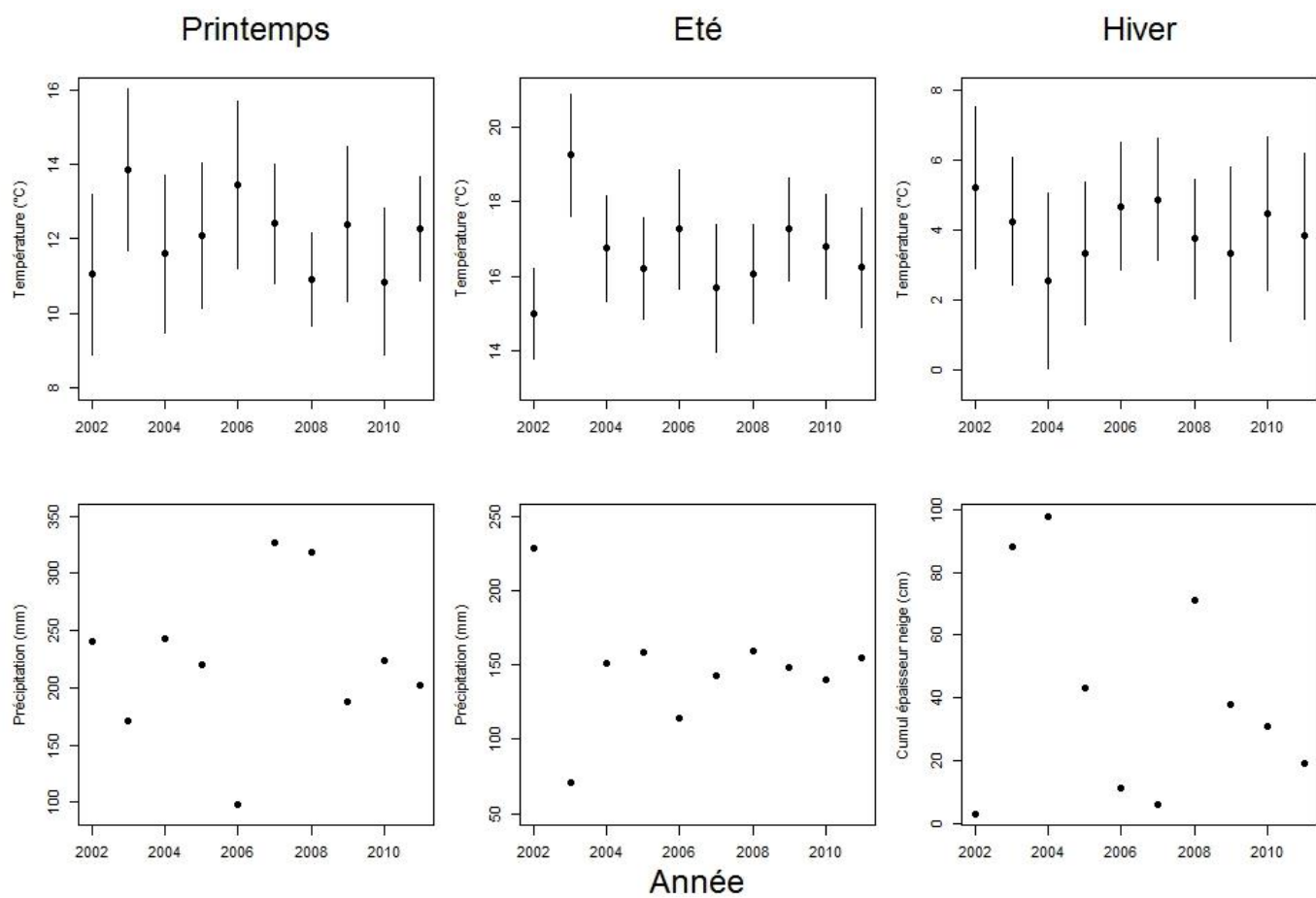


Figure 31 : Variation des variables climatiques testées sur la survie adulte, la fécondité, et la survie juvénile de l'isard sur le population du Bazès durant la période d'étude (2002-2011).

Chapitre 4 : From gestation to weaning: Combining robust design and multi-event models unveils cost of lactation in a large herbivore

Tableau 3 : Sélection de modèle pour tester l'effet du climat sur la survie adulte, la fécondité, et la survie juvénile printanière et estivale. Np = Nombre de paramètres, déviance, $\Delta AICc$: différence entre le modèle testé et le modèle avec le plus faible AICc, et le poids d'AICc sont donnés pour chaque modèle. Le modèle sélectionné apparait en gris.

Survie adulte					
Modèle	Np	Deviance	AICc	$\Delta AICc$	AICcWi
Constant	23	1346.45	1396.88	0.00	0.23
Précip. Eté	24	1344.15	1396.99	0.11	0.22
Temp. Hiver	24	1345.10	1397.94	1.05	0.14
Précip. Printemps	24	1345.21	1398.05	1.16	0.13
Temp. Printemps	24	1345.39	1398.23	1.34	0.12
Temp. Eté	24	1346.06	1398.90	2.02	0.09
Hauteur neige	24	1346.43	1399.27	2.39	0.07
Année	32	1337.02	1409.82	12.94	0.00

Fécondité					
Modèle	Np	Deviance	AICc	$\Delta AICc$	AICcWi
Constant	23	1346.45	1396.88	0.00	0.23
Temp. Printemps	24	1344.54	1397.37	0.49	0.18
Temp. Eté	24	1344.55	1397.39	0.51	0.18
Hauteur neige	24	1345.15	1397.99	1.10	0.13
Précip. Printemps	24	1345.21	1398.04	1.16	0.13
Précip. Eté	24	1345.95	1398.79	1.91	0.09
Temp. Hiver	24	1346.43	1399.27	2.38	0.07
Année	32	1339.13	1411.93	15.05	0.00

Survie juvénile printanière					
Modèle	Np	Deviance	AICc	$\Delta AICc$	AICcWi
Année	23	1346.45	1396.88	0.00	0.97
Précip. Printemps t	15	1373.38	1405.24	8.36	0.01
Constant	14	1379.06	1408.69	11.80	0.00
Temp. Printemps t-1	15	1376.87	1408.74	11.85	0.00
Hauteur neige	15	1377.64	1409.51	12.63	0.00
Précip. Printemps t-1	15	1377.83	1409.70	12.81	0.00
Temp. Eté t-1	15	1378.61	1410.48	13.59	0.00
Temp. Printemps t	15	1379.03	1410.90	14.02	0.00
Temp. Hiver	15	1379.05	1410.91	14.03	0.00
Précip. Eté t-1	15	1379.06	1410.93	14.04	0.00

Survie juvénile estivale					
Modèle	Np	Deviance	AICc	$\Delta AICc$	AICcWi
Constant	23	1346.45	1396.88	0.00	0.22
Temp. Eté t	24	1344.91	1397.75	0.86	0.14
Hauteur neige	24	1345.66	1398.50	1.62	0.10
Précip. Eté t	24	1345.91	1398.75	1.86	0.09
Temp. Printemps t-1	24	1345.96	1398.80	1.92	0.08
Précip. Printemps t	24	1346.14	1398.98	2.09	0.08
Précip. Printemps t-1	24	1346.29	1399.13	2.25	0.07
Précip. Eté t-1	24	1346.33	1399.17	2.28	0.07
Temp. Hiver	24	1346.41	1399.25	2.37	0.07
Temp. Eté t-1	24	1346.45	1399.28	2.40	0.07
Temp. Printemps t	24	1350.41	1403.25	6.36	0.01
Année	31	1338.52	1408.76	11.87	0.00

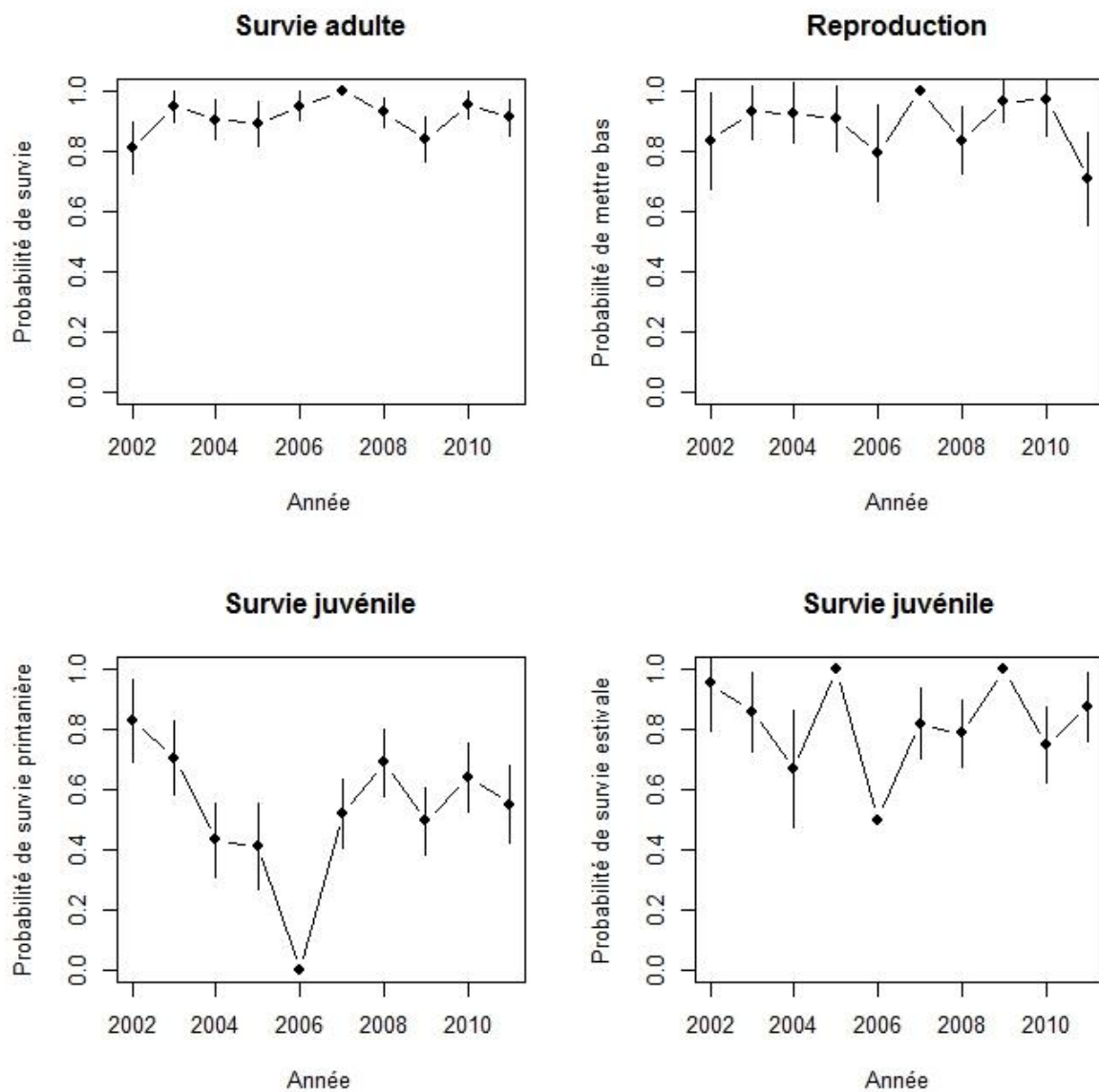


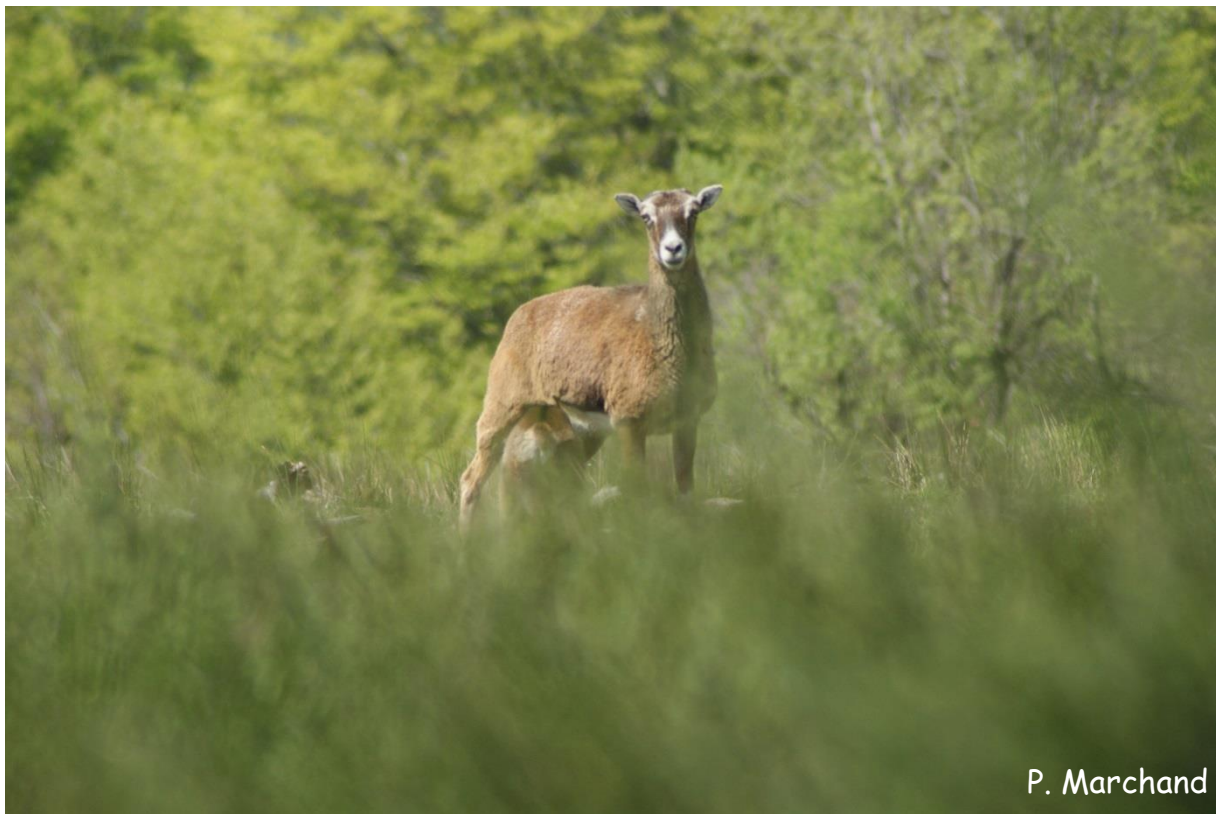
Figure 32 : Variation temporelle de la survie adulte, fécondité, survie juvénile printanière et estivale

Références

- Catchpole, E.A., Morgan, B.J.T., Coulson, T.N., Freeman, S.N. & Albon, S.D. (2000) Factors influencing Soay sheep survival. *Applied Statistics*, 49, 453–472.
- Garel, M., Gaillard, J.-M., Jullien, J.-M., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. (2011) Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. *Journal of Mammalogy*, 92, 1112–1117.
- Herfindal, I., Sæther, B.-E., Solberg, E.J., Andersen, R. & Høgda, K.A. (2006) Population characteristics predict responses in moose body mass to temporal variation in the environment. *Journal of Animal Ecology*, 75, 1110–1118.
- Hudson, R.J. & White, R.G. (1985) *Bioenergetics of Wild Herbivores*, CRC Press. Boca Raton, Florida.
- Kourkgy, C., Garel, M., Appolinaire, J., Loison, A. & Toïgo, C. (2016) Onset of autumn shapes the timing of birth in Pyrenean chamois more than onset of spring. *Journal of Animal Ecology*, 85, 581–590.
- Munn, A.J. & Dawson, T.J. (2004) The ecophysiology of survival in juvenile red kangaroos *Macropus rufus*: greater demands and higher costs. *Australian Mammalogy*, 26, 161.
- Parker, K.L. (1988) Effects of heat, cold, and rain on coastal black-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 2475–2483.
- Pettorelli, N., Weladji, R.B., Holand, Ø., Mysterud, A., Breie, H. & Stenseth, N.C. (2005) The relative role of winter and spring conditions: linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biology Letters*, 1, 24–26.
- Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, A.M., Delorme, D., Warnant, C. & Bonenfant, C. (2014) Mismatch between birth date and vegetation phenology slows the demography of roe deer. *PLoS biology*, 12, e1001828.
- Portier, C., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., Jorgenson, J.T. & Yoccoz, N.G. (1998) Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology*, 245, 271–278.
- Solberg, E.J., Jordhoy, P., Strand, O., Aanes, R., Loison, A., Sæther, B.-E. & Linnell, J.D.C. (2001) Effects of density-dependence and climate on the dynamics of a Svalbard reindeer population. *Ecography*, 24, 441–451.
- Willisch, C.S., Bieri, K., Struch, M., Franceschina, R., Schnidrig-Petrig, R. & Ingold, P. (2013) Climate effects on demographic parameters in an un hunted population of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Journal of Mammalogy*, 94, 173–182.

Chapitre 5 : Fast-living ewes: an atypical life history strategy in Mediterranean mouflon

Article en préparation



P. Marchand

Fast-living ewes: an atypical life history strategy in Mediterranean mouflon

Quentin Richard¹, Mathieu Garel¹, Anne Loison², Christian Itty¹ and Carole Toïgo¹

¹Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Unité Faune de Montagne, 5
allée de Bethléem, ZI Mayencin, 38610 Gières, France

²Laboratoire d'Écologie Alpine, CNRS UMR5553, Université de Savoie, Bâtiment
Belledonne, F-73376, Le Bourget-du-Lac, France.

Abstract

Understanding the sources of variation of fitness components and how they are related is a central issue of life history theory which has strong evolutionary and management implications. We studied how reproductive success and survival varied with age and weather variables, and how they inter-related by investigating trade-offs while accounting for individual heterogeneity in a long-lived mammal, the Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.). Our study was based on the longitudinal monitoring of 212 individually marked ewes followed over 13 years, during a period of high and stable density. We found individual heterogeneity in reproductive success but not in survival, suggesting ewes belonged to two groups partitioning good from poor performers. Senescence in survival was detected, as classically reported for large herbivores, while all old females reproduced every year before dying, providing support for the terminal investment hypothesis (Pianka et Parker 1975, Clutton-Brock 1984). Spring temperature and precipitation impacted next survival and reproductive success, likely through their effects on the length of growing season and vegetation productivity, which both determines food available for the constitution of the reserves that will allow this capital breeder to handle winter survival and gestation. Surprisingly, the low snow cover encountered in this area had negative effect on reproduction, probably exacerbated by the limiting conditions, in term of resources, faced by the population. Overall, our results suggest that ewes have developed a fast living strategy, investing more in reproduction and less in survival compared to other species of large herbivores.

Introduction

Co-variation occurs among fitness components, and limits the diversity of life-history strategies developed by organisms (Stearns 1992). This diversity is structured mainly by adult size, and along a slow-fast continuum (Gaillard et al. 1989, Gaillard et al. 2016). For a given size, early and fast reproduction goes along with an early death. Conversely, long-lived species tend to reproduce late and slowly. Indeed, life history strategies are rooted in the principle of energy allocation (Van Noordwijk and De Jong 1986), which stipulates that the amount of energy available for an individual is limited and has to be allocated either to growth, reproduction, or survival, generating trade-offs between fitness components (Stearns 1992). For instance, a high energy allocation to current reproduction often leads to a cost (negative co-variation) in terms of survival or future reproduction (Stearns 1992, Roff 2002, Hamel et al. 2010b). In mammals, costs of reproduction on other fitness components are expected to be particularly strong because of the high energy requirements linked to late gestation and lactation (Robbins and Robbins 1979, Oftedal, 1985, Gittleman and Thompson 1988, Clutton-Brock 1989). However, many empirical studies failed to detect the expected negative relationship between current reproduction and future reproduction or survival, even often highlighting a positive co-variation between fitness components (Cam et al. 2002, Tavecchia et al. 2005, Weladji et al. 2008, Hamel et al. 2009a, Aubry et al. 2011, Knape et al. 2011). All these studies advocate that individual heterogeneity in quality (Wilson and Nussey 2010) acts as a confounding factor, and has thus to be accounted for when looking at the co-variation between fitness components. In a given population, some individuals may consistently acquire more resources and dispose of sufficient energy to achieve reproduction, survival and reproduction again, so that a positive co-variation among fitness components occurs at the population level, obscuring the expected intra-individual trade-off (Van Noordwijk and De Jong 1986). Individual heterogeneity has indeed recently revealed to be a major factor influencing population dynamics (Tuljapurkar 2013, Plard et al. 2016).

In large herbivores, the quality of individuals within a population has been successfully explained by genetic characteristic (Fitzsimmons et al. 1995, Von Hardenberg et al. 2007a, Brambilla et al. 2015), maternal effects (Gaillard et al. 1998a, Loison et al. 2004) or environmental conditions encountered early in life (i.e. cohort effects) (Albon et al. 1992, Gaillard et al. 2003, Hamel et al. 2009b, Toïgo et al. 2013). Besides this fixed quality, age and environmental conditions experienced by the individual are critical factors of variation in individual performance (Douhard et al. 2013).

Survival and reproduction typically show strong age-structured patterns, by improving in early life, reaching a plateau in prime age, and then declining (Caughley 1966, Loison et al. 1999, Gaillard et al. 2000, Nussey et al. 2013). The decline of reproductive performance linked to senescence in old ages however may be counter-balanced because reproductive tactics could change when individual ages. For instance, the terminal

investment hypothesis predicts that when survival prospects are low, and residual reproductive value approaches zero, individuals should invest all available resources in their terminal breeding attempt (Williams 1966, Pianka and Parker 1975, Clutton-Brock 1984). So far, empirical evidence for terminal investment in long-lived females is scarce and most studies support the alternative senescence hypothesis which predicts a decline in reproductive performance with age (Ericsson 2001, Martin and Festa-Bianchet 2011, Morin et al. 2016 but see Froy et al. 2013). Methodological issues may partly explain this lack of empirical support. Indeed, several studies investigating terminal investment have been conducted at the population level (e.g. Weladji et al. 2002) and could not partition between within-individuals changes in performance from variation in the phenotypic composition of successive age stages in the population (Vaupel et al. 1979). For instance, if individuals with lower than average breeding success also tend to die young, they will be underrepresented in older age classes (van de Pol and Verhulst 2006), leading to an artificial increase of reproductive success at the population level. Such selective disappearance of individuals of lesser quality would hide senescence in performance and lead to an erroneous conclusion for terminal investment (Cam et al. 2002). Longitudinal individual-based studies are thus required for testing this hypothesis.

Among the environmental conditions experienced by individuals, density and climate are important factors influencing demographic rates. Density-dependent effects on fitness components have been widely investigated, showing evidence for gradual responses of the different vital rates with increasing density, that depend on the life history strategy (Eberhardt 2001). Among ungulates, juvenile survival and age at primiparity are the first parameters to respond to an increase in density, while adult survival is the last one (Bonenfant et al. 2009). In temperate areas, climatic variation has also a strong effect on population dynamics of large herbivores through direct (e.g. thermoregulation) and indirect (trophic interactions) effects (Post and Stenseth 1999, Myrsetrud et al. 2001, Walther et al. 2002, Nielsen et al. 2012, Albon et al. 2016, Davis et al. 2016.). Species living in highly seasonal environments, like mountain ungulates, have to cope with alternating periods of vegetation outburst, with great quantity of high quality food (spring and summer) and periods of severe food shortage (winter). These species are mainly capital breeders (*sensu* Jönsson 1997), and during spring and summer, they need to have sufficient energy intake to both overcome current reproduction (late gestation and lactation), and to accumulate body reserves for next winter survival and for the beginning of the next reproductive event (fecundation and gestation) (Gaillard et al. 2000b, Richard et al. 2000, Weladji et al. 2002b, Beauplet and Guinet 2007, Pettorelli et al. 2007, Hamel and Côté 2008, Garel et al. 2011). Vital rates are thus expected to be highly sensitive to climatic variables that affect spring and summer vegetation productivity, as well as the harshness of winter, when they have limited access to forage and high energy expenditure linked to thermoregulation and moving in snow (Coulson et al. 1997, Loison and Langvatn 1998, DelGiudice et al. 2002, Willisch et al. 2013).

To be able to study the variation of vital rates in a holistic way, individual-based studies are necessary. Indeed, they allow analyzing directly survival and reproduction of individuals, while accounting for the effects of age (e.g. Loison et al. 1999, Cote and Festa-Bianchet 2001, Weladji et al. 2002a) and individual heterogeneity (e.g. Hamel et al. 2009a, Péron et al. 2010, Moyes et al. 2011), two essential prerequisites as we previously mentioned. Such studies also allow investigating how different fitness components co-vary (trade-offs, Hamel et al. 2010) and are the only way to overcome the bias induced by selective disappearance in the investigation of the variability of reproductive tactics with age (for instance to test the terminal investment hypothesis, Cam et al. 2002).

In this study, we analyzed female demographic rates (i.e. survival and reproduction) in a high density population of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) relying on longitudinal data obtained from a long-term capture-mark-recapture monitoring. We used a new methodological approach integrating robust design in multi-event models to better fit observation process (Souchay et al. 2014, Richard et al. in revision), and to reduce bias, which is a crucial issue in observational studies (Cochran and Rubin 1973). We first defined the age-related patterns of survival and reproduction of mouflon females. We expected senescence in survival rates as commonly reported in ungulate species (Gaillard et al. 2000), and investigated whether senescence also occurred for reproductive rates. Alternatively, females could invest more into reproduction when closer to the end of their life, which would fit the terminal investment hypothesis. We then tested whether individual heterogeneity occurred on both parameters and whether costs of reproduction could be detected on survival or future reproduction, once heterogeneity was accounted for. We expected to detect costs of reproduction on subsequent reproduction but not on survival, i.e. only on the vital rate expected to have the higher variance in long-lived species (Hamel et al. 2010). Last, we investigated how spring, summer and winter weather variables contributed to variation in demographic process. We specifically focused on hot and dry summers which have previously been found to have negative effects on lamb survival (Garel et al. 2004) and behavioral components related to food acquisition in adult females (Bourgoin et al. 2011, Marchand et al. 2015a). Conversely, due to a low altitudinal range and the Mediterranean location of the study site (see Materials and Methods), we expected little effect of winter conditions on survival and reproduction.

Material and Methods

Study area and population

We studied the Mediterranean mouflon population inhabiting the Caroux-Espinouse massif (43°38'N, 2°58'E, 17,000 ha, 118–1,124m a.s.l.), at the southern edge of the Massif Central, in southern France (Garel et al. 2007). Climatic conditions are variable, consisting of

a mixture of oceanic, mediterranean and mountain influences, with generally hot dry summers (average amount of precipitation 1.7 ± 1 mm, mean daily temperature 17.2 ± 2 °C in July–August at 1022 m and during the 2001–2015 period), wet autumns (average amount of precipitation 6 ± 4 mm in October–November) and fairly cold winters (mean daily temperature 2.3 ± 1.4 °C in December–March) with a limited period of snow cover restricted to hill tops and plateaus (Thiebaut 1971 and see “Climatic data” section below). This mouflon population originated from 19 individuals (9 males and 10 females) released between 1956 and 1960 in the Wildlife Reserve (WR) situated in the central part of the massif (1,704 ha; 532–1,124m a.s.l.; Garel et al. 2007). Except in this protected area, the population of mouflon has been managed by harvesting based on annual quotas since 1973. No large predators and competitors were present during the course of the study. Only recently (spring–summer 2014), we progressively observed indices of wolf presence (killed mouflon, visual/camera trap observations) with a maximum of one individual observed at a time. Wild boar *Sus scrofa scrofa* and roe deer *Capreolus capreolus* were the other ungulate species present in the massif, but at low density in comparison to mouflon.

The mouflon population has been monitored by capture-mark-recapture since 1974 (Garel et al. 2007). Mouflons were captured during spring using individual traps and dropping net baited with salt. Animals were marked with colored collars (Cugnasse et al. 2001) and visually monitored year-round. Tooth eruption and replacement were the only reliable criteria used to estimate the age of females. When performed during the trapping period, it allowed a reliable estimation of age until 3 years (Ryder 1983). For this reason, only females captured between 0 and 3 years were considered correctly age-determined and were used in our study. Details of the study area and population were presented in Garel et al. (2005b) and Marchand et al. (2015a).

Reproductive data

In our population, ewes are commonly viewed as monotocous (twinning rate <3%) and sexually mature from 1.5 years of age (Garel et al. 2005). Rut takes place from end of October to early January (Bon et al. 1993), and births occur from late March to early June (Bon et al. 1993). The reproductive status of marked females was determined by the presence/absence of a lamb at heel from mid-March until end of September. Later in the season, when the pre-rut period starts, lambs become closer to each other and stay further from their mother (Le Pendu et al. 1996). Consequently, seeing a female without young did not necessarily mean that she did not reproduce. We thus restricted data from October to December to positive contacts of breeding females seen with a young at heel. The reproductive status of sexually mature females (i.e. ≥ 2 years) has been consistently yearly recorded since 2003, and only for females trapped within the WR (>85% of animals captured during the course of the study) which were weakly concerned by hunting (but see Benoist et

al. 2014). Our data set included the capture-resighting history of 212 females of known-age from 2-yr old to 13-yr old, combining 612 reproductive events of females seen at least once from mid-March to end-December during the 2003-2015 period. Within this relative short time period, population was considered to be at high and relatively stable density (Garel et al. 2007, Appendix 1) so that density-dependent processes were not expected to generate annual variation in demographic parameters.

Multi-event model

Our multi-event capture–recaptures model combined recaptures, resightings with observation of breeding success, and recoveries. Because breeding status could not be always determined with certainty, we combined robust-design (Pollock 1982) and multi-events (Pradel 2005) frameworks (Souchay et al. 2014) to be able to deal with such indeterminate states. The principle of robust design is to consider primary and secondary occasions, where primary sessions consist of multiple secondary sampling occasions during which the system is assumed closed to migration, reproduction and death (Kendall et al. 1997). Following Souchay et al. (2014), we integrated robust design in our model using 3 intra-annual periods, which allowed to take into account the error in the determination of reproductive status and to reduce bias when estimating breeding probability.

We focused on breeding and survival probabilities. A female could thus be in three biological states: dead, breeding and non-breeding. Individuals moved between states (Figure 33) and could at each occasion be detected or not, and when detected could be appropriately attributed to one reproductive state or not, considering that the reproductive state of an individual was imperfectly determined when it was observed.

The robust design allowed estimating different probabilities of observation according to each secondary occasion. Primary occasions were observations of females from mid-March to December, and allowed to estimate survival of adult females on an annual basis, assuming mortality to occur during winter and early spring. Because we were interested in estimating natural survival probability, females harvested outside the WR were right-censored (Lebreton et al. 1992), i.e. their history was taken into account until they were killed, but their death was not included in the calculation of natural mortality. A few females ($n=26$) lost their collar and were right-censored too. Secondary occasions were nested within these months, during which all females were all assumed to survive, and can breed and raise their kid. In our case, we established three secondary occasions: lambing period from 15 March to 15 June, rearing period from 16 June to 30 September and pre-rut period from 1 October to 31 December. During the two first secondary occasions 3 events were possible for each female: not seen (0), seen with a young (1), or seen without a young (2). A female seen with a young was considered breeding, whereas we assumed error in the

determination of breeding success for females seen without a young. During the last secondary occasion (1 October-31 December) when the bond between the young and its mother becomes loose (see “Reproductive data” section above), we only considered the observation of females seen with a young. Females seen without a young during this occasion were considered not seen (0) because this observation did not bear any information on the reproductive status. Two events were then possible at this third occasion: not seen (0), seen with a young (1).

The annual event used for multi-events model was the combination of the events of the secondary occasions (Figure 34). In this study, we were only interested in breeding and survival probabilities. Breeding probability was defined as the probability for a female to produce a young in spring. Integrating robust design in this multi-event model allowed to reliably estimating the observation error, i.e. the probability to observe a female without a lamb while this female was breeding.

Violation of the closed population assumption

In some years, intra-annual mortality may occur challenging the assumption of closed population made by the robust design (Kendall et al. 1997). However, integrating intra-annual mortality in our models led to convergence issues. Therefore, we made the hypothesis that mortality within primary occasions was low and only affected observation probability on secondary occasions, and thus should only slightly positively bias survival probability. We assessed this hypothesis by running models with constant survival with and without intra-annual mortality. From the model with intra-annual mortality, we found that mortality occurred mainly between winter and spring (survival= 0.83 ± 0.02 , estimate $\pm$ SE), was low between spring and summer (survival= 0.96 ± 0.03) and that no mortality occurred between spring and autumn (survival= 1 ± 0). The model without intra-annual mortality estimated the annual survival to 0.81 ± 0.02 , which was very close to the result provided by the model with intra-annual mortality (0.80 ± 0.03). From this result, we were confident that the potential violation of the closed population hypothesis within primary occasions was not an impediment to the use of robust-design in our study.

Climatic data

We tested the effect of different weather variables on survival and breeding probabilities. We obtained weather data from the Fraisse-Murat Météo France station based at Fraisse-Murat, situated on the upper part of the study area (43°38'N, 2°49'E, 1022m a.s.l., 10km west from the study site; see also Marchand et al. 2014). We considered spring (15

March-15 May) and summer (15 June-15 August) precipitation and temperature of the previous year (time $t-1$) as covariates in our model to explain survival and breeding probabilities at time t . Winter conditions were characterized using average temperature and snow cover from 1 December ($t-1$) to 15 March (t) and were tested on survival and reproduction at year t . Snow cover being not recorded by the weather station, we retrieved it from the National Snow and Ice Data Center and the MODIS/Terra Snow Cover 8-Day L3 Global 500m Grid product (MOD10A2; Hall et al. 2006). Data corresponded to the maximum snow cover extent over an eight-day compositing period at a 500 m resolution. In our models, snow cover corresponded to the average number of pixels covered by snow on the area (151 pixels) used by females. This area corresponded to the 90% kernel computed from all locations of the females monitored during the study period and for which we had spatial coordinates during re-sightings. The average elevation of the area used by these females was of 942m and 20% (in average) was covered by snow during winter period (Figure 37).

Age effect on reproduction and survival

To determine age-specific patterns in reproduction and survival, we first fitted models with complete age-dependence, and used the results from this model (Figure 36) to test for different age structures (Gaillard et al. 2000). For reproduction, we tested 4 age-structures contrasting, or not, 3-yrs old females (potentially still including a high proportion of primiparous females) with prime-aged and old females. Specifically, we distinguished between 2, 3 and 4 age-classes: 2 age-classes (3-9, ≥ 10), 3 age-classes (3, 4-9, ≥ 10 or 3-7, 8-9, ≥ 10) and 4 age-classes (3 years, 4-7 years, 8-9 years and ≥ 10). It has to be noted that the initial state of our model corresponded to the probability of first breeding at 2-yrs old. For survival we tested the following age structures to account for senescence: 3 models with 2 age-classes (2-9 and 10-13 years old; 2-10 and 11-13 years old; 2-11 and 12-13 years old), and two models fitting an approximation of the Gompertz model with a linear decrease of survival on logit scale from 10 years and 11 years old (Loison et al. 1999a).

Cost of reproduction and latent heterogeneity

The cost of reproduction on survival and breeding probability was assessed by testing the effect of the reproductive output of previous occasion (breeder or non-breeder at time $t-1$) on survival and breeding probabilities at time t , that is to say by testing whether transition probabilities were state-specific (Lebreton and Pradel 2002). To test for individual heterogeneity in breeding and survival, we used mixture models with 2 discrete classes of

individuals as presented by Pledger, Pollock and Norris (2003). Multi-event models allow taking into account a discrete, hidden individual heterogeneity structure on the transition parameters (Pradel 2009). The aim of mixture models is to discriminate groups of individuals that have different mean values of a given parameter. This approach has already been used to study the effects of senescence on survival (Péron et al. 2010), quality of breeding site (Chevallier et al. 2013) or individual heterogeneity on demographic parameters (Garnier et al. 2015). In our study, the hidden state classifies individuals into good vs poor quality according to performance on breeding and survival. To implement this heterogeneity, we doubled the reproductive state to discriminate “good” (+) and “poor” (-) quality individuals. We then obtained the five following states : “NB+”, “NB-”, “B+”, “B-”, and D. Like we saw before, all transitions between reproductive states could happen, but no transition between quality groups was allowed : an individual of good quality remained in the good quality group all its life. We considered here individual heterogeneity as fixed heterogeneity: differences among individuals in performance were linked to some latent individuals characteristics, and these differences were expressed in a constant (fixed) way over individuals’ lifetimes (Cam et al. 2002, Bergeron et al. 2011). When other covariates were further added to the model, their effect was implemented as additive to heterogeneity.

CMR Analysis

We first performed the goodness-of-fit test of our multi-event model using U-CARE (Version 2.3.2 Choquet et al. 2009), after pooling all “alive” events as recommended by Souchay et al. (2014). We then applied the goodness-of-fit test for Cormack-Jolly-Seber (CJS) models (i.e. full-time variation on survival and capture probabilities) using U-CARE (Version 2.3.2 Choquet et al. 2009a). We performed our analysis using E-Surge (Version 1.9.0 Choquet et al. 2009b).

Integrating robust design in our model led to multiply the number of parameters for observation probability by the number of secondary occasions. However, the high number of parameters for this model led to numerical problems of convergence along with incorrect parameter estimations (Pradel 2005). We therefore proceeded in a way to limit the complexity and the number of models tested. First, we used a continuous covariate (log-transformed number of days spent in the field) to model the re-sighting probability among secondary occasions instead of a full time model. In addition, preliminary analysis showed that this covariate performed well compared to the full time model ($\Delta AICc = 26.67$; $AICc$ $P(\log(\text{field days})) = 3537.35$; $AICc$ $P(\text{time}) = 3563.01$). Second, for initial states, which corresponded to the probability of breeding at 2-yr old, we did not account for a time effect and only tested for differences of breeding probability with older females. Because complete models would be over parameterized, we divided the model selection procedure into three successive steps. At each of the following step, we began to select the best model for

breeding probability and then selecting for survival probability. First, from a full time dependent model, we tested for the effect of age on survival and breeding probability, but without state-dependent transition probabilities and heterogeneity. From the best age model, we tested for the effects of reproductive cost and heterogeneity on survival and breeding probability. Finally, from the model retained from the two previous steps, we tested whether the temporal variation in survival and breeding probability was accounted by weather variables. Model selection was based on AICc (Burnham and Anderson 2002).

Results

Goodness-of-fit test

The full time dependent model satisfactorily fitted the data ($\chi^2=18.58$, $df=32$, $P=0.97$), and we detected neither trap-dependence ($\chi^2=5.91$, $df=10$, $p = 0.82$) nor transience ($\chi^2=8.81$, $df=11$, $P=0.63$).

Age-dependent patterns

Breeding and survival probabilities showed a strong age-related variation (Figure 36). The best model describing age-specific breeding probabilities included a constant breeding probability from 3 years old to 9 years old (mean $\pm$ SE: 0.75 ± 0.14), and from 10 to 12 years old (1 ± 0 ; Table 4). Breeding probability for females aged 13 years was non-estimable because we had breeding information for only 1 ewe. The best model describing age-related female survival combined a constant survival rate from 2 to 10 years of age (0.83 ± 0.07) and a linear decrease on logit scale following a Gompertz model for females >10 years old (Table 4). For initial states, considering that the breeding probability of 2 years old (0.59 ± 0.06) differed from the one of older females significantly improved the model fit ($\Delta AICc=28.79$).

Heterogeneity and reproductive cost

The best model included heterogeneity in breeding probabilities, but not in survival, and no reproductive cost (Table 5). High quality group had a breeding probability of 0.83 ± 0.08 , whereas the low quality group had a breeding probability of 0.23 ± 0.18 . The female of low quality group represented 17% of ewes.

Weather

The weather variables we tested were highly variable across the study period (Figure 37, coefficients of variation ranging from 9% to 72%). We did not detect any specific

temporal trend except for summer precipitation (slope =12, se = 3.8, p=0.008), with an unusual amount of rain in 2014, and to some extent for summer temperature (slope = -0.27, se = 0.11, p = 0.03). This absence of marked temporal patterns along with a high inter-annual stochasticity offered us a well suited framework to assess the contribution of weather variables on demographic process.

Both breeding probabilities and survival rates were significantly time-dependent (Figure 38, variation coefficients: 20.6% for survival rates and 20.7% for breeding probabilities). This temporal variation was well accounted for by weather variables (Table 6). Breeding probabilities were markedly dependent on spring temperature and winter snow cover (Table 6). As spring temperatures increased from 5.5°C to 9.5°C, breeding probability increased from 0.63 to 0.95 (slope on a logit scale: 0.82, se=0.31). Inversely, ewes reproduction decreased with the amount of more snow covering the area, the (breeding probability decreased from 0.94 to 0.64 when the proportion of area covered with snow increased from 0.06 to 0.042, slope on a logit scale=-0.64, se=0.24). Spring precipitation, but not temperature, positively influenced mouflon ewe survival which ranged from 0.67 a dry spring to 0.91 a wet spring (slope on a logit scale=0.62, se=0.18) (Table 6). None of the summer weather variables has been found to have an effect on the two demographic parameters studied.

Discussion

We found individual heterogeneity in reproductive success but not in survival, and reproductive cost was detected neither on future reproduction nor on survival. Age markedly influences both demographic rates, with classical senescence patterns displayed in survival rates (Gaillard et al. 2000), and unusual age-specific patterns in breeding probabilities, as allocation to reproductive effort increased in the oldest females. Both vital rates showed temporal variation that was well accounted for by weather variability, which stressed the importance of environmental conditions encountered during the plant growing season. Absolute values of both demographic parameters, as well as their co-variation, suggested that ewes adopted an atypical fast living strategy for an ungulate species (Gaillard et al. 2016) by trading off relatively high reproductive effort against relatively low survival for a species of such body mass.

Individual Heterogeneity drives reproductive performance

We found a strong heterogeneity in the reproductive pattern, with 2 groups partitioning females with high fecundity and females with low fecundity. Females of both groups had however similar survival, suggesting that females with low fecundity did not undergo the same level of trade-off between their demographic parameters than good

females, and did the choice to lower their reproductive contribution in favor of their own survival. These two groups highlight the existence of two kinds of females regarding their reproductive ability (the good performers and the poor ones; Cam et al. 2002, Weladji et al. 2008, Hamel et al. 2009a) rather than the existence of two different reproductive tactics (Moyes et al. 2009), as in our population, the fitness of poor breeders should be lower than the fitness of good breeders. These differences could be linked to social rank (Côté and Festa-Bianchet 2001), cohort effects (Hamel et al. 2009b), or home range quality (McLoughlin et al. 2007), and further works should be conducted to identify the individual characteristics contrasting good vs poor females.

No reproductive cost

Even after individual heterogeneity has been accounted for, we detected no cost of reproduction on subsequent survival or reproduction.

This is, at first sight, an expected result concerning survival in this taxa (Hamel et al. 2010), because this vital rate has been evolutionary canalized in ungulates to show little variation over time (Gaillard and Yoccoz 2003). However, survival of ewes showed a temporal variability similar to that of breeding probability, which is not in line with the expected canalization of this parameter, and suggests that ewes have developed particular survival and reproductive tactics, as will be developed later in discussion.

It was more surprising not to detect any cost on subsequent reproduction. Two non-exclusive processes could explain this unexpected result. First, in mammals, lactation is much more costly than gestation (Oftedal 1985, Gittleman and Thompson 1988), and females nursing a young until weaning should suffer higher costs than females losing young soon after (Bårdsen et al. 2009). Reproductive cost may be masked in our study because we pooled females that gave birth but lost their young (probably around 20% of reproducing females; Garel unpublished data), which are expected to suffer low or no cost, and those that raised their young until weaning (Clutton-Brock et al. 1983, Festa-Bianchet et al. 1998, Morano et al. 2013). We recently highlighted in another mountain herbivore (Pyrenean chamois *Rupicapra pyrenaica pyrenaica*; Richard et al. in revision) the importance to disentangle the successive phases of a reproductive event to investigate reproductive costs. This makes even more sense here as a variable and high proportion of females are likely to lose their lamb due to the negative impact of summer droughts occurring in this Mediterranean region (Garel et al. 2004) and to the density-dependent context faced by the population (Appendix 1, Garel et al. 2007). Second, the heterogeneity in individual quality between the two groups could explain that no cost occurs (Hamel et al. 2010b). Good females may acquire sufficient resources to be able to reproduce each year (Weladji et al.

2006, Hamel et al. 2009a) whereas poor females reproduce so infrequently that no negative co-variation can arise between 2 successive reproductive events.

Age-dependent pattern: senescence in survival and terminal investment

Age strongly structured survival, as reported for other large herbivores (Loison et al. 1999, Gaillard et al. 2000, Coulson et al. 2001, Festa-Bianchet et al. 2003, Toïgo et al. 2007), with a marked decrease in survival after 10 years of age. Evidence for a decrease in survival with age linked to senescence, the deterioration of physiological functions with age, is now largely reported in free-ranging populations of large mammals (Gaillard et al. 2003b, Nussey et al. 2013).

Reproductive patterns also showed a strong age-structure, with fecundity improving from primiparity (2 years-old, average fecundity of 0.59) to prime age (3-9 years old, average fecundity of 0.84 for 'good' females), and peaking up in old ages (fecundity of 1 from 10 years old onwards). While they suffer a sharp decrease in survival rate after 10 years and no female survived after 14 years (maximal longevity of 14 years when considering the 1277 trapped females since 1974), every female aged 10 years and older reproduced every year. Poor females survived as well as good females, so that selective disappearance of poor quality individuals (Vaupel et al. 1979, Cam et al. 2002) is thus not expected to drive our results. In addition, among the 19 females that lived after 10 years, their average fecundity while they were prime aged was 0.82 which was very close to the average value found for the good group and suggested that these females were not 'super females. We thus posit that this result supports the terminal investment hypothesis, which predicts that the degree of allocation to reproduction is driven by the residual reproductive value (expected future fecundity), and that females should thus invest hardly in each reproductive event late in life, when they have little survival prospect (Pianka and Parker 1975, Clutton-Brock 1984). Some studies have reported an increasing allocation to reproduction late in life, but without associated survival costs ('terminal allocation', Ericsson 2001, Weladji et al. 2010), but observation of terminal investment in wild populations is relatively scarce (but see Froy et al. 2013 for a long-lived bird). To our knowledge, this is the first study using longitudinal data that provides evidence for terminal investment in an ungulate species.

Spring and winter conditions affect survival and reproductive performance

Mouflon is a capital breeder, relying on the reserves accumulated during spring and summer to survive next winter and to handle next gestation (Jönsson 1997). Food conditions

arising during previous spring/summer are thus crucial for survival and reproductive performance (Portier et al. 1998, Pettorelli et al. 2007, Post and Forchhammer 2008, Bårdsen and Tveraa 2012). We found that reproductive performance was enhanced in years following increased temperatures early in the plant growing season, and that ewes survived better after wet springs. In our study area, high temperatures in spring should shorten the period of food shortage and promote early plant growth, so that period of food availability during seasons following hot springs should be lengthened. In this area where summer droughts can be severe and are known to negatively affect lamb survival (Garel et al. 2004), and behavioural components related to foraging activities (Bourgoin et al. 2011, Marchand et al. 2015), high spring precipitations are expected to lengthen the period of vegetative growth and the abundance of convenient food resources during summer. Through their impact on vegetation, both variables are thus expected to influence the body condition of ewes before winter, and consequently impact both survival and fecundity. These results reinforce the key role of plant phenology as a driving force in population dynamics of herbivorous mammals and the idea that early and long access to high-quality vegetation should be a strong determinant of fitness for species living in seasonal environments (Herfindal et al. 2006, Klein 1965, Pettorelli et al. 2007, Garel et al. 2011). However, why reproductive performance was linked to temperatures while survival was linked to precipitation remains unclear and should be further investigated. This might suggest that the drivers of the physiological and physical characteristics linked to survival and reproduction may not be the same.

Absence of detrimental effects of summer conditions on breeding and survival probabilities of adult females differed from what had been previously found on lamb survival in this population (Garel et al. 2004). However, adult females more than lambs were buffered against summer droughts by being able (1) to trade lamb survival for their own survival and (2) to build fat reserves during spring while lambs faced these limiting conditions shortly after birth. We also previously showed that adult females were partly able to compensate behavioral impact of summer drought by increasing foraging activities during the night (Bourgoin et al. 2011). This compensatory behaviour would thus be enough to limit the fitness consequences of summer conditions encountered by females. However, we also cannot firmly exclude that the short time series considered here did not limit our statistical ability to detect significant trends.

Finally, although our study area stands at low altitude and in a Mediterranean region which both limit winter severity, we found a negative effect of snow cover on the reproductive performance of ewes. Mouflon is a grazer which is constrained during winter to forage on sparse and low-quality ligneous species (Cransac et al. 1997, Marchand et al. 2013). This diet characteristics combined with a marked habitat deterioration faced by this population (Garel et al. 2007; and see Appendix 1 for biological consequences) may have exacerbated the role of snow on reproductive performance.

A fast life history

Prime-age ewes survival averaged 0.83, which is low compared to other ungulate species for which prime-age survival is classically >0.90 (Gaillard et al. 2000 for a review; 0.95 in bighorn sheep Jorgenson et al. 1997; 0.99 in Alpine ibex Toïgo et al. 2007; 0.95 in 3 different populations of chamois Bleu et al. 2015; 0.91 in isard, Richard et al. in prep; 0.93 in red deer Loison and Langvatn 1998; 0.95 in roe deer Gaillard et al. 1993), but consistent with recent analysis on this population (King and Brooks 2003) and prime age survival of Soay sheep (0.87 Clutton-Brock et al. 1992), a closely related species with the same generation time (Hamel et al. 2016). This low survival of prime-age females, along with its substantial temporal variability (coefficient of variation similar to that of breeding probability), may be linked to a relatively high investment in reproduction. Indeed, the average probability to give birth each year was 0.83 for the good females, which is high for a monotocous ungulate under limiting environmental conditions (Appendix 1; Garel et al. 2007). Indeed, fecundity is known to be impacted when density-dependent processes regulate a population of large herbivores (Bonenfant et al. 2009a). Accordingly, studies on density-dependent populations of monotocous mountain ungulates all reported fecundity well below the 0.83 value obtained here for mouflon: 0.70 in chamois (Morin et al. 2016), 0.45 and 0.36 respectively in two populations of Alpine ibex (Toïgo et al. 2002, Rughetti et al. 2015), 0.65 for isard (Crampe et al. 2010).

Concomitantly, age at primiparity was not postponed from the period when the population was in a colonizing phase (Cugnasse et al. 1985, Garel et al. 2005a) to the period when the population had to cope with limiting environmental conditions (present study; Figure 36), females giving birth for the first time at 2 years. In addition, a high proportion (near 60%) of 2-year-old still reproduced (93% in the 1980's, Cugnasse et al. 1985). This is an unusual pattern. Age at primiparity is usually one of the first vital rates, along with juvenile survival, to respond when density increases, with females delaying their first reproduction for 1 or 2 years (Eberhardt 2002, Bonenfant et al. 2009). The proportion of females reproducing at the earliest possible age is usually low. For instance, in species previously cited, all females have delayed their age at primiparity to 3 years old with a fecundity of 0.3 in chamois (Morin et al. 2016) and 0.1 in ibex (Rughetti et al. 2015),. Ewes seem thus to have chosen to live relatively fast, adopting a less conservative strategy than other ungulate females in general (Gaillard and Yoccoz 2003, Toïgo et al. 2007), and to bighorn ewes in particular (Festa-Bianchet and Jorgenson 1998): they invest more energy in producing young and less in surviving long. Other ungulate species known to have a similar fast reproductive tactic are the Saiga antelope (*Saiga tatarica tatarica*) and the Soay sheep (Coulson et al. 2000). In the latter, closely related to Mediterranean mouflon (Chessa et al. 2009), females reproduce as young as 1 year of age and produce twins (up to 38%), even under severe environmental conditions, and even at a cost to survival (Clutton-Brock et al. 1991, 1996, Tavecchia et al. 2005). It has to be noted that very similar reproductive patterns in terms of primiparity and twinning rates have also been found in some populations of mouflon (see

Garel et al. 2005), sometimes also experiencing very limited environmental conditions (e.g. Boussès and Réale 1998 in Kerguelen archipelago). Both Mediterranean mouflon and Soay sheep are historically and genetically related being the remnants of the first domesticated wild mouflon readapted to feral life (Chessa et al. 2009). Although domestication process was less extensive in Mediterranean mouflon than Soay sheep, as evidenced by the very close phenotypic characteristics of the former with source populations, Mediterranean mouflon has historically being occasionally crossbred with some domestic and wild sheep (Boussès and Réale 1998). One explanation of the fast life-history strategy developed by both species could thus be that they have inherited this characteristic from the initial domestication process undergone by these species and which had meat production (i.e. high productivity) as an initial aim (Chessa et al. 2009).

References

- Albon, S. D., R. J. Irvine, O. Halvorsen, R. Langvatn, L. E. Loe, E. Ropstad, V. Veiberg, R. van der Wal, E. M. Bjørkvoll, E. I. Duff, B. B. Hansen, A. M. Lee, T. Tveraa, and A. Stien. 2016. Contrasting effects of summer and winter warming on body mass explain population dynamics in a food-limited Arctic herbivore. *Global Change Biology*.
- Aubry, L. M., E. Cam, D. N. Koons, J.-Y. Monnat, and S. Pavard. 2011. Drivers of age-specific survival in a long-lived seabird: contributions of observed and hidden sources of heterogeneity. *Journal of Animal Ecology* 80:375–383.
- Bårdsen, B.-J., P. Fauchald, T. Tveraa, K. Langeland, and M. Nieminen. 2009. Experimental evidence of cost of lactation in a low risk environment for a long-lived mammal. *Oikos* 118:837–852.
- Bårdsen, B.-J., and T. Tveraa. 2012. Density-dependence vs. density-independence – linking reproductive allocation to population abundance and vegetation greenness. *Journal of Animal Ecology* 81:364–376.
- Beauplet, G., and C. Guinet. 2007. Phenotypic determinants of individual fitness in female fur seals: larger is better. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274:1877–1883.
- Bergeron, P., R. Baeta, F. Pelletier, D. Réale, and D. Garant. 2011. Individual quality: tautology or biological reality? *Journal of Animal Ecology* 80:361–364.
- Bleu, J., I. Herfindal, A. Loison, A. M. Kwak, M. Garel, C. Toïgo, T. Rempfler, F. Filli, and B.-E. Saether. 2015. Age-specific survival and annual variation in survival of female chamois differ between populations. *Oecologia* DOI 10.1007/s00442-015-3420-5:1–8.
- Bon, R., J.-M. Cugnasse, D. Dubray, P. Gibert, T. Houard, and P. Rigaud. 1991. Le Mouflon de Corse. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie* 6 (Suppl.):67–110.
- Bon, R., M. Dardaillon, and I. Estevez. 1993. Mating and lambing periods as related to age of female mouflon. *Journal of Mammalogy* 74:752–757.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, T. H. Coulson, M. Festa-Bianchet, A. Loison, M. Garel, L. E. Loe, P. Blanchard, N. Pettorelli, N. Owen-Smith, J. T. Du Toit, and P. Duncan. 2009. Empirical evidences of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research* 41:313–357.
- Bourgoin, G., M. Garel, P. Blanchard, D. Dubray, D. Maillard, and J.-M. Gaillard. 2011. Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* $\times$ *Ovis* sp.) activity to summer climatic conditions. *Canadian Journal of Zoology* 89:765–773.
- Brambilla, A., I. Biebach, B. Bassano, G. Bogliani, and A. von Hardenberg. 2015. Direct and indirect causal effects of heterozygosity on fitness-related traits in Alpine ibex. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282:20141873.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Second edition. Springer, New York, USA.
- Cam, E., W. A. Link, E. G. Cooch, J. Y. Monnat, and E. Danchin. 2002. Individuals covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *American Naturalist* 159:96–105.

- Caughley, G. 1966. Mortality patterns in mammals. *Ecology* 47:906–918.
- Chevallier, C., P.-A. Crochet, N. Vincent-Martin, A. Ravayrol, and A. Besnard. 2013. Use of mixture models to characterize site quality in philopatric animals: a case study with Bonelli's eagle. *Animal Conservation* 16:198–206.
- Choquet, R., J.-D. Lebreton, O. Gimenez, A.-M. Reboulet, and R. Pradel. 2009a. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture–REcapture data. *Ecography* 32:1071–1074.
- Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009b. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. Pages 845–865 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, editors. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US.
- Clutton-Brock, T. H. 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *American Naturalist* 123:212–229.
- Clutton-Brock, T. H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B* 236:339–372.
- Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness, and S. D. Albon. 1983. The costs of reproduction to red deer hinds. *Journal of Animal Ecology* 52:367–383.
- Clutton-Brock, T. H., O. F. Price, S. D. Albon, and P. A. Jewell. 1992. Early development and population fluctuations in Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* 61:381–396.
- Cochran, W. G., and D. B. Rubin. 1973. Controlling bias in observational studies: A review. *Sankhyā: The Indian Journal of Statistics, Series A*:417–446.
- Cote, S. D., and M. Festa-Bianchet. 2001. Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. *Animal Behaviour* 62:173–181.
- Coulson, T. N., S. Albon, F. Guinness, J. Pemberton, and T. H. Clutton-Brock. 1997. Population substructure, local density, and calf winter survival in red deer (*Cervus elaphus*). *Ecology* 78:852–863.
- Coulson, T. N., E. A. Catchpole, S. D. Albon, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, M. J. Crawley, and B. T. Grenfell. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* 292:1528–1531.
- Coulson, T. N., E. J. Milner-Gulland, and T. H. Clutton-Brock. 2000. The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267:1771–1779.
- Crampe, J. P., R. Bon, J. F. Gerard, and G. Gonzalez. 2010. Do Isard females associate in winter on the basis of summer bonds? *Galemys: Boletín informativo de la Sociedad Española para la conservación y estudio de los mamíferos* 22:531–543.
- Cugnasse, J.-M., M. Garcia, and T. Veyrac. 1985. Contribution à l'étude de la biologie de la reproduction du mouflon (*Ovis ammon musimon*), par examen post-mortem, dans le massif du Caroux-Espinouse. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* 89:33–35.
- Cugnasse, J.-M., B. Milhau, and G. Dalery. 2001. Techniques of capture and marking for mouflon. Pages 47–56 in A. Nahlik and W. Uloth, editors. *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon*. Sopron, Hungary.

- DelGiudice, G. D., M. R. Riggs, P. Joly, and W. Pan. 2002. Winter severity, survival, and cause-specific mortality of female white-tailed deer in north-central Minnesota. *Journal of Wildlife Management* 66:698–717.
- Douhard, M., J.-M. Gaillard, D. Delorme, G. Capron, P. Duncan, F. Klein, and C. Bonenfant. 2013. Variation in adult body mass of roe deer: early environmental conditions influence early and late body growth of females. *Ecology* 94:1805–1814.
- Eberhardt, L. L. 2002. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology* 83:2841–2854.
- Ericsson, G. 2001. Reduced cost of reproduction in moose *Alces alces* through human harvest. *Alces* 37:61–69.
- Festa-Bianchet, M., J.-M. Gaillard, and S. D. Cote. 2003. Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology* 72:640–649.
- Festa-Bianchet, M., J.-M. Gaillard, and J. Jorgenson. 1998. Mass and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *American Naturalist* 152:367–379.
- Festa-Bianchet, M., and J. T. Jorgenson. 1998. Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behavioral Ecology* 9:144–150.
- Fitzsimmons, N. N., S. W. Buskirk, and M. H. Smith. 1995. Population history, genetic variability, and horn growth in bighorn sheep. *Conservation Biology* 9:314–323.
- Froy, H., R. A. Phillips, A. G. Wood, D. H. Nussey, and S. Lewis. 2013. Age-related variation in reproductive traits in the wandering albatross: evidence for terminal improvement following senescence. *Ecology letters* 16:642–649.
- Gaillard, J.-M., R. Andersen, D. Delorme, and J. D. C. Linnell. 1998. Family effects on growth and survival of juvenile roe deer. *Ecology* 79:2878–2889.
- Gaillard, J.-M., D. Delorme, J.-M. Boutin, G. Van Laere, B. Boisaubert, and R. Pradel. 1993. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *Journal of Animal Ecology* 62:778–791.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and 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., A. Loison, M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, and E. Solberg. 2003. Ecological correlates of life span in population of large herbivorous mammals. Pages 39–56 in J. R. Carey and S. Tuljapurkar, editors. *Life span: evolutionary, ecological, and demographic perspectives*. Population Council, New York.
- Gaillard, J.-M., and N. G. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306.
- Garel, M., J.-M. Cugnasse, J.-M. Gaillard, A. Loison, P. Gibert, P. Douvre, and D. Dubray. 2005. Reproductive output of female mouflon (*Ovis gmelini musimon* $\times$ *Ovis* sp.): a comparative analysis. *Journal of Zoology, London* 266:65–71.
- Garel, M., J.-M. Cugnasse, A. J. M. Hewison, and D. Maillard. 2006. Errors in age determination of mouflon in the field. *Wildlife Society Bulletin* 34:300–306.

- Garel, M., J.-M. Cugnasse, D. Maillard, J.-M. Gaillard, A. J. M. Hewison, and D. Dubray. 2007. Selective harvesting and habitat loss produce long-term life history changes in a mouflon population. *Ecological Applications* 17:1607–1618.
- Garel, M., J.-M. Gaillard, J.-M. Jullien, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. 2011. Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. *Journal of Mammalogy* 92:1112–1117.
- Garel, M., A. Loison, J.-M. Gaillard, J.-M. Cugnasse, and D. Maillard. 2004. The effects of a severe drought on mouflon lamb survival. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271:S471–S473.
- Garnier, A., J.-M. Gaillard, D. Gauthier, and A. Besnard. 2015. What shapes fitness costs of reproduction in long-lived iteroparous species? A case study on the Alpine ibex. *Ecology*.
- Gittleman, J. L., and S. D. Thompson. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist* 28:863–875.
- Hall, D. K., G. A. Riggs, and V. V. Salomonson. 2006. MODIS/Terra Snow Cover 8-day L3 Global 500m Grid V005. Colorado USA: National Snow and Ice Data Center.
- Hamel, S., and S. D. Côté. 2008. Trade-offs in activity budget in an alpine ungulate: contrasting lactating and nonlactating females. *Animal Behaviour* 75:217–227.
- Hamel, S., S. D. Côté, J.-M. Gaillard, and M. Festa-Bianchet. 2009a. Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology* 78:143–151.
- Hamel, S., J.-M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, and S. D. Côté. 2009b. Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology* 90:1981–1995.
- Hamel, S., J.-M. Gaillard, N. G. Yoccoz, A. Loison, C. Bonenfant, and S. Descamps. 2010. Fitness costs of reproduction depend on life speed: empirical evidence from mammalian populations. *Ecology Letters* 13:915–935.
- Jönsson, K. I. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78:57–66.
- Jorgenson, J. T., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, and W. D. Wishart. 1997. Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* 78:1019–1032.
- Kendall, W. L., J. D. Nichols, and J. E. Hines. 1997. Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology* 78:563–578.
- Knape, J., N. Jonzén, M. Sköld, J. Kikkawa, and H. McCallum. 2011. Individual heterogeneity and senescence in Silvereyes on Heron Island. *Ecology* 92:813–820.
- Le Pendu, Y., M.-L. Maublanc, L. Briedermann, and M. Dubois. 1996. Spatial structure and activity in groups of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini*). A comparative study. *Applied Animal Behaviour Science* 46:201–216.
- Lebreton, J.-D., and R. Pradel. 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* 29:353–369.

- Loison, A., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, J. T. Jorgenson, and J.-M. Jullien. 1999. Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology* 80:2539–2554.
- Loison, A., and R. Langvatn. 1998. Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia* 116:489–500.
- Loison, A., E. J. Solberg, N. G. Yoccoz, and R. Langvatn. 2004. Sex differences in the interplay of cohort and mother quality on body mass of red deer calves. *Ecology* 85:1992–2002.
- Marchand, P., M. Garel, G. Bourgoïn, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. 2015. Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. *Behavioral Ecology* doi:10.1093/beheco/aru212.
- Martin, J. G., and M. Festa-Bianchet. 2011. Age-independent and age-dependent decreases in reproduction of females. *Ecology Letters* 14:576–581.
- McLoughlin, P. D., J.-M. Gaillard, M. S. Boyce, C. Bonenfant, F. Messier, P. Duncan, D. Delorme, B. Van Moorter, S. Saïd, and F. Klein. 2007. Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology* 88:3192–3201.
- Morano, S., K. M. Stewart, J. S. Sedinger, C. A. Nicolai, and M. Vavra. 2013. Life-history strategies of North American elk: trade-offs associated with reproduction and survival. *Journal of Mammalogy* 94:162–172.
- Morellet, N., J.-M. Gaillard, A. J. M. Hewison, P. Ballon, Y. Boscardin, P. Duncan, F. Klein, and D. Maillard. 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology* 44:634–643.
- Morin, A., M. Rughetti, S. Rioux-Paquette, and M. Festa-Bianchet. 2016. Older conservatives: reproduction in female Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) is increasingly risk-averse with age. *Canadian Journal of Zoology* 94:311–321.
- Moyes, K., B. Morgan, A. Morris, S. Morris, T. Clutton-Brock, and T. Coulson. 2011. Individual differences in reproductive costs examined using multi-state methods. *Journal of Animal Ecology* 80:456–465.
- Mysterud, A., N. C. Stenseth, N. G. Yoccoz, R. Langvatn, and G. Steinheim. 2001. Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores. *Nature* 410:1096–1099.
- Nielsen, A., N. G. Yoccoz, G. Steinheim, G. O. Storvik, Y. Rekdal, M. Angeloff, N. Pettorelli, Ø. Holand, and A. Mysterud. 2012. Are responses of herbivores to environmental variability spatially consistent in alpine ecosystems? *Global Change Biology* 18:3050–3062.
- Nussey, D. H., H. Froy, J.-F. Lemaitre, J.-M. Gaillard, and S. N. Austad. 2013. Senescence in natural populations of animals: widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing research reviews* 12:214–225.
- Oftedal, O. T. 1985. Pregnancy and Lactation. Pages 215–236 *Bioenergetics of Wild Herbivores*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Péron, G., P.-A. Crochet, R. Choquet, R. Pradel, J.-D. Lebreton, and O. Gimenez. 2010. Capture–recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos* 119:524–532.

- Pettorelli, N., F. Pelletier, A. Von Hardenberg, M. Festa-Bianchet, and S. D. Côté. 2007. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* 88:381–390.
- Pfeffer, P. 1967. Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782); Position systématique, écologie et éthologie comparées. *Mammalia* 31 (Suppl.):1–262.
- Pianka, E. R., and W. S. Parker. 1975. Age-specific reproductive tactics. *American Naturalist*:453–464.
- Pledger, S., K. H. Pollock, and J. L. Norris. 2003. Open Capture-Recapture Models with Heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber Model. *Biometrics* 59:786–794.
- van de Pol, M., and S. Verhulst. 2006. Age-dependent traits: a new statistical model to separate within-and between-individual effects. *The American Naturalist* 167:766–773.
- Pollock, K. H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management* 46:752–757.
- Portier, C., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, J. T. Jorgenson, and N. G. Yoccoz. 1998. Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology* 245:271–278.
- Post, E., and M. C. Forchhammer. 2008. Climate change reduces reproductive success of an Arctic herbivore through trophic mismatch. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363:2367–2373.
- Post, E., and N. C. Stenseth. 1999. Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology* 80:1322–1339.
- Pradel, R. 2005. Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61:442–447.
- Pradel, R. 2009. The stakes of capture–recapture models with state uncertainty. Pages 781–795 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, editors. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US.
- Richard, A. F., R. E. Dewar, M. Schwartz, and J. Ratsirarson. 2000. Mass change, environmental variability and female fertility in wild *Propithecus verreauxi*. *Journal of Human Evolution* 39:381–391.
- Robbins, C. T., and B. L. Robbins. 1979. Fetal and neonatal growth patterns and maternal reproductive effort in ungulates and subungulates. *The American Naturalist* 114:101–116.
- Roff, D. A. D. A. 2002. *Life history evolution*.
- Rughetti, M., A. Dematteis, P. G. Meneguz, and M. Festa-Bianchet. 2015. Age-specific reproductive success and cost in female Alpine ibex. *Oecologia* 178:197–205.
- Ryder, M. L. 1983. *Sheep and man*. Duckworth, Londres.
- Souchay, G., G. Gauthier, and R. Pradel. 2014. To breed or not: a novel approach to estimate breeding propensity and potential trade-offs in an Arctic-nesting species. *Ecology* 95:2745–2756.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.

- Tavecchia, G., T. Coulson, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, J. C. Pilkington, F. M. D. Gulland, and T. H. Clutton-Brock. 2005. Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* 74:201–213.
- Toïgo, C., J. M. Gaillard, D. Gauthier, I. Girard, J.-P. Martinot, and J. Michallet. 2002. Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Écoscience* 9:427–433.
- Toïgo, C., J.-M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, E. Largo, J. Michallet, and D. Maillard. 2007. Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic Alpine ibex: evidence for a conservative life-history tactic. *Journal of Animal Ecology* 76:679–686.
- Tuljapurkar, S. 2013. *Population dynamics in variable environments*. Springer Science & Business Media.
- Türcke, F., and S. Schmincke. 1965. *Das Muffelwild*. Naturgeschichte. Paul Parey, Hambourg.
- Van Noordwijk, A. J., and G. De Jong. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *American Naturalist* 128:137–142.
- Vaupel, J. W., K. G. Manton, and E. Stallard. 1979. The impact of heterogeneity in individual frailty on the dynamics of mortality. *Demography* 16:439–454.
- Von Hardenberg, A., B. Bassano, M. FESTA-BIANCHET, G. Luikart, P. Lanfranchi, and D. Coltman. 2007. Age-dependent genetic effects on a secondary sexual trait in male Alpine ibex, *Capra ibex*. *Molecular Ecology* 16:1969–1980.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.
- Weladji, R. B., J.-M. Gaillard, N. G. Yoccoz, Ø. Holand, A. Mysterud, A. Loison, M. Nieminen, and N. C. Stenseth. 2006. Good reindeer mothers live longer and become better in raising offspring. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273:1239–1244.
- Weladji, R. B., Ø. Holand, J.-M. Gaillard, N. G. Yoccoz, A. Mysterud, M. Nieminen, and N. C. Stenseth. 2010. Age-specific changes in different components of reproductive output in female reindeer: terminal allocation or senescence? *Oecologia* 162:261–271.
- Weladji, R. B., A. Mysterud, Ø. Holand, and D. Lenvik. 2002a. Age-related reproductive effort in reindeer (*Rangifer tarandus*): evidence of senescence. *Oecologia* 131:79–82.
- Weladji, R., D. R. Klein, Ø. Holand, and A. Mysterud. 2002b. Comparative response of *Rangifer tarandus* and other northern ungulates to climatic variability. *Rangifer* 22:29–46.
- Weladji, R., A. Loison, J.-M. Gaillard, Ø. Holand, A. Mysterud, N. G. Yoccoz, M. Nieminen, and N. C. Stenseth. 2008. Heterogeneity in individual quality overrides costs of reproduction in female reindeer. *Oecologia* 156:237–247.
- Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100:687–690.
- Willisch, C. S., K. Bieri, M. Struch, R. Franceschina, R. Schnidrig-Petrig, and P. Ingold. 2013. Climate effects on demographic parameters in an un hunted population of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Journal of Mammalogy* 94:173–182.

Wilson, A. J., and D. H. Nussey. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution* 25:207–214.

Figures

Tableau 4: Model selection testing for the effect of age on breeding and survival probabilities. Np: number of parameters; Deviance, AICc, difference in AICc between the tested model and the model with the lowest AICc ($\Delta AICc$), and AICc weight (Wi) of the tested models are provided. The selected model appears in bold.

Breeding probability

Model	NP	Deviance	AICc	$\Delta AICc$	AICcWi
class : 3-9,10-12	51	3349.46	3460.98	0.00	0.44
class 3-7,8-9,10-12	52	3347.86	3461.77	0.80	0.30
class 3,4-9,10-12	52	3349.24	3463.15	2.17	0.15
class 3,4-7,8-9,10-12	53	3347.32	3463.64	2.66	0.12
full age	61	3344.79	3480.62	19.64	0.00

Survival

Model	NP	Deviance	QAICc	$\Delta AICc$	AICcWi
class 2-9,slope10-13	40	3361.61	3447.39	0.00	0.31
class 2-10,slope11-13	40	3362.10	3447.87	0.48	0.24
class 2-10,11-13	39	3364.61	3448.09	0.70	0.21
class 2-9,10-13	39	3365.73	3449.21	1.83	0.12
class 2-11,12-13	40	3364.19	3449.96	2.57	0.08
full age	51	3349.46	3460.98	13.59	0.00

Tableau 5: Model selection testing for the effect of reproductive cost and heterogeneity on breeding and survival probabilities. "gest" corresponds to reproductive cost of gestation, "H" heterogeneity and "cst" to the constant model. Np: number of parameters; Deviance, $\Delta AICc$, difference in AICc between the tested model and the model with the lowest AICc, and AICc weight (Wi) of the tested models are provided. The selected model appears in bold.

Model	NP	Deviance	AICc	$\Delta AICc$	Wi
S cst, T H	43	3324.12	3416.81	0.00	0.42
S cst, T cst	40	3332.82	3418.59	1.78	0.17
S H, T H	44	3323.68	3418.70	1.89	0.17
S gest, T H	44	3324.03	3419.05	2.23	0.14
S gest + H, T H	45	3323.08	3420.43	3.62	0.07
S gest + H, T gest + H	46	3322.81	3422.50	5.69	0.02
S gest + H, T cst	44	3332.77	3427.79	10.98	0.00
S gest + H, T gest	45	3332.45	3429.81	12.99	0.00

Tableau 6: Model selection testing for the effect of climate on breeding and survival probabilities. “Spr_Tp” corresponds to spring temperature (15 March-15 May), “Spr_Pp” to spring precipitation, “Sum_Tp” to summer temperature, “Sum_Pp” to summer precipitation (15 June-15 August), “Win_Tp” to winter temperature (1 December-15 March) and “Win_Snow” to the cover of snow during winter. Np: number of parameters; Deviance, $\Delta AICc$, difference in AICc between the tested model and the model with the lowest AICc, and AICc weight (Wi) of the tested models are provided. The selected model appears in bold.

Breeding probability

Model	NP	Deviance	QAICc	$\Delta AICc$	Wi
Spr_Tp + Win_snow	34	3334.85	3406.99	0.00	0.86
Spr_Tp	33	3342.35	3412.25	5.26	0.06
Win_snow	33	3343.89	3413.79	6.80	0.03
Spr_Tp + Sum_Tp	34	3342.15	3414.29	7.30	0.02
Sum_Tp + Win_snow	34	3343.05	3415.20	8.20	0.01
Time	43	3324.12	3416.81	9.82	0.01
Sum_Tp	33	3348.78	3418.68	11.69	0.00
Constant	32	3351.36	3419.02	12.03	0.00
Sum_Pp	33	3349.54	3419.44	12.44	0.00
Win_Tp	33	3349.96	3419.86	12.87	0.00
Spr_Pp	33	3352.48	3422.38	15.39	0.00

Survival

Model	NP	Deviance	QAICc	$\Delta AICc$	Wi
Spr_Pp	24	3354.96	3405.01	0.00	0.53
Time	34	3334.85	3406.99	1.98	0.20
Win_Tp	24	3357.19	3407.24	2.23	0.17
Win_Snow	24	3359.49	3409.54	4.53	0.06
Sum_Tp	24	3361.23	3411.29	6.27	0.02
Constant	22	3367.05	3412.78	7.76	0.01
Sum_Pp	24	3364.80	3414.85	9.84	0.00
Spr_Tp	24	3365.59	3415.64	10.63	0.00

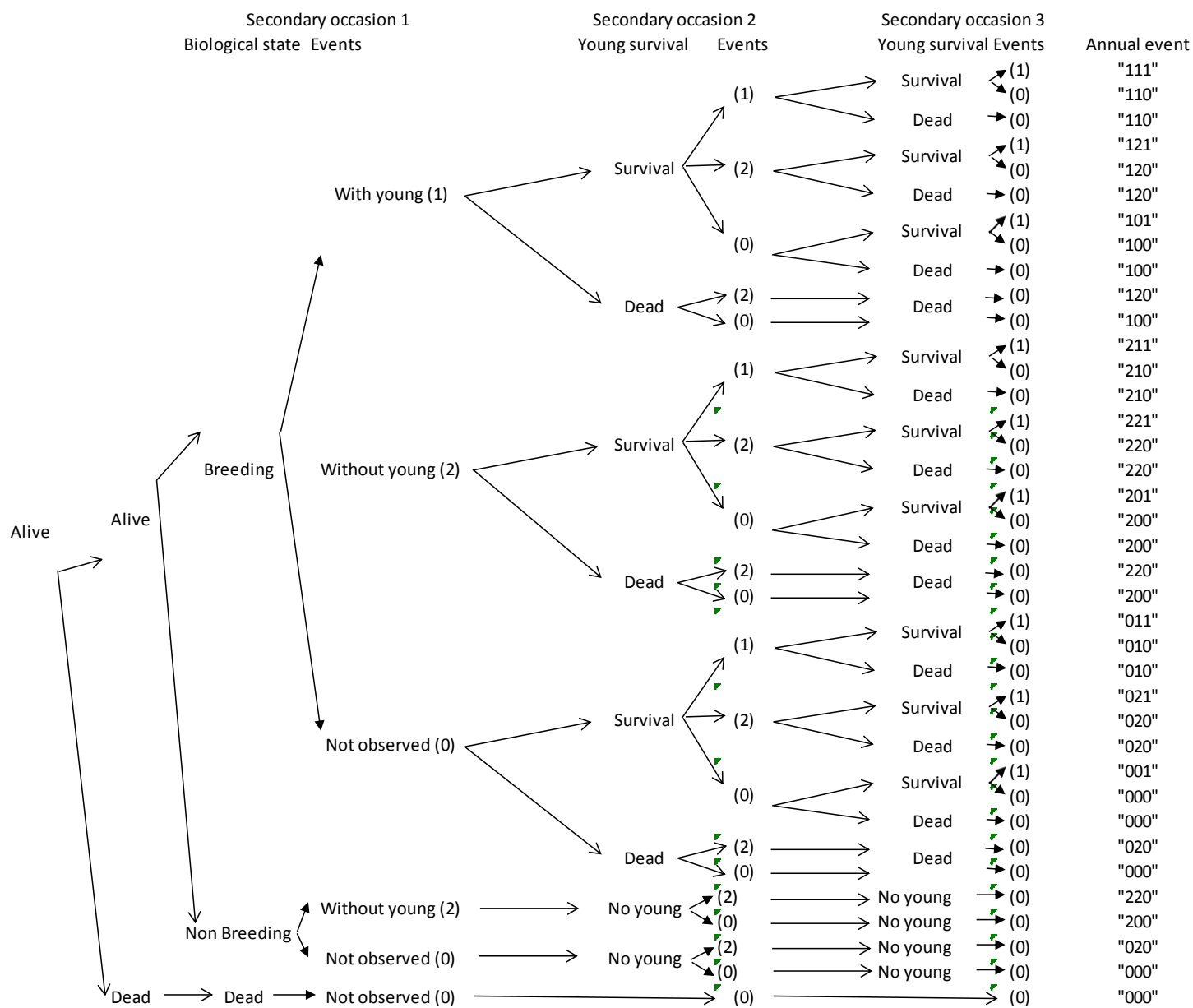


Figure 33: Diagram of fate of Mediterranean mouflon female during a primary occasion

Figure 34: Transition matrices for annual survival (S) and breeding probabilities (BP). The states are: “B” breeder, “NB” non-breeder and “D” dead.

Step 1: Annual survival (S)

	B	NB	D
B	s	-	*
NB	-	s	*
D	-	-	*

Step 2: Breeding probabilities (BP)

	B	NB	D
B	t	*	-
NB	t	*	-
D	-	-	*

Figure 35: Events matrices decomposed on three secondary occasions and the link matrices. The states are: “B” breeder, “NB” non-breeder and “D” dead. The three secondary events are “0” not seen, “1” seen with a young, and “2” seen without young. For a combination of two events, the first event refers to the first secondary occasion and the second event to the secondary occasions. For a combination of three events, the third event refers to the third secondary occasion.

Step 1: Events matrix for first secondary occasion from 15-March to 15-June

	D		B			NB	
	0	4	0	1	2	0	2
B	-	-	*	p	p	-	-
NB	-	-	-	-	-	*	p
D	*	p	-	-	-	-	-

Step 2: Events matrix for second secondary occasion from 16-June to 30-September

		D		B										NB			
		00	40	00	01	02	10	11	12	20	21	22	00	02	20	22	
D	0	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	4	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
B	0	-	-	*	p	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	1	-	-	-	-	-	*	p	p	-	-	-	-	-	-	-	
	2	-	-	-	-	-	-	-	-	*	p	p	-	-	-	-	
NB	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	p	-	-	
	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	p	

Step 3: Events matrix for third secondary occasion from 01 October to 31-December

		D		B																		NB			
		000	400	000	001	010	011	020	021	100	101	110	111	120	121	200	201	210	211	220	221	000	020	200	220
D	00	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	40	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B	00	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	01	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	02	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	10	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
	21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-
	22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-
NB	00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-
	02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-
	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-
	22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*

Step 4: Link matrix between the combination of states events and the events

		000	001	010	011	020	021	100	101	110	111	120	121	200	201	210	211	220	221	400
D	000	*																		
	400																			*
B	000	*																		
	001		*																	
	010			*																
	011				*															
	020					*														
	021						*													
	100							*												
	101								*											
	110									*										
	111										*									
	120											*								
	121												*							
	200													*						
	201														*					
	210															*				
	211																*			
	220																	*		
	221																		*	
NB	000	*																		
	020					*														
	200													*						
	220																	*		

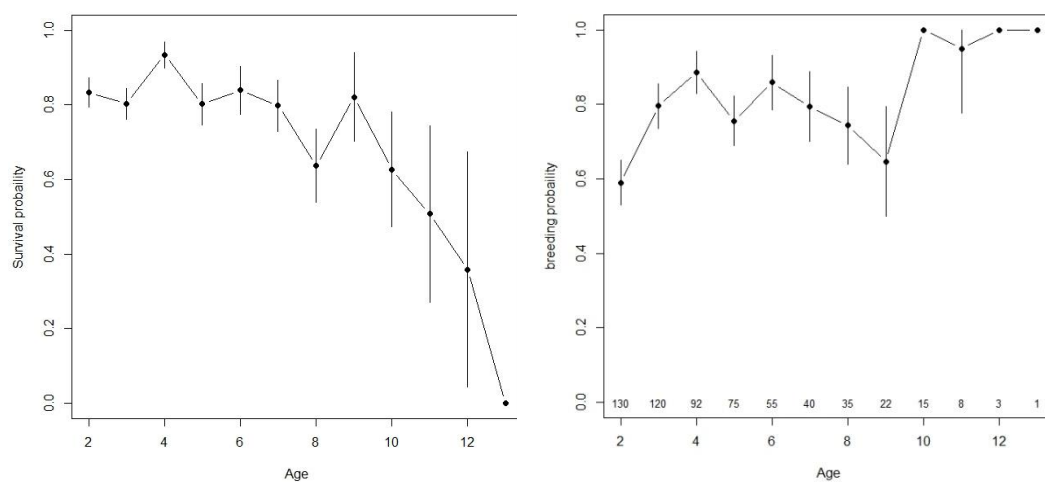


Figure 37: Age-specific survival (A) and breeding probability (B). For the latter (B), numbers represent the sample size (number of females with determined reproductive status for each age). Estimates (with SE) are from the models without time effect (Table 3).

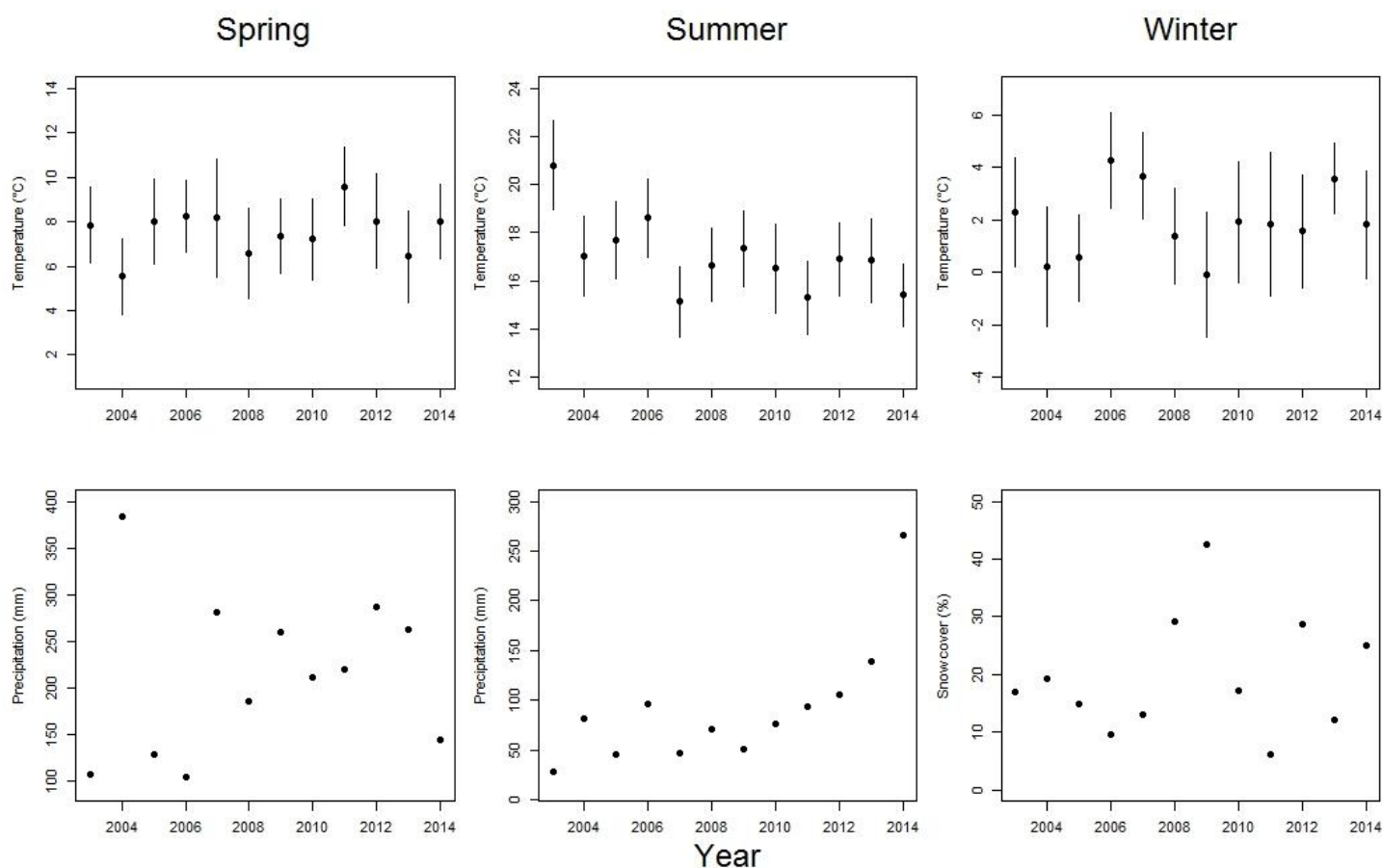


Figure 36 : Variation of climatic variables during the study period. Spring (15 March-15 May) and summer (15 June-15 August) precipitation and temperature and winter (1 December (year t) to 15 March (year t+1) temperature and snow cover were considered. For temperature SD are provided with vertical lines.

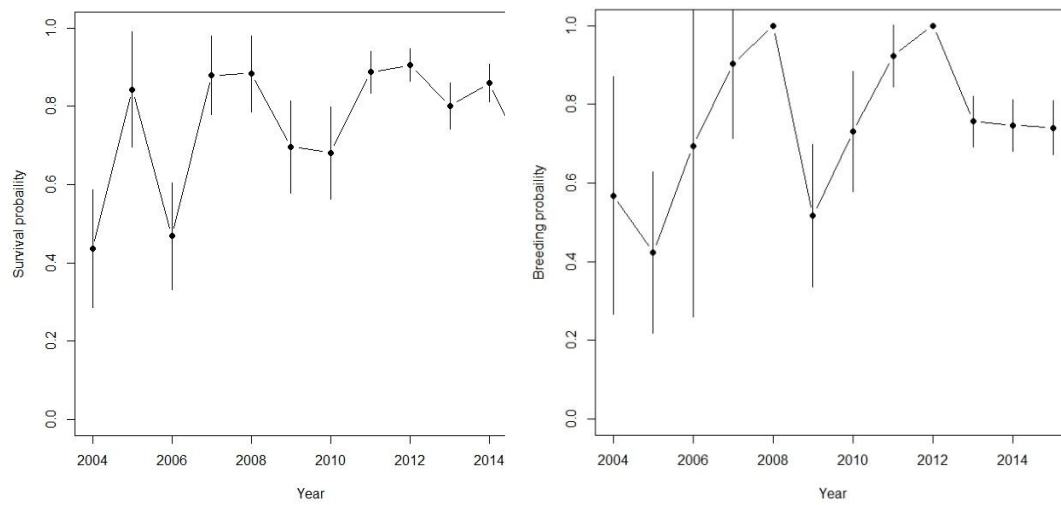


Figure 38: Year-specific survival and breeding probabilities for prime-age females. Estimates (with SE) come from the models with a year effect (Table 3).

Appendix 1 – Density-dependent variation in lamb body mass of mouflon

We recently showed that this population undergoes marked phenotypical changes in response to selective harvesting (trophy hunting) and to a severe decrease in resource availability during the 1976-2003 (Garel et al. 2007; loss of 50.8% of grass rich areas). As expected in population facing with density-dependent process, lamb body mass was among the first component to be affected (Eberhardt 2002, Morellet et al. 2007, Bonenfant et al. 2009a). We aimed at updating this analysis to assess the density-dependent status of the population over the time period considered here (2003-2015).

Materials and Methods

In the wildlife reserve, male and female lambs were trapped during spring–summer from 1976 onward and weighed (no data was available between 1986 and 1994). Body mass was measured to the nearest 0.5 kg. We used a linear model to describe changes in body mass. We used the mass recorded at first capture because few recaptures of the same lamb occurred (<10%). We fitted models including capture date as a covariate to account for mass gain during the capture season. We looked for between-sex (i.e., interaction between date and sex) and among-year (i.e., interaction between date and year) differences in growth, and between-sex differences in body mass changes over years (i.e., interaction between sex and year on the body mass at the median date of capture). Year was considered as a factor to get unconstrained pattern of yearly variation of body mass over 2 periods: from the start of population monitoring (1976) to update the density dependent process previously observed (Garel et al. 2007) and during the 2003-2015 period to assess the recent density-dependent status of the population.

Results and discussion

The best model accounted for the additive effects of capture date, sex and year along with the two-ways interactions between date and year, and between date and sex (AICc weight = 1, $\Delta AICc = 12,06$ with the second best model without the date-sex interaction; Fig. 39). Fitting linear regressions to the annual estimates confirmed a marked linear decrease of lamb body mass over the entire study period (Fig. 39a; slope $\pm$ se: -0.086 ± 0.011 , $p < 0,001$), providing additional support to the existence of a marked underlying density-dependent process in this population. When focusing on the last decade, lamb body mass did not show any linear trend (Fig. 39b; slope $\pm$ se: -0.061 ± 0.048 , $p = 0.227$) suggesting that during this recent period stochastic environmental variations are probably more in play than density-

dependence in explaining yearly pattern. From these findings, we consider in the present study that our population was at high and stable density and we thus only included weather conditions when modeling temporal variation in demographic parameters.

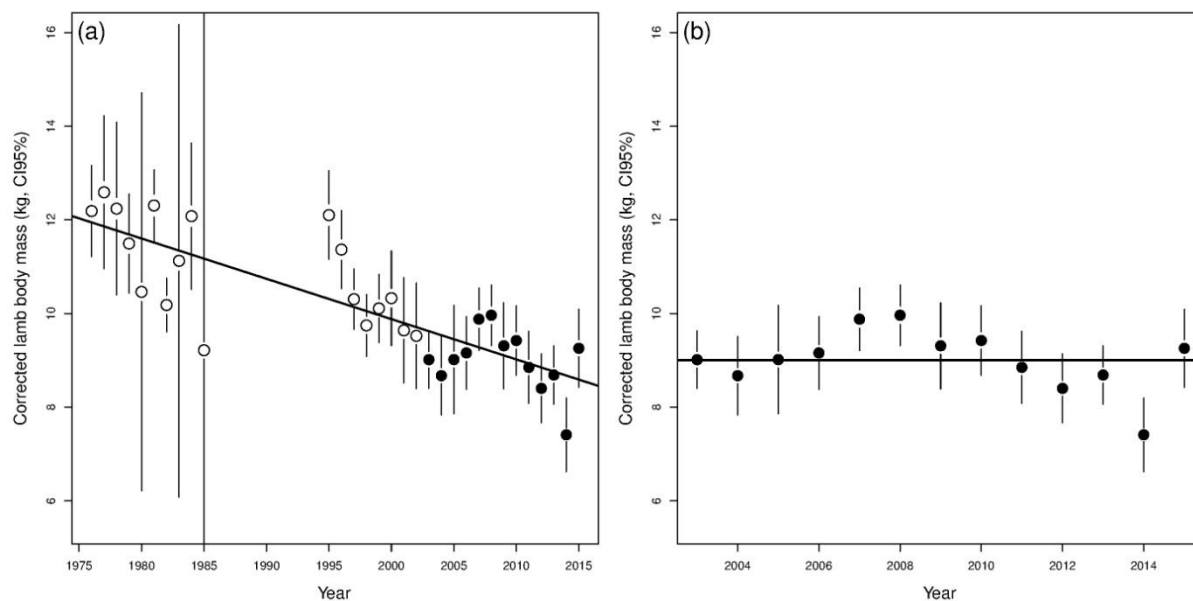


Figure 39: Yearly annual changes in corrected body mass (predictions for the median date of capture [14 June] and sex male): (A) over the entire period of population monitoring (1976-2015) or (B) only during the course of the present study (2003-2015). Circles (filled or not) correspond to predicted values along with their 95% confidence interval. Straight lines corresponded to linear regressions fitted to annual estimates (see text for equations).

Chapitre 6 : Habitat quality as a source of variation of a highly canalized fitness component in a large herbivore

Article en préparation



Habitat quality as a source of variation of a highly canalized fitness component in a large herbivore

Quentin RICHARD^{1*}, Antoine DUPARC^{1*}, Mathieu GAREL¹, Carole TOIGO¹, Anne LOISON²

* : joint first authors

¹Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Unité Faune de Montagne, 5 allée de Bethléem, ZI Mayencin, 38610 Gières, France

²Laboratoire d'Écologie Alpine, CNRS UMR5553, Université de Savoie, Bâtiment Belledonne, F-73376, Le Bourget-du-Lac, France.

Abstract

The relationship between individual performance and nonrandom use of habitat is fundamental to our understanding of major biological processes such as population dynamics. However, studies on habitat–performance relationships that require joint data on fitness and habitat use are still scarce in long-lived species most likely due to the discrepancy between the temporal scales at which spatial and demographic studies are performed. Here we overcame this limitation in females of a medium-size ungulate, the Alpine chamois, by combining databases on (1) habitat structure and food resources, (2) individual GPS monitoring ($n = 64$), and (3) long term capture-mark-resighting data ($n = 540$), collected at different spatial and temporal scales. Combining the habitat and the GPS datasets allowed us to show how the proportion of the most used habitat type in a home range (the “*Sesleria* swards”) negatively correlated with individual home range size, in agreement with the habitat-productivity hypothesis. Then, combining the GPS and the long-term resighting datasets, we grouped females into socio-spatial units (“clusters”), within which individuals shared the same habitat over their entire life. We could then test, based on the resighting data set and using capture-mark-resighting models, whether female adult survival varied according to the availability of *Sesleria* swards in their clusters. In addition to a significant year-to-year variation in adult survival rates, we also unveiled that survival rates varied among clusters and was positively correlated with habitat quality. This is a rare empirical finding in a long-lived species, for which adult survival has been evolutionary highly canalized. We discuss the implication of these findings for the cluster demographic patterns and the possible among-clusters source-sink dynamics within the population as a whole.

Introduction

Most long term studies of animal populations have highlighted heterogeneity in life history traits among individuals (Bérubé et al. 1999, Cam et al. 2002, Hamel et al. 2009a, Moyes et al. 2009). Uncovering the mechanisms underlying such individual heterogeneity in fitness components is pivotal in evolutionary ecology (Wilson and Nussey 2010, Bergeron et al. 2011), population dynamics (Lomnicki 1978, Kendall et al. 2011), wildlife management and conservation (Caughley 1977). Individual fitness components most often depend on phenotypic characteristics (Beauplet and Guinet 2007, Vanpé et al. 2007, Hamel et al. 2009a) related to genetics (Pemberton et al. 1988, Fitzsimmons et al. 1995, Von Hardenberg et al. 2007b), maternal (Gaillard et al. 1998a, Loison et al. 2004) and cohort effects (Gaillard et al. 2003c, Solberg et al. 2007). Another less studied source of variation is the spatial variation in habitat quality (Conradt et al. 1999, Pettorelli et al. 2001), which has proved, in a few cases, to explain spatial heterogeneity in body mass and annual reproductive performances (e.g. roe deer: (Pettorelli et al. 2001, 2003, Nilsen et al. 2004, McLoughlin et al. 2007); moose: (Sæther and Heim 1993); mouflon: Marchand et al. 2014), and even in more comprehensive proxies of fitness such as lifetime reproductive success (red deer: Conradt et al. 1999, McLoughlin et al. 2006, roe deer: McLoughlin et al. 2007). Concurrently collecting data at the long-term on spatial ecology and demography of wild animals, especially in long-lived species such as large mammals, is indeed still a challenging task (Pettorelli et al. 2001).

As underlined by Gaillard et al. (2010), despite technological progresses (GPS collars for monitoring space use by animals: Cagnacci et al. 2010, Kays et al. 2015; remote sensing for assessing habitat and resources attributes: Pettorelli et al. 2014), the main reason why we lack studies connecting spatial and habitat selection behavior to individual lifetime performances and population dynamics is the discrepancy between the temporal scales at which spatial and demographic studies are performed. Modern spatial ecology tends to rely on fitting individuals with GPS collars (Kays et al. 2015), given that monitoring space use from visual observation is restricted to daytime observation and biased towards open habitats, and locations obtained from VHF devices are imprecise and time-consuming to collect. However, GPS collars, so far, acquire data on a short-term relative to the lifetime of an individual (e.g. for large herbivores of 20-50 kg, GPS devices typically last for 1 to 2 years for species with longevity >10 years of age). This temporal discrepancy makes it difficult to study the consequences of habitat use on survival probability, while even small differences in adult survival, to which fitness is highly sensitive in long-lived species (Gaillard et al. 1998b), should lead to large differences in demographic performances (Gaillard and Yoccoz 2003).

Here, we aim at testing whether differences in resources available to an individual transfers into differences in female survival probability. We focused on a population of chamois, a medium-size mountain herbivore intensively monitored at the long term by capture-mark-recapture. We overcame the limitation pinpointed by Gaillard et al (2010) by combining three sources of information at different spatial and temporal scales: (1) a database containing fixes from GPS collars on 64 adult females, (2) a database on habitat and plant communities, and (3) a database on >500 visually marked females of known age for >20 years. Based on previous studies on chamois habitat quality (Duparc et al. 2012), habitat use (Darmon et al. 2012), and diet selection (Bison et al. 2015), we identified the habitat which should be a key-habitat in terms of diet selection for chamois (i.e. which contains a high proportion of selected plant species and that individuals preferentially select during foraging) and which availability we expected to influence adult survival. As a first step, we checked whether the size of home ranges of GPS-marked females responded to the availability of this habitat within individual home ranges (combination of GPS- and habitats-databases), to confirm that this habitat is key not only for the diet, but also in term of energy requirement for females. Indeed, according to the habitat-productivity hypothesis (Harestad and Bunnell 1979), individuals should adjust their home range sizes to resource availability in order to minimize the area used for sustaining their energy requirement while limiting the energy expenditure in foraging movements (see e.g. (Tufto et al. 1996, Van Beest et al. 2011, Naidoo et al. 2012) for empirical support of this hypothesis in large herbivores). Second, as chamois is a social species with a clan-like social structure (Loison 1995, Loison et al. 1999c, 2008, Larose 2016), whereby individuals from the same “clan” share similar environmental constraints, we defined spatial clusters of females (which we considered as proxies of social subunit structures) based on the GPS database, and assigned marked females with visual collars to these clusters. Third, taking advantage of this socio-spatial organisation, we estimated adult female survival from capture-mark-resighting models at the cluster level and eventually tested whether it positively correlated with the availability of the key-habitat within each cluster.

Material and methods

Study area and species

We conducted our study in the National Game and Hunting Reserve of Les Bauges (NGHRB) massif, in the French Alps (45°40' N, 6°23' E; 900 to 2200 m a.s.l., 5200ha). More than 1200 chamois (773 females and 449 males) have been trapped since 1985 with traps and falling nets baited with salt licks (Jullien et al. 2001b). All chamois have been marked with colored collars and 64 adult females with “Lotek 3300S” (n= 49) or “Vectronics GPS

Plus" (n= 15) GPS collars between 2003 and 2014. Hunting by stalking occurred in most parts of the NGHRB, with a majority of chamois harvested between early September and late October.

More than half of the area (56%) is covered by forests dominated by beech (*Fagus sylvatica*) and fir (*Abies alba*) groves. Thirty-six percent are grasslands and the remaining percents represent rocky areas (Lopez 2001). We distinguished 7 plant communities in the alpine pastures, based on dominant species: alpenrose heaths, blue moorgrass–evergreen sedge swards, matgrass swards, mountain hay meadows, rusty sedge grasslands, tall herb community and screes (details in Duparc et al. 2012). Habitat selection studies based on unmarked individuals (Darmon et al. 2007) and diet selection studies based on DNA barcoding of feces (Rayé et al. 2011, Redjadj et al. 2014, Bison 2015) have identified Blue moorgrass–evergreen sedge swards (designated hereafter by "Sesleria swards", *Sesleria caerulea* being the dominant species of this community), as a key-habitat for chamois in terms of food resources and frequency of use.

Defining home range sizes and key-habitat availability within home ranges

We used one location per day per individual (n=64 females marked with GPS collars), after removing erroneous locations (details in Bjørneraas 2010, to estimate home ranges during the vegetation period (May to November). We computed the utilization distribution (UD) using a fixed 95% kernel with an ad hoc method for smoothing parameter (Worton 1989). We then estimated the proportion of the 95% home range covered by *Sesleria* swards. We expected this proportion to be negatively correlated with home range size if *Sesleria* swards constituted a key-habitat in term of energy requirement for female chamois (Harestad and Bunnell 1979). We tested this hypothesis with a linear model where individual home range size was the response variable and proportion of *Sesleria* swards and clusters (as defined below) as explanatory variables.

Defining clusters with GPS dataset and assigning visually marked individuals to clusters.

We accounted for the clan-like organization of chamois by identifying clusters of individuals which home ranges strongly overlapped, using hierarchical clustering (Sneath 1957) on a matrix of distances computed from the volume of the intersection between the UD in 95% home ranges of each pair of individuals (see Duparc et al., in prep for details). We chose a number of clusters based on the largest scores of the average silhouette width (Rousseeuw 1987), which corresponds to the levels for which the within-group mean

intensities are highest, and aiming at keeping a minimal number of 25 marked females per cluster. The final range of each cluster corresponded to the union of all the home ranges of individuals belonging to the cluster. We added to the GPS-based clusters two other clusters corresponding to two trapping sites known to present very restricted exchanges between them and with the other trapping sites (Fig. 40; Loison et al. 1999c), and where females were only marked with visual collars. The aggregated cluster's 95% kernel home range was then estimated by combining observations of all individuals marked in each corresponding trapping site. Having delineated the 95 % ranges of all clusters (defined from the hierarchical clustering, plus the two others), we then estimated the proportion of each cluster covered by *Sesleria* swards.

Next, we assigned visually-marked females to the clusters. When a female was marked, but not observed afterwards (23% of all visually marked females), we assigned it to the cluster corresponding to her trapping site (see Loison et al. 2008, whose results corroborate that females stay in close range to their trapping site all lifelong). For females that were resighted, we first assigned each of its observation to the closest cluster. We removed all observations not included in the 1000 m radius of any cluster. Observations belonging to two overlapping clusters were assigned to both clusters. Every marked female was eventually assigned to the cluster where most of her observation had been assigned.

Survival analysis

We estimated the natural survival rates of marked individuals with capture–mark–recapture models (Lebreton et al. 1992). Marked individuals that were harvested were all treated as losses and right-censored in the year of death (N=86). We considered the survival of marked individuals from 1 year of age. We performed the goodness-of-fit (GOF) tests of the Cormack-Jolly-Seber (CJS) model (Lebreton et al. 1992) using the software U-CARE (Choquet et al. 2009a). The overall GOF were not significant ($\chi^2=111.05$, $df=296$, $p.value=1$), and we did not detect transience ($Z=1.69$, $p.value=0.09$). However, we detected trap-dependence ($Z=-3.44$, $p.value<0.001$). We therefore allowed encounter probability to differ between animals encountered at the previous occasion and those not captured (Pradel 1993). During the study period, capture effort in the field varied between years and clusters. We modeled this effect by including a cluster-dependent observation pressure computed as the logarithm of the number of days during which at least one observer was in the field for each cluster and year.

We tested for additive effects of cluster, time and age-class, based on clusters with more than 25 females (i.e. n=540 females in total, with a mean age at capture of 4.9 years of age, ranging from 1 to 17 years of age). For age-dependent survival, we initially considered

four typical age classes in ungulates: 1 year old, 2–7 years old, 8–12 years old and >12 years old ((Loison et al. 1994, Gaillard et al. 2004). In the following, we pooled the 2-7 yr-old and 8-12 yr-old females in one class because models with a pooled prime age class 2-12 years old age class had better support than models with two age classes over the prime-age stage (not shown here). We performed our analysis using Mark ((White and Burnham 1999) Version 8.0) and its R interface Rmark (Laake 2013). Model selection was based on AICc: the model with the strongest support is the one with the lowest AICc. We also calculated the AICc weight of each model which represented the relative likelihood of a model over the set of models tested (Burnham and Anderson 2002). Last, we used cluster-specific survival rates estimated by the selected model (weighed by the inverse of their variance, (Burnham et al. 1987) and tested using a linear model whether differences among clusters positively covaried with the amount of *Sesleria* in the cluster, as expected from diet and home range results (see below).

Results

Testing the habitat-productivity hypothesis

Home range size of GPS marked females averaged 220 ± 49 ha. Overlaps among home ranges analyzed with hierarchical clustering methods led us to distinguish 5 clusters (Arces $n=1$; Chamoss $n=20$; Dtporte $n=12$; Pecloz $n=10$; Trelod $n=18$; Fig. 40) in addition to the 2 clusters determined based on trapping sites only. We could assign 540 visually marked females captured between 1991 and 2011 to a cluster (in the 5 clusters from the hierarchical analyses: Arces $n=25$; Chamoss $n=171$, Dtporte $n=31$, Pecloz $n=104$, Trelod $n=25$; in the 2 clusters from trapping sites: Coche $n=127$, Curtillet $n=57$).

The home range size of GPS marked females decreased with the amount of *Sesleria* swards in the home range (Fig. 41), but with slopes that differed among clusters (significant interaction between cluster and proportion of *Sesleria* swards in home range: $F_{3,52}=6.06$, $P=0.001$). The decrease was indeed more pronounced in one of the cluster (Chamoss: $b= -8.02 \pm 1.13$) compared to the 3 others where the slope could be estimated (Dtporte: $b= -3.56 \pm 0.86$, Pecloz: $b= -3.54 \pm 1.00$; Trelod: $b= -3.10 \pm 0.77$; Fig. 41). This confirmed that *Sesleria* swards was a key-habitat as expected under the habitat-productivity hypothesis.

Linking habitat quality to adult survival

Survival probabilities varied among age classes, years and clusters (Model 1, Table 7). Age-specific survival displayed classical patterns (Fig. 42.A.), whereby survival was lower at 1 year (0.83 ± 0.08) than between 2 and 12 years of age (0.91 ± 0.03), and decreased after 12 years of age (0.75 ± 0.08 ; estimates and standard errors given for 1998 from Model 2, Table 7). Yearly survival of prime-age females (from Model 2, Table 7) ranged from 0.74 ± 0.06 (in 1995) to 0.99 ± 0.01 (in 2001), with a coefficient of variation of 7.1% over the study period (1991-2011, Fig. 42.B.). Adult survival rates (from Model 1, Table 7) ranged from 0.88 ± 0.06 in Dtporte to 0.99 ± 0.02 in Trelod (given for 1998, see cluster-specific estimates in Table 8), i.e. with an among-clusters coefficient of variation of 4.4%.

As expected, survival increased with the proportion of *Sesleria* swards in the cluster ($b=0.214 \pm 0.003$, $P<0.001$, $r^2=0.90$, Fig. 43). This relationship held even when the two clusters (Coche and Curtillet), which ranges were not defined by GPS (i.e. with uncertainty in the estimation of the availability of *Sesleria* swards) were excluded ($b=0.246 \pm 0.003$, $P<0.001$, $r^2=0.95$). This means that the 2.5 fold increase in the proportion of *Sesleria* observed among the 7 clusters (from 0.30 to 0.79) led to a 12% increase in prime-age survival (Fig. 43).

Discussion

Our ability to detect the effect of environmental conditions on fitness component depends on the variance of the focal components (Gaillard et al. 2000b, Sæther and Bakke 2000). In ungulates which are characterized by a slow life history (Gaillard et al. 1989), adult survival has been evolutionary canalized to be particularly high and constant over time (Gaillard and Yoccoz 2003) while fecundity and juvenile survival are usually highly variable. A major finding of our analyses is that we detected significant variation both in time and space in the adult survival rate of a longevive species, and further traced spatial variation to differences in habitat quality. So far, studies that had been successfully able to link habitat characteristics to fitness components have focused on less canalized vital rates such as juvenile survival and reproductive output (Conradt et al. 1999, Pettorelli et al. 2003, 2005a). In contrast, we were able to detect spatial differences in adult survival rates, by comparing survival rates estimated at aggregated socio-spatial units which differed in terms of habitat quality. Our findings provide a rare empirical contribution demonstrating how habitat characteristics may have marked effect in a long-lived species on a highly canalized trait.

One of the reasons we may have been able to detect these differences is that we had an a priori hypothesis on which habitat could be key for chamois based on a previous analysis of diet selection in this species, owing to the use of up-to-date barcoding methods

(Rayé et al. 2011, Bison et al. 2015). The result on the decrease of home ranges the larger the amount of key-habitat they contain agrees with the habitat-productivity hypothesis (Harestad and Bunnell 1979), and reinforce the evidence of *Sesleria* swards as a key habitat. Indeed, while home range sizes varied among clusters (probably due to other cluster-specific topographic and environmental features), the decrease of home range size with the amount of *Sesleria* swards in the home range occurred in all clusters. While we focused here on *Sesleria* swards only in terms of proportion availability in the cluster or home range, further investigation about the spatial arrangement of this habitat relative to refuge areas, topographical constraints (e.g. cliffs) and disturbance (hiking trail network) would be necessary to better identify how individuals tackle the foraging/risk avoidance trade-off and how this transfer into heterogeneity in demographic performances at among- and within-clusters levels.

The marked differences in adult survival rates among clusters mean that number of chamois in clusters with survival rates <0.90 is probably not increasing. Indeed, for a conservative large herbivores like chamois (Morin et al. 2016), which do not produce more than 1 offspring per year, most demographic models with increasing populations are based on adult survival rates >0.90 (e.g. (Loison et al. 1994, 2002). In addition, adult survival rate is the last demographic parameter to respond to environmental variation and density dependence in conservative species (Eberhardt 1977, Bonenfant et al. 2009a), which indicate that differences in habitat quality may likewise transfer to reproductive performance as well. Low prime-age survival (and likely low recruitment rate) might therefore lead to a negative growth rate <1 in some clusters (especially in this hunted population), which hints at a possible source-sink dynamics among clusters in this population (Pulliam 1988, Pulliam et al. 1992). Source-sink dynamics occurs when individuals occupying high quality habitats (sources) tend to have area-specific advantage in terms of fitness, compared to those in low quality habitats (sink). In large herbivores, source-sink dynamics have already been found due to hunting (Naranjo and Bodmer 2007) or habitat quality (Contasti et al. 2013). Like in the latter case, we could trace some of this spatial heterogeneity in demographic performances to differences in habitat quality.

Such heterogeneity in adult survival rates, which is likely to lead to spatial heterogeneity in demographic performances, also suggests that individuals are not distributed in an ideal free manner (Fretwell and Lucas 1970). Indeed, IFD relies on the fact that even when habitat quality is spatially structured, individual fitness is spatially “flat” because individuals redistribute themselves in space according to where they can best perform. However, in most mammal societies, the majority of studies shows that individuals do not freely move around in a landscape, due to the importance of social interactions (e.g. collaborative, dominant or antagonistic ones, (Clutton-Brock 2016) and risks and costs of

moving out of a familiar place (Bonte et al. 2012). Our results suggest a departure from ideal free distribution in chamois (Fretwell and Lucas 1970), which would be consistent with the high philopatry of females associated with strong matrilineal structures (Crampe et al. 2007, Loison et al. 2008). To fully test this idea, a comprehensive demographic assessment including cluster-specific estimates of reproductive performance (e.g. whether the same key-habitat explains among-cluster differences in recruitment rates) and dispersal rates (e.g. whether dispersal, though rare, is more likely from clusters with high survival rates) would however be necessary. Although the spatial component of the variation in adult survival rates was lower than its temporal counterpart, it may play a significant role in the future demography of this species, given that habitat changes in mountains are rapid, due to closing up of alpine pastures and upwards shift of the treeline consequently to both decreasing land use and increasing temperature (Yoccoz et al. 2010).

References

- Bergeron, P., R. Baeta, F. Pelletier, D. Réale, and D. Garant. 2011. Individual quality: tautology or biological reality? *Journal of Animal Ecology* 80:361–364.
- Bérubé, C. H., M. Festa-Bianchet, and J. T. Jorgenson. 1999. Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology* 80:2555–2565.
- Bison, M., 2015. Taxonomic and functional approaches of trophic interactions between large herbivores and plant communities in a mountain ecosystem. PhD Thesis, University of Tromsø and University of Savoie-Mont-Blanc.
- Bison, M., Ibanez, S., Redjadj, C., Boyer, F., Coissac, E., Miquel, C., Rioux, D., Said, S., Maillard, D., Taberlet, P. and Yoccoz, N.G., 2015. Upscaling the niche variation hypothesis from the intra- to the inter-specific level. *Oecologia*, 179(3), pp.835-842..
- Bjørneraas, K., B. Van Moorter, C. M. Rolandsen, and I. Herfindal. 2010. Screening Global Positioning System Location Data for Errors Using Animal Movement Characteristics. *The Journal of Wildlife Management* 74:1361–1366.
- Bonenfant, C., Gaillard, J.M., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M., Loe, L.E., Blanchard, P., Pettoarelli, N., Owen-Smith, N. and Du Toit, J., 2009. Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in ecological research*, 41: 313-357.
- Bonte, D., H. Van Dyck, J. M. Bullock, A. Coulon, M. Delgado, M. Gibbs, V. Lehouck, E. Matthysen, K. Mustin, M. Saastamoinen, and others. 2012. Costs of dispersal. *Biological Reviews* 87:290–312.
- Burnham, K.P., 1987. Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. American Fisheries Society.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Second edition. Springer, New York, USA.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R.A. and Boyce, M.S., 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), pp.2157-2162..
- Cam, E., W. A. Link, E. G. Cooch, J. Y. Monnat, and E. Danchin. 2002. Individuals covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *American Naturalist* 159:96–105.
- Caughley, G.C. 1977. Analysis of vertebrate populations. Blackburn Press.
- Choquet, R., J.-D. Lebreton, O. Gimenez, A.-M. Reboulet, and R. Pradel. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture–REcapture data. *Ecography* 32:1071–1074.
- Clutton-Brock, T. 2016. Mammal Societies. Wiley-Blackwell.
- Conradt, L., T. H. Clutton-brock, and F. E. Guinness. 1999. The relationship between habitat choice and lifetime reproductive success in female red deer. *Oecologia* 120:218–224.

- Contasti, A. L., F. M. Van Beest, E. Vander Wal, and P. D. Mcloughlin. 2013. Identifying hidden sinks in growing populations from individual fates and movements: The feral horses of Sable Island. *The Journal of Wildlife Management* 77:1545–1552.
- Crampe, J.P., Bon, R., Gerard, J.F., Serrano, E., Caens, P., Florence, E. and Gonzalez, G., 2007. Site fidelity, migratory behaviour, and spatial organization of female isards (*Rupicapra pyrenaica*) in the Pyrenees National Park, France. *Canadian journal of zoology*, 85(1), pp.16-25.
- Darmon, G., Calenge, C., Loison, A., Jullien, J.M., Maillard, D. and Lopez, J.F., 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*, 35: 44-53.
- Duparc, A., C. Redjadj, F. Viard-Crétat, S. Lavorel, G. Austrheim, and A. Loison. 2012. Co-variation between plant above-ground biomass and phenology in sub-alpine grasslands. *Applied Vegetation Science* 16: 305–316.
- Eberhardt, L.L. (1977) Optimal policies for conservation of large mammals, with special references to marine ecosystems. *Environmental Conservation* 4: 205–212.
- Fitzsimmons, N. N., S. W. Buskirk, and M. H. Smith. 1995. Population history, genetic variability, and horn growth in bighorn sheep. *Conservation Biology* 9:314–323.
- Fretwell, S. D., and H. L. Lucas. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* 19:16–36.
- Gaillard, J.M., Pontier, D., Allaine, D., Lebreton, J.D., Trouvilliez, J. and Clobert, J., 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*, pp.59-76..
- Gaillard, J.-M., R. Andersen, D. Delorme, and J. D. C. Linnell. 1998a. Family effects on growth and survival of juvenile roe deer. *Ecology* 79:2878–2889.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, and N. G. Yoccoz. 1998b. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13:58–63.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toïgo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:367–393.
- Gaillard, J.-M., and N. G. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306.
- Gaillard, J.-M., M. Hebblewhite, A. Loison, M. Fuller, R. Powell, M. Basille, and B. Van Moorter. 2010. Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:2255–2265.
- Hamel, S., S. D. Côté, J.-M. Gaillard, and M. Festa-Bianchet. 2009. Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology* 78:143–151.
- Harestad, A.S. and Bunnell, F.L., 1979. Home Range and Body Weight--A Reevaluation. *Ecology*, 60(2), pp.389-402.

- Jullien, J.-M., G. Pépin, and E. Marouze. 2001. La cham'arch, un filet pour la capture des ongulés de montagne. Faune Sauvage.
- Kays, R., M. C. Crofoot, W. Jetz, and M. Wikelski. 2015. Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science* 348:aaa2478.
- Kendall, B. E., G. A. Fox, M. Fujiwara, and T. M. Nogeire. 2011. Demographic heterogeneity, cohort selection, and population growth. *Ecology* 92:1985–1993.
- Laake, J.L. 2013. RMark: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with MARK. AFSC Processed Rep 2013-01, 25p. Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv., Seattle WA.
- Larose, M. 2016. L'organisation sociale des femelles de chamois (*rupicapra rupicapra*) dans une aire protégée. Page 82. Sherbrooke.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals : a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Loison, A. 1995. Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois. Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France.
- Loison, A., J. M. Gaillard, and H. Houssin. 1994. New insight on survivorship of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) from observation of marked animals. *Canadian Journal of Zoology* 72:591–597.
- Loison, A., J.-M. Jullien, and P. Menaut. 1999. Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *Journal of Mammalogy* 80:620–632.
- Loison, A., Toïgo, C., Appolinaire, J. and Michallet, J., 2002. Demographic processes in colonizing populations of isard (*Rupicapra pyrenaica*) and ibex (*Capra ibex*). *Journal of Zoology*, 256(2), pp.199-205.
- Loison, A., E. J. Solberg, N. G. Yoccoz, and R. Langvatn. 2004. Sex differences in the interplay of cohort and mother quality on body mass of red deer calves. *Ecology* 85:1992–2002.
- Loison, A., G. Darmon, S. Cassar, J.-M. Jullien, and D. Maillard. 2008. Age- and sex-specific settlement patterns of chamois (*Rupicapra rupicapra*) offspring. *Canadian Journal of Zoology* 86:588–593.
- Lomnicki, A. 1978. Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *The Journal of Animal Ecology*:461–475.
- Lopez, J. F. 2001. Inventaire systématique de la flore et de la végétation du Massif des Bauges. Le Châtelard, France.
- Marchand, P., M. Garel, P. Michel, D. Maillard, and A. Loison. 2014. Habitat-related variation in carcass mass of a large herbivore revealed by combining hunting and gps data. *Journal of Wildlife Management* 78:657–670.
- McLoughlin, P. D., M. S. Boyce, T. Coulson, and T. Clutton-Brock. 2006. Lifetime reproductive success and density-dependent, multi-variable resource selection. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273:1449–1454.

- McLoughlin, P. D., J.-M. Gaillard, M. S. Boyce, C. Bonenfant, F. Messier, P. Duncan, D. Delorme, B. Van Moorter, S. Saïd, and F. Klein. 2007. Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology* 88:3192–3201.
- Morin, A., M. Rughetti, S. Rioux-Paquette, and M. Festa-Bianchet. 2016. Older conservatives: reproduction in female Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) is increasingly risk-averse with age. *Canadian Journal of Zoology* 94:311–321.
- Moyes, K., B. J. Morgan, A. Morris, S. J. Morris, T. H. Clutton-Brock, and T. Coulson. 2009. Exploring individual quality in a wild population of red deer. *Journal of Animal Ecology* 78:406–413.
- Naidoo, R., Du Preez, P., Stuart-Hill, G., Weaver, L.C., Jago, M. and Wegmann, M., 2012. Factors affecting intraspecific variation in home range size of a large African herbivore. *Landscape Ecology*, 27(10), pp.1523-1534..
- Naranjo, E. J., and R. E. Bodmer. 2007. Source–sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. *Biological Conservation* 138:412–420.
- Nilsen, E. B., J. D. C. Linnell, and R. Andersen. 2004. Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Animal Ecology* 73:44–50.
- Pemberton, J. M., S. D. Albon, F. E. Guinness, T. H. Clutton-Brock, and R. J. Berry. 1988. Genetic variation and juvenile survival in red deer. *Evolution* 42:921–934.
- Pettorelli, N., J.-M. Gaillard, P. Duncan, J.-P. Ouellet, and G. Van Laere. 2001. Population density and small-scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia* 128:400–405.
- Pettorelli, N., J.-M. Gaillard, P. Duncan, D. Maillard, G. Van Laere, and D. Delorme. 2003. Age and Density Modify the Effects of Habitat Quality on Survival and Movements of Roe Deer. *Ecology* 84:3307–3316.
- Pettorelli, N., J.-M. Gaillard, N. G. Yoccoz, P. Duncan, D. Maillard, D. Delorme, G. Van Laere, and C. Toïgo. 2005. The response of fawn survival to changes in habitat quality varies according to cohort quality and spatial scale. *Journal of Animal Ecology* 74:972–981.
- Pettorelli, N., W. F. Laurance, T. G. O'Brien, M. Wegmann, H. Nagendra, and W. Turner. 2014. Satellite remote sensing for applied ecologists: opportunities and challenges. *Journal of Applied Ecology* 51:839–848.
- Pradel, R. 1993. Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependance. Pages 29–36 in L. & P. N. J-D, editor. *Marked individuals in the study of animal populations*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132:652–661.
- Pulliam, H. R., J. B. Dunning, and J. Liu. 1992. Population dynamics in complex landscapes: a case study. *Ecological Applications* 2:165–177.
- Rayé, G., Miquel, C., Coissac, E., Redjadj, C., Loison, A. and Taberlet, P., 2011. New insights on diet variability revealed by DNA barcoding and high-throughput pyrosequencing: chamois diet in autumn as a case study. *Ecological Research*, 26(2), pp.265-276.

- Redjadj, C., 2010. Etude inter-et intra-spécifique des variations spatio-temporelles de l'utilisation des ressources alimentaires au sein d'une communauté de grands herbivores de montagne. PhD thesis, University of Savoie-Mong-Blanc.
- Rousseeuw, P. J. 1987. Silhouettes: A graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *Journal of Computational and Applied Mathematics* 20:53–65.
- Sæther, B.-E., and M. Heim. 1993. Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*): the effects of environmental variability. *Journal of Animal Ecology* 62:482–489.
- Sæther, B.E. and Bakke, Ø., 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 81(3), pp.642-653.
- Sneath, P. H. 1957. The application of computers to taxonomy. *Journal of general microbiology* 17:201–226.
- Solberg, E. J., M. Heim, V. Grøtan, B.-E. Sæther, and M. Garel. 2007. Annual variation in maternal age and calving date generates cohort effects in moose (*Alces alces*) body mass. *Oecologia* 154:259–271.
- Tufto, J., Andersen, R. and Linnell, J., 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology*, pp.715-724.
- Vanpé, C., J.-M. Gaillard, P. Kjellander, A. Mysterud, P. Magnien, D. Delorme, G. Van Laere, F. Klein, O. Liberg, and M. Hewison. 2007. Antler size provides an honest signal of male phenotypic quality in roe deer. *American Naturalist* 169:481–493.
- Van Beest, F.M., Rivrud, I.M., Loe, L.E., Milner, J.M. and Mysterud, A., 2011. What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore?. *Journal of Animal Ecology*, 80(4), pp.771-785.
- Von Hardenberg, A., B. Bassano, M. Festa-Bianchet, G. Luikart, P. Lanfranchi, and D. Coltman. 2007. Age-dependent genetic effects on a secondary sexual trait in male Alpine ibex, *Capra ibex*. *Molecular Ecology* 16:1969–1980.
- White, G. C., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 (Suppl.):120–139.
- Wilson, A. J., and D. H. Nussey. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution* 25:207–214.
- Worton, B. J. 1989. Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology* 70:164–168.
- Yoccoz, N. G., Delestrade, A., and Loison, A. 2010. Impact des changements climatiques sur les écosystèmes alpins: comment les mettre en évidence et les prévoir? *Revue de géographie alpine* 98-4.

Figures

Tableau 7 : Model selection testing for the additive effect of cluster, age class (agecl : 1; 2-12; 13+) and time. K: number of parameters; $\Delta AICc$, difference in AICc between the tested model and the model with the lowest AICc, and AICc weight of the tested models are provided.

Model	K	Deviance
Cluster + Age-class + Year	42	3461.32
Age-class + Year	36	3478.63
Cluster + Year	40	3501.59
Age-class + Cluster	23	3539.22
Year	34	3520.48
Age-class	28	3557.15
Cluster	22	3575.98

Tableau 8 : Adult survival rates for females aged 2-12 years for the year 1998 (year with mean survival) per cluster with standard error (SE).

Cluster	Survival	SE
Arces	0.952	0.025
Pecloz	0.913	0.033
Trelod	0.996	0.02
Chamoss	0.893	0.04
Coche	0.903	0.036
Curtillet	0.896	0.039
Dtporte	0.885	0.056

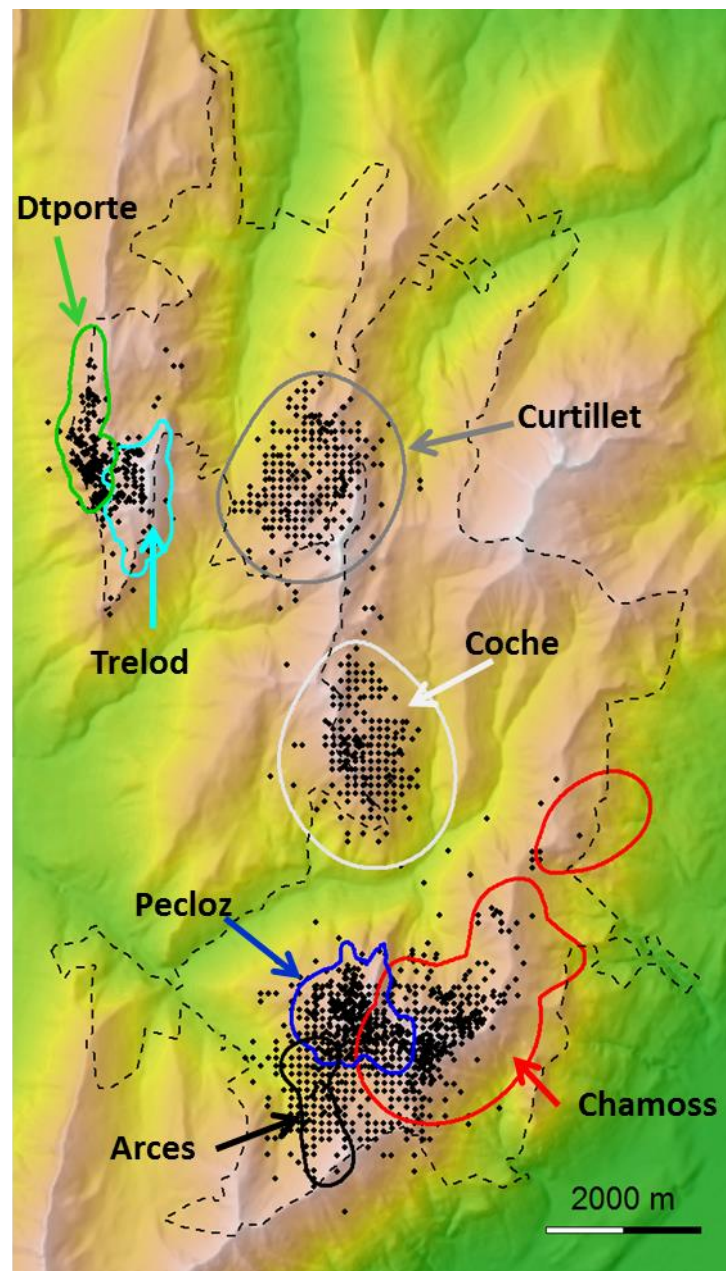


Figure 40 : Map of the study site with limits and name of the clusters. Points are locations of visually marked females. Colors codes identical to Figures 41 and 43.

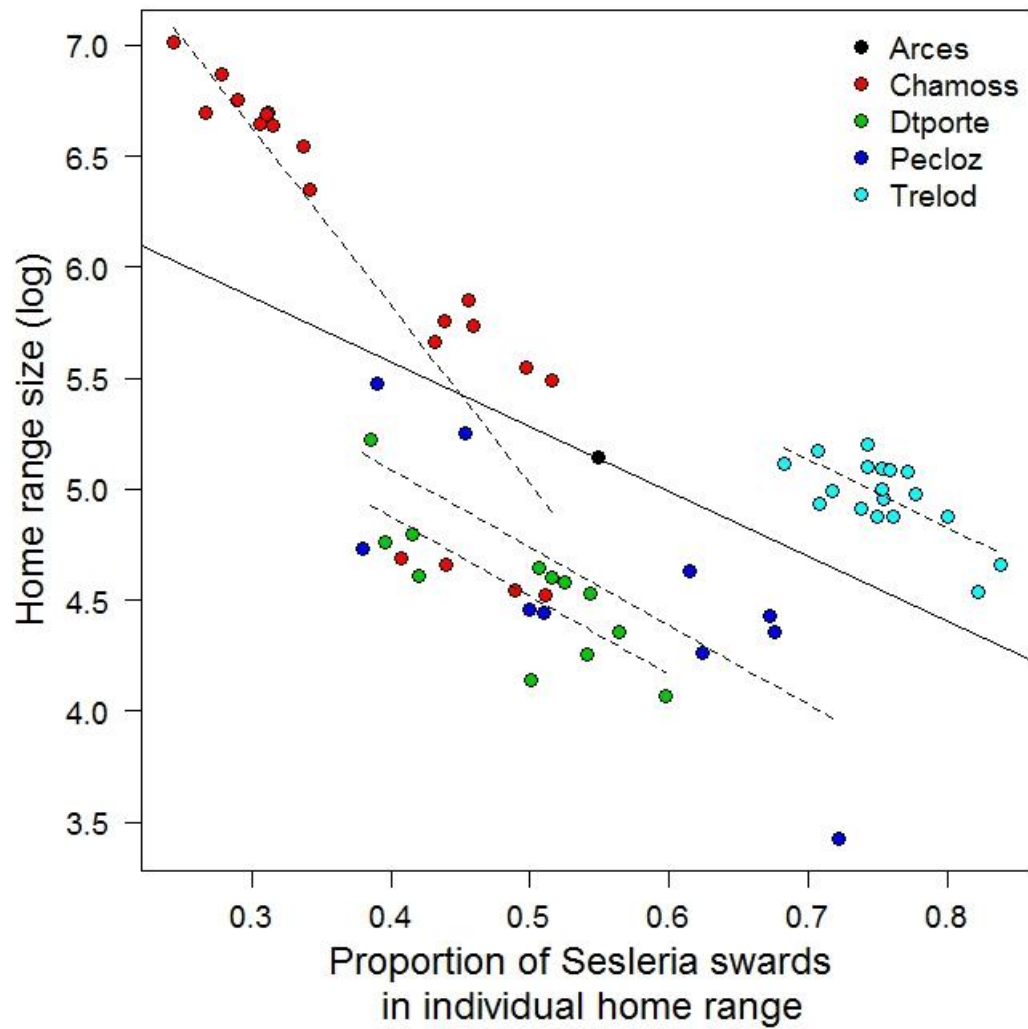


Figure 41 : Relationship between home range size (log-scale) and the proportion of *Sesleria* swards in the home range at the individual level, for N=64 GPS-marked female. Main line is the regression line when cluster effect is ignored. Dashed lines correspond to regression lines per cluster (except for the cluster "Arces" that includes only 1 GPS-marked female). Colors correspond to clusters (see Fig. 40).

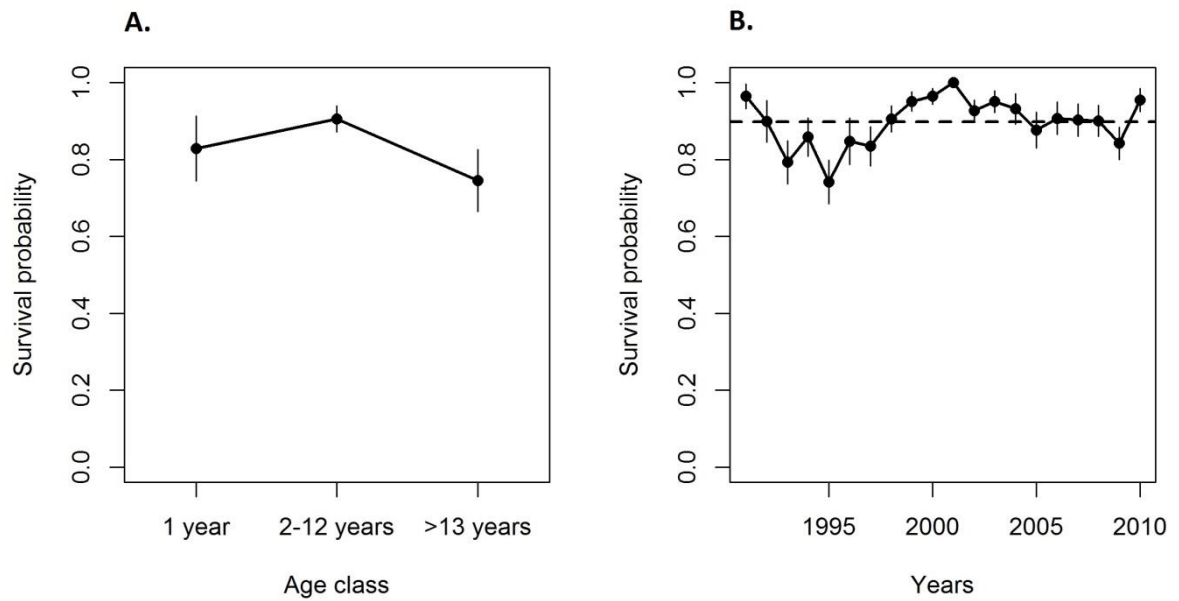


Figure 42 : Survival rates (from model with additive effects of age-class and year) according to (A) age (shown for 1998), and (B) year (shown for prime-age females, with standard errors).

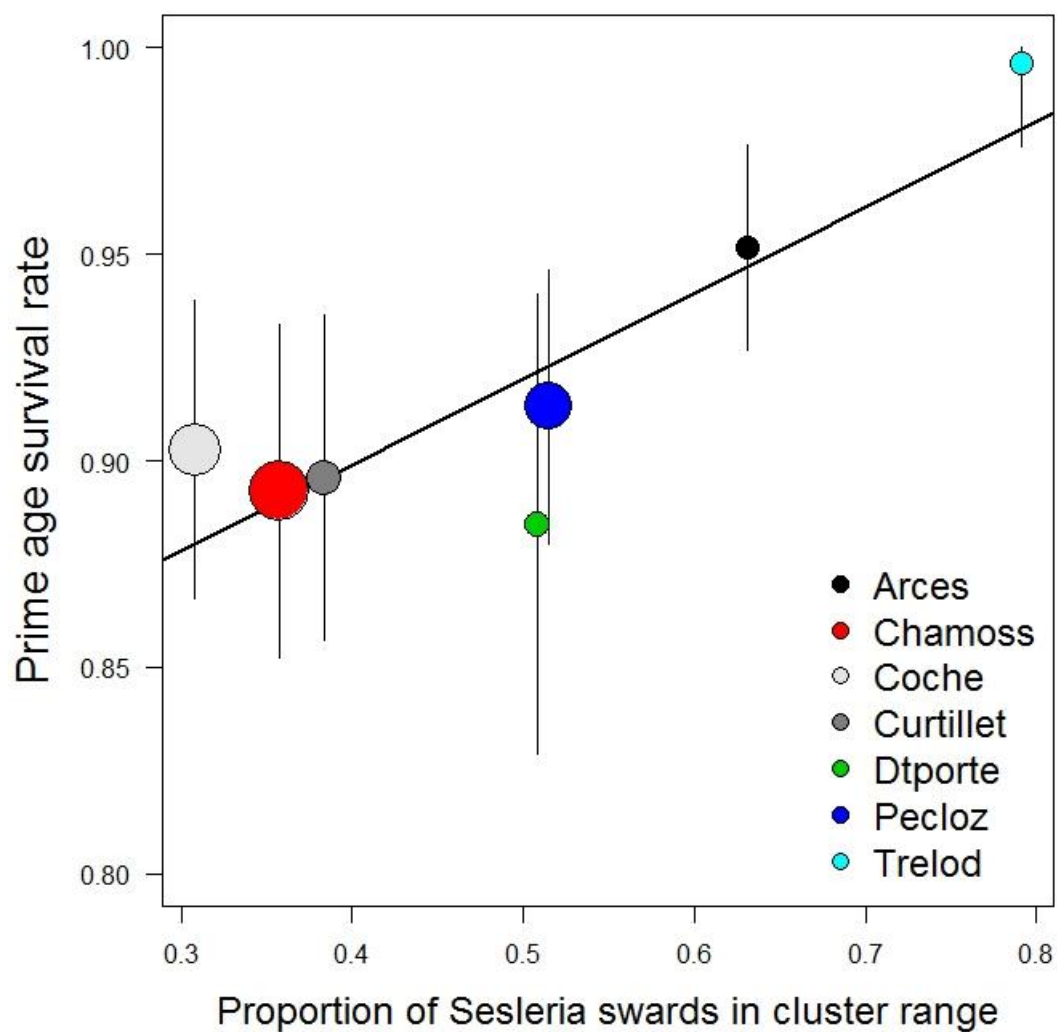


Figure 43 : Relationship between average survival rates of prime-age females (given for 1998, with standard error bars) per cluster and proportion of Sesleria swards in clusters ranges. Circle sizes are proportional to the number of visually marked females per cluster.

Addendum : Effet du climat sur la survie des femelles de chamois dans les Bauges

Dans cet article, nous avons montré que l'habitat des chamois avait un effet sur leur survie. Même si cette variabilité spatiale est importante, il faut noter que la variabilité temporelle de la survie est encore plus importante. Pour aller loin plus dans cette étude, nous nous sommes donc intéressés aux sources de cette variabilité à travers les effets du climat (Sæther 1997).

Précédemment, nous avons considéré un effet additif du temps sur toute les classes d'âge, mais les jeunes et les sénescents ont moins de réserves et des besoins métaboliques plus importants que les adultes (Hudson & White 1985). Ils devraient donc être plus sensibles aux conditions environnementales que ces derniers pour qui la survie est beaucoup plus canalisée (Gaillard et Yoccoz 2003). Dans un premier temps, nous avons donc testé si l'effet du temps détecté n'était pas dû uniquement aux jeunes de 1 an, et aux individus sénescents. Contrairement à notre hypothèse, nous avons trouvé une variabilité temporelle de la survie quel que soit la classe d'âge (Tableau 9). Bien que ce résultat soit surprenant pour une espèce longévive (Gaillard & Yoccoz 2003), de précédentes études sur cette population avaient également démontré une variabilité temporelle significative sur la survie adulte (Loison et al. 1999; Bleu et al. 2014).

En nous basant sur ce modèle, nous avons ensuite testé l'effet des conditions climatiques sur la survie des chamois d'un an et plus. Nous avons testé l'effet de la température et des précipitations au printemps (avril-mai) et en été (juillet-août) de l'année $t-1$ sur la survie de l'année $t-1$ à t , ainsi que la température et le cumul des chutes de neige en hiver (décembre-janvier-février-mars) de l'année $t-1$ à t .

Les modèles avec un effet du climat sont nettement moins bons que le modèle avec une variabilité annuelle de la survie (Tableau 10). Seules les conditions hivernales (cumul de neige sur la saison et température moyenne ; corrélation de -0,43 entre les 2 variables : Tableau 11, Figure 44) sont meilleurs que le modèle avec une survie constante. Le cumul de neige (variant de 40 à 260 cm, coefficient de variation (CV) = 0.45 ; Figure 44) est la variable qui a de loin l'effet le plus marqué. Les hivers enneigés ont un effet négatif sur la probabilité de survie des chamois ($\beta = -0.006 \pm 0.002$). De manière surprenante, la température moyenne en hiver (variant de -1.7 à 2.4°C, CV = 0.72) a aussi un effet négatif puisque les hivers doux diminuent la probabilité de survie des animaux ($\beta = -0.18 \pm 0.08$). Les

conditions hivernales semblent donc jouer un rôle important sur cette population, mais de manière contrastée.

Chez les grands herbivores vivant dans des environnements saisonnier, comme la montagne, la principale source de mortalité reportée dans la littérature est associée à la période hivernale (Klein 1965, Illius & O'Connor 2000, Sæther et al. 2004, Betini 2014). Durant l'hiver, la disponibilité en ressources est limitée alors que les individus doivent faire face à des conditions climatiques difficiles (température et neige) qui engendrent à la fois des coûts en termes de thermorégulation et de déplacements. Ces conditions conduisent à une balance énergétique négative qui oblige l'animal à puiser dans ses ressources, parfois au point d'entraîner sa mort (Clutton-Brock et al. 1997, Loison & Langvatn 1998, DelGiudice et al. 2002, Willisch et al. 2013). En conséquence, un effet négatif des conditions hivernales sur la survie et la reproduction a déjà été mis en avant (chez le bouquetin : von Hardenberg *et al.* 2000; Jacobson *et al.* 2004; chez l'isard : Crampe, Gaillard & Loison 2002; chez le chamois: Jonas, Geiger & Jenny 2008). Dans notre cas, ce sont les chutes de neige qui ont un effet négatif sur la survie. La station météorologique utilisée ici (la seule disposant de données sur la période d'étude) se situe à seulement 900m d'altitude là où les chamois marqués utilisent à cette époque de l'année des habitats principalement situés au-dessus de 1200-1400m d'altitude. Un fort cumul de neige à 900m se traduit donc très probablement par des recouvrements neigeux important à tous les niveaux d'altitudes utilisés par les chamois et serait donc à même, en limitant l'accès à la nourriture et en augmentant le coût des déplacements, d'impacter leur survie. De forts cumuls de neige pourraient aussi entraîner une augmentation du risque de mortalités accidentelles par le biais d'avalanches.

Cependant, l'effet des conditions hivernales n'est pas toujours négatif (aucun effet : Jorgenson *et al.* 1997; Portier *et al.* 1998; effet positif : Solberg & Sæther 1994 ; Loison *et al.* 1999). Une précédente étude sur ce site avait mis en avant un effet positif du nombre de jours avec de la neige au sol sur la survie des chamois (Loison et al. 1999b). L'influence positive de la durée de la couverture neigeuse pourrait être due à une augmentation de la neige à haute altitude qui permet, au printemps/été suivant, un accès plus étalé dans le temps à de la nourriture de qualité avec la fonte progressive de la neige. L'effet négatif de la température en hiver pourrait être lié à ce phénomène. Une température élevée conduisant à une accumulation moindre de la neige à haute altitude, et donc un accès plus court à une végétation de bonne qualité. Chez le mouton de Soay, un hiver doux est aussi associé à une baisse de la survie des femelles (Milner et al. 1999). Sur cette population, ce résultat est expliqué par un effet direct des conditions météorologiques (Mysterud et al. 2003). Des températures plus élevées en hiver conduisent à des précipitations qui mouillent le pelage et entraîne des déperdition thermiques importantes (Parker 1988). Un tel mécanisme pourrait

aussi être à l'œuvre sur la population de chamois des Bauges expliquant l'effet négatif d'une augmentation des températures en hiver.

L'opposition d'effet entre cumul de neige et température hivernale suggère le rôle complexe d'une combinaison de plusieurs facteurs (ici probablement la variation temporelle de la distribution altitudinale des hauteurs de neige) sur la probabilité de survie des animaux. De manière plus générale, des effets opposés de la même variable météorologique, ou de différentes variables sur le même site (Albon et al. 2016) rendent complexe la prédiction des conséquences du changement climatique en cours sur la dynamique des populations (Hallett *et al.* 2004; Sæther *et al.* 2004). Etant donné l'intérêt de cette problématique, de nouvelles études devront être menées pour permettre une compréhension plus fine de comment les mécanismes climatiques affectent la survie et la reproduction des grands herbivores.

Tableau 9 : Sélection de modèle pour tester la variabilité temporelle sur les classes d'âge sensible. Nous avons tester un effet année uniquement sur les 1 ans (agecl(1) :année), sur les 1 an et les sénescents de plus de 13 ans (agecl(1,13+) :année), et uniquement sur les sénescents de plus de 13 ans (agecl(13+) :année), et de 8 ans et plus (agecl(8+) :année). Np = Nombre de paramètres, la déviance, $\Delta AICc$: différence entre le modèle testé et le modèle avec le plus faible AICc, et le poids d'AICc sont donné pour chaque modèle. Le modèle sélectionné apparait en gris.

	Np	Déviance	AICc	$\Delta AICc$	AICcWi
Agecl(1,2-12,13+) + année	42	3461.32	3547.36	0	1.00
Agecl(1,2-7,8-12,13+) + agecl(8+) : année	41	3486.96	3570.91	23.55	0.00
Agecl(1,2-12,13+) + agecl(1) : année	29	3520.78	3579.57	32.21	0.00
Agecl(1,2-12,13+) + agecl(1,13+) : année	42	3511.75	3597.79	50.43	0.00
Agecl(1,2-12,13+) + agecl(13+) : année	40	3516.74	3598.59	51.23	0.00

Tableau 10 : Sélection de modèle pour tester l'effet du climat sur la survie des chamois de plus de 1 an. Np = Nombre de paramètres, la déviance, $\Delta AICc$: différence entre le modèle testé et le modèle avec le plus faible AICc, et le poids d'AICc sont donnés pour chaque modèle. Le modèle sélectionné apparait en gris.

Modèle	Np	Deviance	AICc	$\Delta AICc$	AICcWi
Année	42	3461.32	3547.36	0	1
Hauteur neige	24	3530.44	3579.11	31.75	0
Temp. Hiver	24	3534.04	3582.72	35.36	0
Précip. Été	24	3536.58	3585.35	37.99	0
Constant	23	3539.22	3585.83	38.47	0
Précip. Printemps	24	3537.94	3586.61	39.25	0
Temp. Été	24	3538.16	3586.83	39.47	0
Temp. Printemps	24	3539.16	3587.83	40.47	0

Addendum : Effet du climat sur la survie des femelles de chamois dans les Bauges

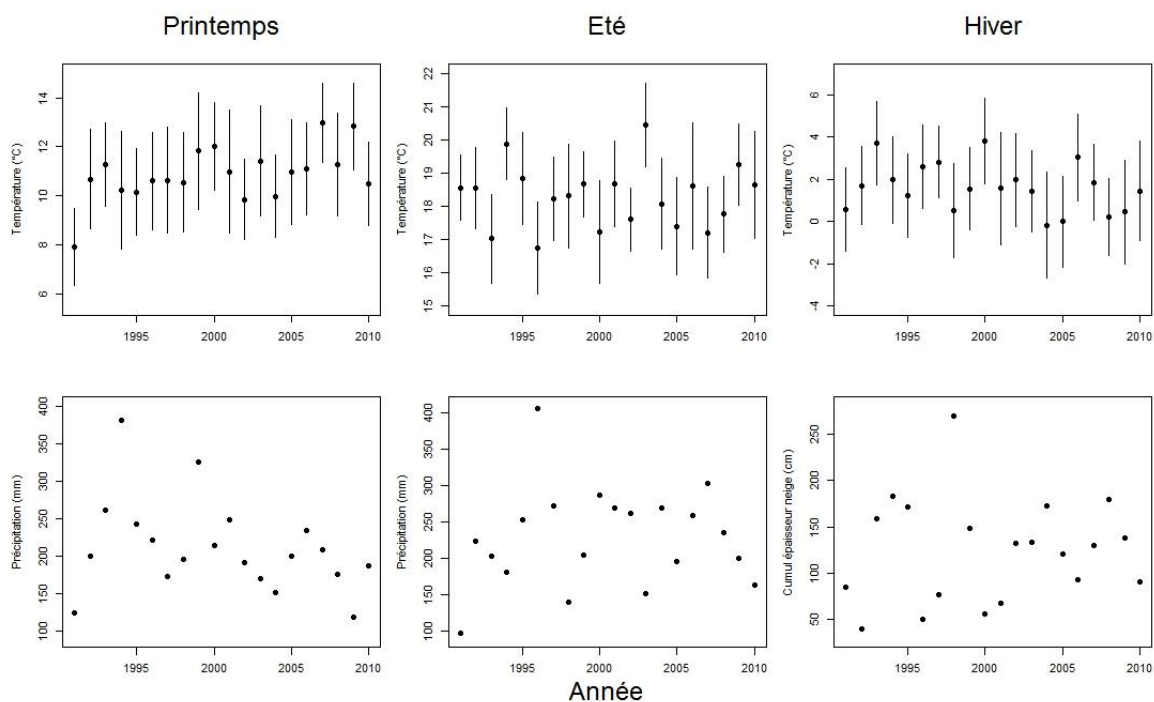


Figure 44 : Variation des variables climatiques testées sur la survie des chamois de plus de 1 an durant la période d'étude (1991-2010).

Tableau 11 : Corrélation entre les variables climatiques durant la période d'étude (1991-2010).

	Précip. Printemps	Temp. Eté	Précip. Eté	Temp. Hiver	Hauteur neige
Temp. Printemps	0.10	-0.10	0.30	0.25	0.01
Précip. Printemps		0.11	0.10	0.47	0.15
Temp. Eté			-0.56	-0.13	0.18
Précip. Eté				0.41	-0.39
Temp. Hiver					-0.43

Références

- Albon, S.D., Irvine, R.J., Halvorsen, O., Langvatn, R., Loe, L.E., Ropstad, E., Veiberg, V., van der Wal, R., Bjørkvoll, E.M., Duff, E.I., Hansen, B.B., Lee, A.M., Tveraa, T. & Stien, A. (2016) Contrasting effects of summer and winter warming on body mass explain population dynamics in a food-limited Arctic herbivore. *Global Change Biology*.
- Betini, G.S. (2014) *Dynamics of Populations in Seasonal Environments*. The University of Guelph.
- Bleu, J., Loison, A. & Toïgo, C. (2014) Is there a trade-off between horn growth and survival in adult female chamois? *Biological Journal of the Linnean Society*, 113, 516–521.
- Clutton-Brock, T.H., Illius, A.W., Wilson, K., Grenfell, B.T., MacColl, A.D.C. & Albon, S.D. (1997) Stability and instability in ungulate populations: an empirical analysis. *American Naturalist*, 149, 195–219.
- Crampe, J.-P., Gaillard, J.-M. & Loison, A. (2002) L'enneigement hivernal : un facteur de variation du recrutement chez l'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). *Canadian Journal of Zoology*, 80, 1306–1312.
- DelGiudice, G.D., Riggs, M.R., Joly, P. & Pan, W. (2002) Winter severity, survival, and cause-specific mortality of female white-tailed deer in north-central Minnesota. *Journal of Wildlife Management*, 66, 698–717.
- Gaillard, J.-M. & Yoccoz, N.G. (2003) Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology*, 84, 3294–3306.
- Hallett, T.B., Coulson, T.N., Pilkington, J.G., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M. & Grenfell, B.T. (2004) Why large-scale climatic indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature*, 430, 71–75.
- von Hardenberg, A., Bassano, B., Peracino, V., Jacobson, A.R., von Hardenberg, J. & Provenza, A. (2000) Preliminary analysis of the temporal variability of the Alpine ibex population in the Gran Paradiso National Park. *Anthropozoologica*, 195–204.
- Hudson, R.J. & White, R.G. (1985) *Bioenergetics of Wild Herbivores*, CRC Press. Boca Raton, Florida.
- Illius, A.W. & O'Connor, T.G. (2000) Resource heterogeneity and ungulate population dynamics. *Oikos*, 89, 283–294.
- Jacobson, A.R., Provenza, A., Von Hardenberg, A., Bassano, B. & Festa-Bianchet, M. (2004) Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology*, 85, 1598–1610.
- Jonas, T., Geiger, F. & Jenny, H. (2008) Mortality pattern of the Alpine chamois: the influence of snow–meteorological factors. *Annals of Glaciology*, 49, 56–62.

Jorgenson, J.T., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M. & Wishart, W.D. (1997) Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology*, 78, 1019–1032.

Klein, D.R. (1965) Ecology of deer range in Alaska. *Ecological Monographs*, 35, 259–284.

Loison, A., Jullien, J.-M. & Menaut, P. (1999) Relationship between chamois and isard survival and variation in global and local climate regimes: contrasting examples from the Alps and Pyrenees. *Ecological Bulletins*, 47, 126–136.

Loison, A. & Langvatn, R. (1998) Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia*, 116, 489–500.

Milner, J.M., Elston, D.A. & Albon, S.D. (1999) Estimating the contributions of population density and climatic fluctuations to interannual variation in survival of Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 68, 1235–1247.

Mysterud, A., Stenseth, N.C., Yoccoz, N.G., Ottersen, G. & Langvatn, R. (2003) The response of terrestrial ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. *The North Atlantic oscillation: climatic significance and environmental impact*, 235–262.

Parker, K.L. (1988) Effects of heat, cold, and rain on coastal black-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 2475–2483.

Portier, C., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., Jorgenson, J.T. & Yoccoz, N.G. (1998) Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology*, 245, 271–278.

Sæther, B.-E. (1997) Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 143–149.

Sæther, B.-E., Sutherland, W.J. & Engen, S. (2004) Climate influences on avian population dynamics. *Advances in Ecological Research*, 35, 185–209.

Solberg, E.J. & Sæther, B.-E. (1994) Male traits as life-history variables: annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy*, 75, 1069–1079.

Willisch, C.S., Bieri, K., Struch, M., Franceschina, R., Schnidrig-Petrig, R. & Ingold, P. (2013) Climate effects on demographic parameters in an un hunted population of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Journal of Mammalogy*, 94, 173–182.

Chapitre 7 : Synthèse, discussion, et perspectives



Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes intéressés à l'hétérogénéité interindividuelle, à la variabilité temporelle à travers les effets du climat et à la structure spatiale comme sources de variation de la survie et de la reproduction chez 3 espèces de grands herbivores de montagne : l'isard, le chamois et le mouflon. Après une brève synthèse des principaux résultats détaillés dans les § précédents, nous les discuterons au travers du croisement des informations fournies par les 3 articles, et verrons quelles peuvent être leurs implications en terme de biologie évolutive et de gestion. Nous reviendrons également sur des considérations méthodologiques, qui ont permis d'effectuer ici un travail que nous espérons relativement novateur. Enfin, nous finirons par proposer des perspectives de recherche issues de ce travail.

Synthèse et discussion des principaux résultats

Synthèse des résultats

Nous avons appréhendé l'hétérogénéité interindividuelle dans les patrons de variations/covariations démographiques en la prenant en compte sous deux formes : (1) une hétérogénéité fixe, grâce à une variable latente sous forme d'effet groupe (groupe homogène d'individus avec des paramètres démographiques communs), et (2) une hétérogénéité dynamique via des états observables comme l'âge et l'effort reproducteur. Cela nous a permis de mettre en évidence des femelles de moins bonne qualité au sein des populations d'isard (chapitre 4) et de mouflon (chapitre 5), mais aussi de révéler un coût de la reproduction chez l'isard (chapitre 4). Chez ces femelles, nous avons pu différencier différentes étapes de la reproduction (gestation, lactation exclusive et lactation non exclusive) associées à des efforts reproducteurs graduels grâce à la combinaison des modèles multi-événements et du robust-design. Nous avons pu mettre en évidence que, chez ces femelles, la phase de lactation exclusive est particulièrement critique et entraîne un coût en termes de valeur sélective à travers une diminution de la capacité à se reproduire l'année suivante. Chez le mouflon (chapitre 5), nous n'avons pas détecté de coût de la reproduction, avec une analyse dans laquelle les différentes étapes de la reproduction n'ont toutefois pas pu être distinguées. En revanche chez cette espèce, nous avons mis en évidence une augmentation de la reproduction en fin de vie, puisque toutes les femelles âgées de plus de 9 ans se reproduisent. Ce résultat ne semble pas lié à une « disparition

sélective » (Vaupel & Yashin 1985) des femelles de moins bonne qualité au profit des meilleures reproductrices, qui augmenterait « artificiellement » l'estimation du succès reproducteur moyen. Cette observation est l'une des rares preuves en faveur de la théorie de l'investissement terminal chez les grands herbivores (Pianka & Parker 1975, Clutton-Brock 1984).

Ces travaux de thèse ont aussi porté sur l'influence des variables environnementales sur la survie et la reproduction. Malgré des séries temporelles parfois relativement courtes, nous avons pu démontrer le rôle de ces variables chez les 3 espèces étudiées. Chez les femelles de mouflon (chapitre 5), le printemps et l'hiver conditionnent la performance démographique des animaux. Ce résultat est à mettre en lien avec une population où la limitation des ressources est déjà particulièrement marquée, exacerbant ainsi l'effet négatif de tout facteur supplémentaire de restriction, comme l'ont été durant la période d'étude les printemps offrant une période réduite de végétation et les hivers enneigés. Un effet du climat a également été mis en évidence chez les *Rupicapra* : chez les chamois femelles des Bauges (chapitre 6), c'est l'épaisseur de neige en hiver qui influence la survie adulte alors que chez l'isard du Bazès qui occupe un territoire de piémont, ce sont les printemps humides qui diminuent la survie des jeunes de l'année (chapitre 4).

Enfin, nous avons également montré un rôle important de l'habitat sur la survie des femelles de chamois (chapitre 6). Grâce à l'utilisation de données GPS, couplées aux observations de terrain, nous avons pu mettre en évidence que les individus vivant dans des milieux pauvres en seslerie avaient une survie plus faible que ceux occupant des milieux plus riches. Ce résultat est une des rares contributions empiriques chez les ongulés démontrant clairement le rôle de l'habitat sur la survie post-juvénile, un paramètre aujourd'hui bien identifié comme ayant un impact important sur le taux d'accroissement des populations d'ongulés (Gaillard et al. 1998). Un tel résultat peut avoir des implications fortes en termes de gestion des habitats de l'espèce, notamment en permettant d'orienter les gestionnaires des territoires sur les milieux à protéger pour permettre le développement/maintien de l'espèce.

Deux espèces avec des stratégies d'histoire de vie contrastées

Les espèces longévives et itéropares, comme les grands herbivores, ont en général développé une stratégie de reproduction conservatrice où les femelles minimisent leur effort reproducteur à chaque occasion de reproduction (Promislow & Harvey 1990, Gaillard et al. 2005, Bielby et al. 2007). Cette stratégie a pour but de favoriser la survie et ainsi de maximiser les opportunités de reproduction tout au long de la vie.

Durant cette thèse, nous avons mis en évidence une différence de tactiques de survie et de reproduction entre l'isard et le mouflon, qui se traduit par des stratégies d'histoire de vie contrastées. L'isard, dans le Bazès et sur la période d'étude (2002-2012), a en moyenne une survie adulte élevée (0,91), ainsi qu'une fécondité forte (0,89). En revanche l'âge de primiparité est reporté à 3 ans, et la survie juvénile de la naissance à l'automne est très faible (0,45) (chapitre 4). Nous n'avons pas d'information sur la survie juvénile hivernale sur notre site, mais Crampe et al. (2002) l'ont estimée à 0,68 dans le Parc National des Pyrénées, ce qui conduirait pour le Bazès à une survie la première année de 0,30 seulement. A partir de ces paramètres, le recrutement est estimé à 0,27 jeune atteignant l'âge de 1 an par femelle adulte. Le mouflon, dans le Caroux et sur la période d'étude (2003-2015), a en moyenne une survie adulte (0,83) et une fécondité (0,75) faibles. En revanche l'âge de primiparité est précoce (2 ans) et la survie juvénile jusqu'à 1 an plus élevée (0,64, Garel données non publiées), conduisant à un recrutement de 0,48, soit près du double de celui de l'isard.

Pour comparer plus précisément les stratégies d'histoire de vie des deux espèces, nous avons donc utilisé ces paramètres dans une matrice de Leslie, afin de calculer le temps de génération (âge moyen des mères à la naissance). Ce paramètre est la métrique permettant le mieux de placer les espèces sur le gradient « lent-rapide » de variation des stratégies d'histoire de vie (Gaillard et al. 2005), et couvre globalement chez les ongulés de montagne des valeurs comprises entre 4,5 ans (mouflon hors période de densité-dépendance) et 11 ans (chèvre des Rocheuses ; Hamel et al. sous presse). La population actuelle de mouflons du Caroux a un temps de génération de 5,3 ans alors que l'isard sur le massif du Bazès a un temps de génération de 7,8 ans. Ces deux espèces qui ont sur les périodes considérées des masses corporelles (premier facteur identifié de variation des stratégies d'histoire de vie) relativement proches (poids moyen des femelles adultes à la capture [intervalle de confiance à 95%] : mouflon 25,5kg [24,9;26,1] ; isard 24,5kg [23,9 ; 25]), se positionnent donc différemment sur le gradient « lent-rapide ».

Même si tous les facteurs écologiques responsables de la répartition des espèces sur ce gradient ne sont pas identifiés (Gaillard et al. 2016), il semblerait que chez les ongulés, le régime alimentaire explique, en partie, le rythme de vie. Les « cueilleurs », qui mangent préférentiellement des aliments de haute qualité nutritive sont associés à un rythme de vie plus rapide que les « paiseurs » (Sæther & Gordon 1994). Nos résultats vont à l'encontre de cette hypothèse, car le mouflon possède le temps de génération le plus court alors qu'il a un régime alimentaire plus proche des paiseurs que l'isard (Marchand 2013, Redjadj et al. 2014). Une autre irrégularité par rapport à la théorie de ce gradient, est que, dans notre cas, l'espèce avec le temps de génération le plus long est aussi l'espèce avec la plus haute fécondité. L'isard et le mouflon pourraient donc s'opposer aussi sur le troisième axe de co-variations des traits d'histoire de vie qui reflète le degré d'effort de reproduction investi dans chaque occasion de reproduction (Pontier et al. 1993). Il est cependant probable que le mouflon investisse plus à chaque occasion de reproduction que ne le fait l'isard. Même si l'isard a une fécondité élevée, cela n'est pas nécessairement au prix d'un effort important par rapport au mouflon. En effet, le poids des jeunes à la naissance est plus léger (1.7 kg chez l'isard, Loison 1995) bien que la durée de gestation soit supérieure (23-24 semaines chez le chamois vs 21-23 semaines chez le mouflon), suggérant un investissement énergétique au cours de la gestation moindre, et une survie des jeunes isards plus faible (voir § ci-dessus). Même si ces données sont à approfondir, elles suggèrent que l'effort reproducteur est plus important chez les femelles de mouflons. Le fait que l'âge de première reproduction soit maintenu à 2 ans dans notre population de mouflons malgré une forte compétition pour les ressources, ainsi que les preuves de l'existence d'un investissement reproductif terminal viennent étayer cette hypothèse d'un effort reproducteur plus fort chez le mouflon. Cet investissement reproducteur plus important qui se traduit par un rythme de vie plus rapide chez le mouflon que chez l'isard pourrait être lié à l'histoire génétique de l'espèce qui a subi au néolithique un processus de domestication avant un retour à l'état sauvage et pour laquelle l'existence d'hybridations récentes avec des ovins domestiques a été reportée. La sélection artificielle de la performance reproductrice chez les espèces domestiques aurait ainsi pu être transférée aux populations actuelles de mouflons (Garel et al. 2005).

Toutefois, des investigations plus précises sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse. Dans l'idéal il faudrait pouvoir disposer d'un panel multi-spécifique de mesures fines du poids à la naissance, et du taux de croissance des jeunes pendant la phase de lactation qui est un bon indicateur de l'investissement maternel (Clutton-Brock 1991).

Hétérogénéité interindividuelle : des bonnes et des mauvaises femelles

Il est maintenant acquis que l'hétérogénéité individuelle joue un rôle essentiel dans la variabilité des traits d'histoire de vie et qu'elle a un impact sur la compréhension des stratégies d'histoire de vie (Plard et al. 2015). Mais comment prendre cette hétérogénéité en compte de manière optimale dans les études sur les tactiques biodémographiques reste un challenge en écologie des populations.

Chez les grands herbivores la qualité individuelle est souvent associée à des mesures phénotypiques comme la masse corporelle, la taille des ornements, ou le statut social (e.g. poids : (Clutton-Brock et al. 1988, Festa-Bianchet et al. 1998), taille des cornes Bonenfant et al. 2009b; Toïgo, Gaillard & Loison 2013; rang social (Côté & Festa-Bianchet 2001, von Holst et al. 2002). Une limite de cette approche est que deux mesures différentes de qualité peuvent ne pas être corrélées entre elles (dans ce cas, laquelle choisir), que la condition phénotypique mesurée à un moment donné de la vie de l'animal ne reflète pas forcément sa qualité intrinsèque, ou encore qu'une unique mesure de la qualité peut être valide pour une espèce ou un site alors que dans un autre contexte elle ne sera pas valide (Wilson & Nussey 2010). Par exemple pour la masse corporelle, des femelles plus lourdes peuvent avoir un accès privilégié aux ressources de qualité et par conséquent allouer plus d'énergie à leurs descendants, mais lorsque les ressources sont limitées, ces mêmes femelles vont souffrir plus que les femelles moins lourdes car elles auront des besoins absolus plus importants. Il peut donc y avoir une absence de corrélation entre une mesure de condition phénotypique et l'hétérogénéité interindividuelle que l'on veut étudier. Une solution pour avoir une mesure fiable de la qualité individuelle est d'utiliser des indices de qualité réalisés à partir de plusieurs mesures individuelles de condition (Hamel et al. 2009a, 2009b, Moyes et al. 2009, Wilson & Nussey 2010). Mais seulement peu d'études disposent des mesures nécessaires à la réalisation de tels indices.

Durant cette thèse, nous avons choisi d'utiliser une méthode alternative basée sur des traits non mesurés (modèle de mélange ou « mixture model »). Cette méthode classe les individus dans des groupes (sans aucun *a priori*) afin de maximiser la variabilité inter-groupes et de minimiser la variabilité intra-groupe. Ces modèles de mélange sont largement utilisés dans les domaines de la psychologie, de la sociologie ou de la médecine, mais malgré de nombreux avantages, ils restent encore peu utilisés en écologie, bien qu'ils aient été implémentés dans les modèles de CMR depuis 2003 (Hamel et al. 2016).

Ce type de modèle ne nécessite pas d'avoir, ni de choisir des variables mesurées supposées liées à la qualité des individus. Comme nous l'avons vu, cela est un avantage dans

de nombreux cas. Cette liberté est aussi permise par les modèles mixtes. Toutefois, ces modèles impliquent une distribution normale de la variable d'intérêt ce qui n'est pas toujours le cas. Il arrive souvent qu'il y ait dans la population plusieurs types d'individus (Moyes et al. 2009, Pardo et al. 2014) impliquant une distribution multimodale de traits. Les modèles de mélange ont l'avantage de pouvoir mettre en lumière différentes stratégies au sein d'une même population. Du point de vue de la dynamique des populations, cette approche permet de quantifier les différences latentes entre groupes d'individus ainsi que leur prévalence. Les modèles de mélange ont démontré leur utilité pour étudier des phénomènes d'intérêt évolutif, comme la sénescence, qui peuvent être masqués par l'hétérogénéité interindividuelle (Péron et al. 2010) ou encore les compromis d'allocation d'énergie (Chapitre 4). Ces modèles sont donc des outils précieux pour décrire et prendre en compte l'hétérogénéité interindividuelle sur les traits étudiés lorsque l'on suspecte la présence de groupes d'individus au sein d'une population, sans avoir de mesures disponibles qui pourraient expliquer cette hétérogénéité et permettre de distinguer les animaux entre eux. Nous espérons que notre travail contribuera à convaincre de leur intérêt pour une meilleure compréhension des mécanismes impliqués en écologie évolutive et en dynamique des populations.

En effet ces modèles nous ont permis de mettre en évidence, chez l'isard et chez le mouflon, des individus de bonne et de mauvaise qualité, sur la base de leurs performances reproductrices, de quantifier les différences de performance, ainsi que la prévalence des bons et des mauvais individus au sein de la population. Dans les deux espèces, les individus de moins bonne qualité représentent une minorité de la population (7 % chez l'isard et 17 % chez le mouflon), expliquant que la fécondité moyenne de la population ne soit que légèrement inférieure à la fécondité des meilleures femelles (0,75 vs 0,83 chez le mouflon, 0,89 vs 0,94 chez l'isard). Toutefois, les différences de performance entre groupes de femelles sont marquées, avec une fécondité des « mauvaises » femelles de seulement 0,23 chez le mouflon et 0,38 chez l'isard.

Il est largement reconnu que l'hétérogénéité peut conduire à une mauvaise estimation des paramètres démographiques (Clark 2003, Kendall et al. 2011), et que connaître la prévalence de cette hétérogénéité est primordiale pour évaluer son impact et ses conséquences sur la dynamique de population (Plard et al. 2015). Cependant peu d'études ont pour l'instant investigué cette question. Grâce à nos résultats, nous avons pu estimer l'impact de cette hétérogénéité sur l'estimation du taux de croissance asymptotique de la population (« lambda »). Chez l'isard, le taux de croissance est estimé à 1.01 à l'échelle de la population, et à 1.02 chez les meilleures femelles et chez le mouflon, à 1.027 et 1.042 respectivement. L'impact de cette hétérogénéité est donc ici très faible, voire négligeable. Ce résultat s'explique par la faible prévalence des mauvaises reproductrices, et par la faible

élasticité des paramètres de reproduction chez les espèces longévives. Un tel effet limité de l'hétérogénéité issue de traits non mesurés sur la reproduction a déjà été trouvé chez les ongulés (Coulson 2012, Plard et al. 2015). Une hétérogénéité en terme de survie pourrait en revanche être une cause importante de variation d'effectif (Kendall et al. 2011), mais chez ces espèces à stratégie lente la survie est très peu variable limitant la probabilité de détecter un tel phénomène (nous n'avons pas trouvé d'hétérogénéité de survie dans nos deux études).

Même si l'impact sur la démographie est limité, ces résultats montrent tout l'intérêt de distinguer ces deux catégories d'individus pour dans le futur être capable d'identifier les variables à l'origine de ces différences, de suivre si la prévalence des deux groupes est stable ou si elle varie temporellement (l'impact de l'hétérogénéité sur la démographie pouvant alors être accentué), et dans ce cas comprendre les mécanismes moteurs de ces fluctuations. Ces informations permettraient de pouvoir identifier les facteurs qui structurent et maintiennent la variabilité phénotypique entre individus et d'estimer l'impact de cette variabilité sur la dynamique de la population (Plard et al. 2016).

L'habitat comme source de variation de la survie adulte

Sur le massif des Bauges, nous avons mis en évidence que les chamois femelles montrent une organisation spatiale marquée, et que la survie augmente avec la disponibilité en séslerie dans un habitat. Comme nous l'avons vu précédemment, chez les espèces longévives comme les grands herbivores la survie adulte est canalisée (Gaillard & Yoccoz 2003). Il s'agit donc du paramètre démographique qui varie en dernier lorsque les conditions sont limitantes, comme cela a été montré dans un contexte de densité-dépendance (Eberhardt 2002; Bonenfant *et al.* 2009). Nous pouvons donc supposer que si la survie des femelles adultes varie au sein des différentes sous-unités spatiales, il doit en être de même pour les autres paramètres démographiques. Malheureusement, les données disponibles ne nous permettent pas, pour le moment, d'avoir accès à ces informations.

Pour avoir un ordre d'idée de l'impact de cette différence de survie sur le taux d'accroissement de la population, l'option conservative est d'utiliser des paramètres de reproduction et de survie juvénile communs pour toutes les sous-populations. En nous basant sur des estimations de reproduction et de survie juvénile d'une autre population de chamois dans les Alpes italiennes en densité moyenne (Morin et al. 2016), nous avons implémenté des matrices de Leslie avec les différentes survies adultes trouvées dans les

différents secteurs que nous avons identifiés. Dans l'unité spatiale de la dent des Portes, où la survie est la plus faible, le taux de croissance est estimé à 1.00. A l'opposé, au niveau de la pointe des Arces, où la survie est la plus forte, le taux de croissance est estimé à 1.07. Si la baisse de survie que nous avons détectée est accompagnée, comme nous le pensons, d'une baisse des performances reproductrices, alors il est probable que les taux de croissance soient inférieurs à 1 dans les unités spatiales avec une faible disponibilité en séslerie. Ces résultats confortent l'idée avancée en discussion du chapitre 6 que la population de chamois puisse alors fonctionner selon un système source-puits entre ces différentes sous-unités spatiales (Pulliam 1988).

Ces résultats ont un fort impact en termes de gestion. Que ce soit pour répondre à des enjeux de conservation ou d'exploitation, intégrer la structure spatiale des populations est crucial (Gilpin 2013). Par exemple, dans le cas de populations chassées, sous-estimer la structure spatiale des populations peut conduire à une surestimation du prélèvement maximum durable¹⁶ (Jonzen et al. 2001). Si l'objectif est d'exploiter durablement une population, il faudra différencier les plans de chasse en fonction des unités spatiales, et prélever un maximum dans les zones les moins productives, et de manière plus conservative dans les autres zones qui peuvent servir de sources (Tuck & Possingham 1994, Jonzen et al. 2001). Cependant, bien que la démographie locale soit importante, il est primordial d'évaluer la dispersion entre les différentes unités spatiales, car celle-ci va affecter la dynamique de la population dans son ensemble (Brooks & Lebreton 2001, Milner-Gulland et al. 2001, Jongejans et al. 2008). De futures recherches dans ce cadre sont donc nécessaires pour apporter de l'information pertinente aux gestionnaires. Cependant, une première mesure dans cet objectif pourrait être de structurer les indicateurs de changement écologiques (Morellet et al. 2007) déjà en place sur le site des Bauges en fonction de ces unités spatiales pour connaître l'état d'équilibre entre ces populations et leur habitat selon les secteurs, et adapter les plans de chasse en conséquence.

Comme nous l'avons développé au cours du chapitre 6, établir le lien entre la distribution spatiale des individus et leurs performances est difficile à cause de la différence d'échelle temporelle à laquelle les études spatiales et démographique sont réalisées. En conséquence, l'hétérogénéité spatiale est rarement mesurée. Bien que partiels, nos résultats montrent l'impact potentiel d'une source d'hétérogénéité latente en termes de survie sur la dynamique de population confirmant l'importance de ce phénomène et la nécessité de poursuivre les recherches dans ce domaine.

¹⁶ rendement maximum en terme de biomasse qu'il est possible d'obtenir d'une population sans entraîner son déclin (Sutherland 2001)

Changement climatique : des réponses spécifiques à l'espèce et au site

Le réchauffement climatique de certaines parties du globe est maintenant un phénomène reconnu, qui est particulièrement accentué dans les écosystèmes arctiques et alpins (Post et al. 1997, Post & Stenseth 1998, Beniston 2003, Nogués-Bravo et al. 2007, Pachauri et al. 2014). Dans ces milieux, on peut imaginer de manière intuitive que le réchauffement devrait avoir un effet bénéfique sur les animaux sauvages en diminuant la rigueur hivernale et en augmentant la durée de la saison où ils ont accès à la végétation (Davis et al. 2016).

Mais les études sur l'impact du climat sur différents traits d'histoire de vie mettent en évidence des résultats extrêmement contrastés. Sur la marmotte (*Marmota marmota*) par exemple, Tafani et al. (2013) ont trouvé que dans les Alpes françaises la diminution de la couverture neigeuse avait un impact négatif sur la taille de portée, alors qu'elle a une influence positive sur la marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*) en Amérique du Nord (Ozgul et al. 2010). Chez chamois et isard, Mason et al. (2014a) trouvent que des températures printanières élevées ont un impact négatif sur la masse corporelle des jeunes, alors que Richard et al. (2013) trouvent un impact positif sur la croissance des cornes, et Garel et al. (2011) mettent en évidence un effet bénéfique des printemps précoces sur la masse des chevreaux à l'automne. Chez le bouquetin, l'augmentation des températures au printemps favorise la taille des cornes dans les populations suisses (Büntgen et al. 2013), alors qu'elle est néfaste sur croissance, survie et reproduction dans une population française (Toïgo et al. sous presse). Des printemps précoces ont un effet positif sur les performances du cerf (Pettorelli et al. 2005), du chevreuil en Suède (Davis et al. 2016), mais négatif chez le mouflon des Rocheuses, la chèvre des Rocheuses et le bouquetin (Pettorelli et al. 2007). Comme le chevreuil en France (Gaillard et al. 2013, Plard et al. 2014), le renne au Groenland souffre du décalage entre début du printemps et date des naissances (Post & Forchhammer 2008), alors qu'en Finlande la précocité du printemps lui est favorable (Helle & Kojola 2008).

Nos résultats abondent encore cette variabilité. En accord avec les résultats sur le bouquetin (von Hardenberg et al. 2000, Jacobson et al. 2004) ou le chevreuil en Suède (Davis et al. 2016) par exemple, nous avons trouvé un impact négatif de l'épaisseur de neige en hiver sur la survie du chamois et la fécondité du mouflon. Mais nous avons aussi trouvé que des hivers doux étaient négatifs pour la survie du chamois. Les printemps chauds ont eu un impact positif sur la reproduction des femelles de mouflon, alors que ce sont les printemps pluvieux qui ont été bénéfiques pour leur survie. En revanche, les printemps pluvieux au Bazès ont eu un impact négatif sur la survie néonatale des chevreaux d'isard.

Ces résultats contrastés s'expliquent par de nombreuses raisons. Le climat a sur la faune sauvage des effets directs (thermorégulation, dépense énergétique liée aux déplacements dans la neige par exemple), et indirects par son impact sur la productivité végétale. En outre l'impact indirect d'une variable climatique dépend fortement du site et de ses caractéristiques bioclimatiques, et les variables climatiques clé varient d'un site à l'autre. Pour reprendre l'exemple de la marmotte, une forte épaisseur de neige a un impact positif sur la reproduction du fait de la couverture isolante qu'elle compose, mais une fonte tardive de la neige (liée en partie à l'épaisseur de neige en hiver) a un impact négatif (Tafari et al. 2013). Ce même type de mécanisme peut expliquer nos résultats sur le chamois dans les Bauges. Une forte épaisseur de neige accroît la mortalité, du fait des avalanches et des dépenses énergétiques liées aux déplacements dans la neige. Mais des hivers froids augmentent la survie. Cette relation peut être expliquée par des effets directs sur la thermorégulation (pelage mouillé par les précipitations qui tombent sous forme de pluie plutôt que de neige durant les hivers doux, (Parker 1988, Milner et al. 1999), et par des effets indirects sur l'abondance de parasites (Samuel 2007) et sur la qualité de la végétation au printemps suivant (Loison et al. 1999b). L'effet négatif des précipitations au printemps sur les chevreux est certainement un effet direct lié aux déperditions thermiques, alors que l'effet positif de la même variable sur le mouflon doit jouer à travers son impact bénéfique sur la productivité végétale. Le changement climatique peut en conséquence induire des réponses différentes sur différentes populations, mais aussi dans une même population (Albon et al. 2016).

Ces résultats mettent en avant le caractère idiosyncratique des réponses aux changements climatiques, qui dépendent des conditions environnementales globales dans lesquelles se trouvent les populations, et la nécessité que de nombreuses études empiriques soient menées avant qu'on puisse tirer des grandes lignes de l'impact du réchauffement climatique sur la faune sauvage (Hallett *et al.* 2004; Sæther *et al.* 2004; Albon et al. 2016). Une attention particulière doit également être portée à l'identification des variables climatiques clé pour chaque espèce et chaque population.

Retour sur l'utilisation combinée du robust design et des modèles multi-événements

Au cours de cette thèse, nous avons fait le choix d'intégrer du Robust-Design dans le cadre des modèles multi-événements. Trois principales raisons nous ont poussés à ce choix :

- une flexibilité plus importante pour intégrer un processus biologique qui évolue au cours de l'année (i.e. la survie juvénile)
- une variabilité de la pression d'observation au cours d'une année, et donc une probabilité d'observation intra-annuelle variable
- une estimation plus juste des paramètres liés à la reproduction grâce à l'intégration d'une erreur de détermination du statut reproducteur estimable grâce à la recapture visuelle.

Sur la population d'isard du Pic du Bazès, la probabilité d'observation est extrêmement élevée, pour une population sauvage en montagne, avec des femelles vues en moyenne 21 fois au cours d'une année. Le milieu ouvert et la surface restreinte du site permettent une observation aisée. Le technicien, qui travaille sur le site depuis la réintroduction des isards en 1985, connaît très bien le comportement des animaux, et effectue des sorties d'échantillonnage tout au long de l'année. De telles conditions limitent l'intérêt d'utiliser le Robust-Design pour avoir une meilleure estimation des paramètres à travers la probabilité d'observation. A noter tout de même que pendant la période des naissances, 5% des femelles suitées ont été observées sans petit. Ces 5% sont certainement dus à l'observation des femelles avant leur mise-bas. Cependant, du fait de la forte pression d'observation sur ce site, cette erreur est réparée par les observations ultérieures des femelles concernées, et ne nécessite pas l'utilisation du Robust-Design. L'intérêt primordial d'utiliser cette approche sur ce site a été de pouvoir estimer la survie juvénile, qui est un paramètre très difficile à estimer en nature, par le biais des observations chèvre-cheveau.

Sur la population de mouflon du Caroux-Espinouse, l'intérêt de la méthode est différent. Le site est beaucoup plus grand, et le milieu présente une végétation beaucoup plus dense. En moyenne, une femelle observée une année donnée est vue 3 fois. De plus, la pression d'observation est variable dans le temps. Dans ce cas, l'emploi du Robust-Design a été principalement dédié à une meilleure estimation de la probabilité de détermination du statut reproducteur et de la probabilité d'observation. De mi-mars à mi-juin, la probabilité d'observer une femelle est de 79%, et une femelle sur 5 est vue non suitée alors qu'elle a un agneau. De mi-juin à fin septembre, la probabilité d'observation d'une femelle est de 36%, et pour ces femelles, la probabilité de voir une femelle sans petit alors qu'elle est suitée est de

21%. L'erreur de détermination du statut reproducteur est donc importante sur ce site, et on comprend aisément l'intérêt d'utiliser le Robust-Design.

Ces observations montrent les avantages d'intégrer le Robust-Design, toutefois, il est important de noter quelques points. Dans le cas d'une utilisation pour estimer la survie juvénile, il est nécessaire d'avoir une probabilité de recapture annuelle importante. C'est pourquoi nous n'avons pas estimé la survie juvénile à partir de cette méthode sur la population du Caroux, ce paramètre pouvant par ailleurs être estimé à partir d'un nombre important d'agneaux marqués chaque année. Cette méthode a en revanche permis une estimation plus fine de la fécondité. La comparaison entre les paramètres estimés avec et sans Robust-Design montrent une sous-estimation liée aux erreurs de détermination du succès reproducteur (voir Figure 1). Cette sous-estimation est variable, et peut aller jusqu'à 11% (soit plus de la moitié du coefficient de variation temporelle de ce paramètre). Connaissant l'importance d'obtenir les estimations les moins biaisées, ces résultats mettent en avant les apports du Robust-Design. Cependant, le cadre du Robust-Design est gourmand en données et le choix de l'utilisation de ce type de modèle doit être réfléchi en fonction des besoins de justesse par rapport aux questions biologiques que l'on se pose et surtout des données disponibles.

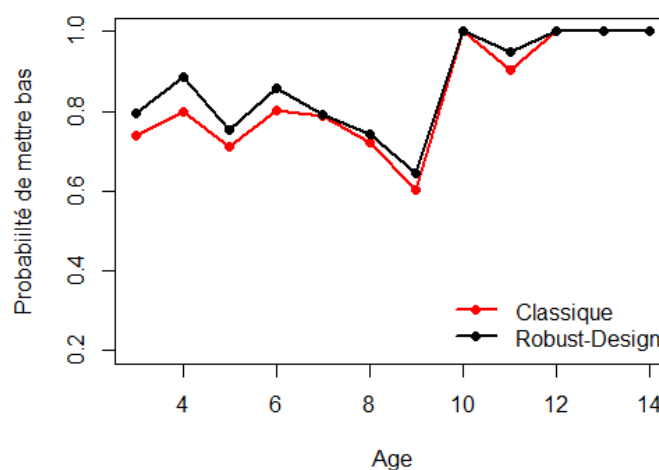


Figure 45 Comparaison des estimations du modèle avec Robust-Design et sans de la probabilité de mettre bas en fonction de l'âge chez le mouflon dans le Caroux

Perspectives

En analogie avec la théorie des compromis d'allocation d'énergie, la durée d'une thèse est limitée. Le temps alloué à une tâche ne peut l'être à une autre. Mais contrairement aux compromis d'allocation d'énergie où les fonctions à assouvir sont limitées, plus le temps s'écoule au cours de la thèse, plus de nouveaux projets ou d'idées s'ajoutent. Il en résulte souvent que toutes les questions posées en début de thèse n'ont pas forcément trouvé de réponses, mais surtout que de nouvelles questions émergent. Certaines perspectives de recherche ont déjà été évoquées au cours de la discussion. Dans ces paragraphes, j'évoquerai quelques-unes des perspectives que j'aurais aimé développer et qui me semblent importantes comme futurs axes de recherche.

La reproduction du chamois dans les Bauges

Une des frustrations de cette thèse est liée au problème méthodologique rencontré pour estimer la reproduction des chamois dans les Bauges. Dans l'état des données actuelles, un modèle multi-événements seul ne semble pas pouvoir converger vers une estimation fiable. Nous avons tenté d'intégrer l'approche par Robust-Design (voir chapitre 3, 4 et 5) dans ce modèle afin d'exploiter les nombreuses ré-observations intra-annuelles des femelles marquées et tirer bénéfice de ces données pour pouvoir estimer le succès de reproduction. Cette tentative a été aussi un échec, probablement à cause d'une forte variation interannuelle de la pression d'observation.

Une alternative au Robust-Design, qui n'a pu être testée ici, serait d'utiliser les modèles intégrés de population (Schaub & Abadi 2011, Kéry & Schaub 2012). Ce type de modèle permet l'analyse conjointe de plusieurs sources d'information dans un même modèle démographique. Dans le cas du suivi de la population de chamois des Bauges, quatre sources d'information pourraient être combinées : les données de CMR au travers d'un modèle multi-événements, les suivis d'abondance pédestres réalisés chaque année (Loison et al. 2006) au travers d'un modèle d'estimation de taille de la population spatialement explicite (par exemple N-mixture model : Royle 2004, Hostetler & Chandler 2015), les données d'indice de reproduction obtenues durant ces comptages (nombre de chevreaux observés/nombre de femelles observées) et les données issues des prélèvements à la chasse. Les modèles intégrés de population ont déjà montré leur capacité à extraire

l'information contenue dans différentes sources de données et à la combiner pour permettre et/ou améliorer l'estimation des paramètres d'intérêts (Lee et al. 2015, Mosnier et al. 2015). Ils constituent donc à ce titre une piste de recherche prometteuse pour l'étude des variations démographiques de la population de chamois des Bauges.

Hétérogénéité

L'hétérogénéité interindividuelle a ici été prise en compte comme une hétérogénéité fixe, au travers d'effets de groupes (Cam et al. 2002, Bergeron et al. 2011). L'hypothèse d'une hétérogénéité fixe repose sur 2 principes : (1) la variabilité entre les individus est liée à des caractéristiques latentes, mesurables en principe, mais non-observables, établies en début de vie, comme le patrimoine génétique, les effets cohortes ou maternels. (2) Ces différences latentes sont exprimées de manière constante tout au long de la vie des individus quels que soient l'âge et les conditions environnementales.

Cependant, l'expression de l'hétérogénéité latente pourrait être variable en fonction de l'âge, de la condition des individus et des conditions environnementales rencontrées (Leung & Forbes 1997, Barbraud & Weimerskirch 2005, Tavecchia et al. 2005, Chambert et al. 2013). Par exemple, dans un habitat riche en séslerie (non-limitant), les chamois de mauvaise qualité pourraient avoir accès à suffisamment de ressources pour compenser leur mauvaise qualité latente. Alors que dans un environnement pauvre en ressources, on peut s'attendre à ce que l'expression de l'hétérogénéité interindividuelle soit maximale car les individus ne pourraient compenser. Cette notion est importante dans le contexte de la sélection naturelle car cela implique que la pression de sélection pour une caractéristique latente dépend des conditions rencontrées par la population.

A l'inverse, l'hétérogénéité dynamique est définie comme des variations des traits d'histoire de vie d'un individu, générées par des processus stochastiques entraînant des transitions entre états (e.g. reproducteur vs non reproducteur) (Tuljapurkar et al. 2009). Cette hypothèse va donc à l'encontre d'une hétérogénéité latente puisque les différences entre individus seraient le résultat du hasard. Cela implique notamment que les différences de valeur sélective entre individus ne sont pas dues à des adaptations avantageuses impliquant une sélection naturelle. L'hétérogénéité dynamique serait donc le moteur d'une sélection neutre (Steiner & Tuljapurkar 2012). Plusieurs études ont confirmé cette hypothèse (Tuljapurkar et al. 2009, Steiner et al. 2010). Mais tous les résultats ne s'accordent pas. Par exemple, chez le chevreuil, Plard et al. (2012) ont mis en évidence

qu'une partie de la variation intra-individuelle résultait de processus stochastiques, mais que ce processus ne suffisait pas à décrire toute la variation.

Comprendre la part relative de l'hétérogénéité latente et de l'hétérogénéité dynamique dans les différences de trajectoires entre individus est essentiel en écologie évolutive, car seul l'hétérogénéité latente est synonyme d'adaptation des individus, et donc de sélection naturelle (Cam et al. 2016). Les premières études sur le sujet ont cependant montré des résultats contrastés. Une des raisons serait liée à des problèmes de puissance statistique associée aux outils utilisés actuellement pour tester ces deux types d'hétérogénéité (Bonnet et al. 2016). Il serait donc intéressant d'évaluer le support de nos données à chacun de ces processus tout en suivant les recommandations de Bonnet et al. (2016) pour évaluer les résultats de chaque modèle en fonction de sa puissance.

Coût de la reproduction

Nos résultats concernant le coût de la reproduction ont mis en avant la nécessité de distinguer les différentes phases de reproduction, de la gestation au sevrage, et suggèrent d'intégrer cette séquentialité dans les protocoles d'échantillonnage, afin d'alimenter les contributions empiriques sur ce sujet, encore confidentielles chez les ongulés.

Nos résultats ont également mis en avant le fait que les stratégies de l'isard et du mouflon étaient structurées non seulement sur l'axe lent-rapide des variations des stratégies d'histoire de vie, mais aussi sur le 3^{ème} axe, qui reflète le degré d'effort de reproduction investi dans chaque occasion de reproduction. Une étude multi-spécifique des coûts associés aux différentes phases de la reproduction, en prenant en compte les conditions écologiques de l'espèce, les conditions environnementales des populations, et l'hétérogénéité individuelle, devrait apporter un éclairage nouveau dans la compréhension des stratégies d'histoire de vie. Cela devrait notamment permettre d'identifier les facteurs déterminant la position d'une espèce le long du 3^{ème} axe de variation des stratégies d'histoire vie, qui a pour l'instant été encore peu étudié.

Nous nous sommes intéressés dans cette étude aux coûts à moyen terme, c'est à dire à l'impact de la reproduction de l'année en cours sur la reproduction et la survie de l'année suivante. Or, il peut y avoir un décalage des coûts : l'énergie investie en début de vie peut avoir des conséquences sur la performance des animaux plusieurs années plus tard (e.g., (Toïgo et al. 2013, Bleu et al. 2014) pour allocation précoce à la croissance vs survie à l'âge adulte chez bouquetin et chamois respectivement ; (Lemaître et al. 2015) pour une revue).

C'est un axe de recherche à approfondir sur nos populations. Ces résultats mettent d'ailleurs en exergue le rôle important des conditions environnementales de l'année de naissance (effets cohorte) dans les trajectoires individuelles (Douhard et al. 2014), rôle qui reste aussi à évaluer ici.

Climat

Depuis une vingtaine d'année, de nombreuses études visant à identifier les modifications que les variations climatiques engendrent sur les populations de grands herbivores se sont focalisées sur des indices climatiques globaux obtenus à de larges échelles géographiques (e.g. NAO à l'échelle de l'hémisphère nord, Post et al. 1999, Stenseth & Mysterud 2005) ou sur des mesures indirectes de productivité végétale (NDVI, Pettoirelli 2013). Cependant, ces mesures ne sont pas forcément adaptées à l'étude de la réponse aux changements climatiques d'une espèce sur un site, car elles ne sont pas toujours corrélées aux variables climatiques locales (Hallett et al. 2004, Nielsen et al. 2012), et ne reflètent donc pas les conditions rencontrées par la population. En parallèle, l'hétérogénéité des résultats publiés souligne la difficulté d'identifier les mécanismes à travers lesquels les variables climatiques influencent les paramètres démographiques étudiés (Mysterud et al. 2008). S'agit-il d'effets directs comme les stress thermiques induits par les conditions hivernales ou estivales ? S'agit-il d'effets indirects à travers l'influence des températures et des précipitations sur la quantité de ressources disponibles pour les individus ? Sur leur qualité ? Quelles sont les variables climatiques qui expliquent le mieux la variabilité de la productivité végétale (en quantité et qualité) ? Pour répondre à toutes ces questions, il sera nécessaire de développer des approches pluri-disciplinaires, englobant des mesures directes de la disponibilité en ressources végétales, afin d'avoir une compréhension holistique du système climat-végétation-faune (Pettoirelli et al. 2005).

Et enfin, comme énoncé au tout début de cette thèse, les modèles de distribution des espèces ont été beaucoup améliorés par l'intégration de la dynamique des populations (Keith et al. 2008, Anderson et al. 2009). Toutefois, le pouvoir prédictif de ces modèles est encore limité par la large échelle spatiale à laquelle ils sont développés (Guisan & Thuiller 2005). Dans le cas d'un environnement montagnard, où les espèces peuvent profiter d'une migration altitudinale, l'utilisation d'une résolution spatiale fine peut particulièrement modifier les prédictions de persistance d'un habitat favorable (Randin et al. 2009). Intégrer les processus à travers lesquels le climat influence localement la dynamique des espèces devrait permettre d'améliorer considérablement ces modèles et d'aboutir à des prédictions

plus réalistes quant au devenir des espèces, ce qui sera certainement un des plus gros challenge de l'Ecologie dans les années à venir.

Références

- Aars, J., and R. A. Ims. 2002. Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles. *Ecology* 83:3449–3456.
- Abrahams, M. V. 1986. Patch Choice under Perceptual Constraints: A Cause for Departures from an Ideal Free Distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19:409–415.
- Adams, L. G. 2005. Effects of Maternal Characteristics and Climatic Variation on Birth Masses of Alaskan Caribou. *Journal of Mammalogy* 86:506–513.
- Albon, S. D., T. H. Clutton-Brock, and R. Langvatn. 1992. Cohort variation in reproduction and survival: implications for population demography. Pages 15–21 in R. D. Brown, editor. *The Biology of Deer*, 2nd int. symp. Springer-Verlag, Mississippi.
- Albon, S. D., R. J. Irvine, O. Halvorsen, R. Langvatn, L. E. Loe, E. Ropstad, V. Veiberg, R. van der Wal, E. M. Bjørkvoll, E. I. Duff, B. B. Hansen, A. M. Lee, T. Tveraa, and A. Stien. 2016. Contrasting effects of summer and winter warming on body mass explain population dynamics in a food-limited Arctic herbivore. *Global Change Biology*.
- Albon, S. D., and R. Langvatn. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos* 65:502–513.
- Andersen, R., J.-M. Gaillard, and C. San José. 1998. Variation in life history parameters in roe deer. Page The European Roe Deer: The Biology of Success. Scandinavian University Press. Oslo, Norway.
- Anderson, A. 2009. Influence du statut reproducteur sur l'utilisation de l'habitat chez la femelle isard du pic du Bazès (65). Université Paul Sabatier, Toulouse III.
- Anderson, B. J., H. R. Akçakaya, M. B. Araújo, D. A. Fordham, E. Martinez-Meyer, W. Thuiller, and B. W. Brook. 2009. Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*.
- Anderson, J. K. 1985. *Hunting in the ancient world*. University of California Press. Berkeley.
- Appolinaire, J., N. Thion, and J.-L. Dumerç. 1992. Bilan de deux réintroductions d'isards dans les Pyrénées. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* 164:19–25.
- Arhipova, N., A. Jansons, A. Zaluma, T. Gaitnieks, and R. Vasaitis. 2015. Bark stripping of *Pinus contorta* caused by moose and deer: wounding patterns, discoloration of wood, and associated fungi. *Canadian Journal of Forest Research* 45:1434–1438.
- Arnason, A. N. 1973. The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Research in Population Ecology* 15:1–8.
- Arnold, T. W., E. A. Roche, J. H. Devries, and D. W. Howerter. 2012. Costs of Reproduction in Breeding Female Mallards: Predation Risk during Incubation Drives Annual Mortality. *Avian Conservation and Ecology*.

- Austrheim, G., E. J. Solberg, and A. Mysterud. 2011. Spatio-temporal variation in large herbivore pressure in Norway during 1949-1999: has decreased grazing by livestock been countered by increased browsing by cervids? *Wildlife Biology* 17:286–298.
- Babad, G. 1997. Etude des relations entre un peuplement animal et la végétation : impacts du chamois, du chevreuil et du mouflon sur les peuplements forestiers dans la réserve nationale de chasse et de faune sauvage des Bauges (Savoie). Université de Savoie.
- Barbault, R. 1992. *Ecologie des peuplements: Structure, dynamique et évolution*. Masson. Paris.
- Barbraud, C., P. Rivalan, P. Inchausti, M. Nevoux, V. Rolland, and H. Weimerskirch. 2011. Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds. *Journal of Animal Ecology* 80:89–100.
- Barbraud, C., and H. Weimerskirch. 2005. Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. *Ecology* 86:682–692.
- Barbraud, C., and H. Weimerskirch. 2012. Estimating survival and reproduction in a quasi-biennially breeding seabird with uncertain and unobservable states. *Journal of Ornithology* 152:605–615.
- Barker, J. R., and D. T. Tingey. 2012. *Air pollution effects on biodiversity*. Springer Science & Business Media.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, and others. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471:51–57.
- Baudière, A. 1962. Le Parc National du Caroux. Essai de synthèse climatique. *Bulletin de la Société Languedocienne de Géographie* 33:169–186.
- Baudière, A. 1970. *Recherches phytogéographiques sur la bordure méridionale du Massif Central français (Les Monts de l'Espinouse)*. Université de Montpellier, Montpellier, France.
- Beauplet, G., C. Barbraud, W. Dabin, C. Küssener, C. Guinet, and T. Benton. 2006. Age-Specific Survival and Reproductive Performances in Fur Seals: Evidence of Senescence and Individual Quality. *Oikos* 112:430–441.
- Begon, M., C. R. H. Townsend, L. John, R. T. Colin, and L. H. John. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*.
- Beissinger, S. R., and D. R. McCullough. 2002. *Population viability analysis*. University of Chicago Press.
- Beketov, M. A., B. J. Kefford, R. B. Schäfer, and M. Liess. 2013. Pesticides reduce regional biodiversity of stream invertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:11039–11043.
- Bell, E. A., P. Boehnke, T. M. Harrison, and W. L. Mao. 2015. Potentially biogenic carbon preserved in a 4.1 billion-year-old zircon. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:14518–14521.
- Bellard, C., C. Bertelsmeier, P. Leadley, W. Thuiller, and F. Courchamp. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15:365–377.
- Benhamou, S., and D. Cornélis. 2010. Incorporating movement behavior and barriers to improve kernel home range space use estimates. *Journal of Wildlife Management* 74:1353–1360.
- Beniston, M. 1997. Variations of snow depth and duration in the Swiss Alps over the last 50 years: links to changes in large-scale climatic forcings. *Climatic Change* 36:281–300.
- Beniston, M. 2002. *Mountain environments in changing climates*. Routledge.
- Beniston, M. 2003. Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. Pages 5–31 *Climate variability and change in high elevation regions: Past, present & future*. Springer.

- Bennett, E. L., E. J. Milner-Gulland, M. Bakarr, H. E. Eves, J. G. Robinson, and D. S. Wilkie. 2002. Hunting the world's wildlife to extinction. *Oryx* 36:328–329.
- Benoist, S., M. Garel, J.-M. Cugnasse, and P. Blanchard. 2013. Human disturbances, habitat characteristics and social environment generate sex-specific responses in vigilance of mediterranean mouflon. *PLoS ONE*.
- Bergallo, H. G., and W. E. Magnusson. 1999. Effects of Climate and Food Availability on Four Rodent Species in Southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 80:472–486.
- Bergeron, P., R. Baeta, F. Pelletier, D. Réale, and D. Garant. 2011. Individual quality: tautology or biological reality? *Journal of Animal Ecology* 80:361–364.
- Bérubé, C. H., M. Festa-Bianchet, and J. T. Jorgenson. 1999. Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology* 80:2555–2565.
- Bielby, J., G. M. Mace, O. R. Bininda-Emonds, M. Cardillo, J. L. Gittleman, K. E. Jones, C. D. L. Orme, and A. Purvis. 2007. The fast-slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation. *The American Naturalist* 169:748–757.
- Bison, M. 2015. Approches taxonomique et fonctionnelle des interactions trophiques entre grands herbivores et communautés végétales dans un écosystème de montagne. University Grenoble Alpes and University Tromsø.
- Bleu, J., I. Herfindal, A. Loison, A. M. Kwak, M. Garel, C. Toïgo, T. Rempfler, F. Filli, and B.-E. Sæther. 2015. Age-specific survival and annual variation in survival of female chamois differ between populations. *Oecologia*.
- Bleu, J., A. Loison, and C. Toïgo. 2014. Is there a trade-off between horn growth and survival in adult female chamois? *Biological Journal of the Linnean Society* 113:516–521.
- Bleu, J., M. Massot, C. Haussy, and S. Meylan. 2013. An Experimental Study of the Gestation Costs in a Viviparous Lizard: A Hormonal Manipulation. *Physiological and Biochemical Zoology* 86:690–701.
- Bon, R., M. Dardaillon, and I. Estevez. 1993. Mating and lambing periods as related to age of female mouflon. *Journal of Mammalogy* 74:752–757.
- Bon, R., G. Gonzales, S. Im, and J. Badia. 1990. Seasonal grouping in female mouflons in relation to food availability. *Ethology* 86:224–236.
- Bon, R., G. Gonzalez, M. A. Bosch, and J.-M. Cugnasse. 1992. Ram rut-involvement in a hunted population of mouflons. *Acta Theriologica* 37:63–71.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, T. H. Coulson, M. Festa-Bianchet, A. Loison, M. Garel, L. E. Loe, P. Blanchard, N. Pettorelli, N. Owen-Smith, J. T. Du Toit, and P. Duncan. 2009a. Empirical evidences of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research* 41:313–357.
- Bonenfant, C., F. Pelletier, M. Garel, and P. Bergeron. 2009b. Age-dependent relationship between horn growth and survival in wild sheep. *Journal of Animal Ecology* 78:161–171.
- Bonnet, T., E. Postma, B. M. Bolker, and Y. Michalakakis. 2016. Successful by chance? the power of mixed models and neutral simulations for the detection of individual fixed heterogeneity in fitness components. *The American Naturalist* 187:60–74.
- Bonnet, X., O. Lourdais, R. Shine, and G. Naulleau. 2002. Reproduction in a typical capital breeder: costs, currencies, and complications in the aspic viper. *Ecology* 83:2124–2135.
- Boon, A. K., D. Réale, and S. Boutin. 2008. Personality, habitat use, and their consequences for survival in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*. *Oikos* 117:1321–1328.

- Bourgoin, G., M. Garel, P. Blanchard, D. Dubray, D. Maillard, and J.-M. Gaillard. 2011. Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) activity to summer climatic conditions. *Canadian Journal of Zoology* 89:765–773.
- Bourgoin, G., M. Garel, B. Van Moorter, D. Dubray, D. Maillard, E. Marty, and J.-M. Gaillard. 2008. Determinants of seasonal variation in activity patterns of mouflon. *Canadian Journal of Zoology* 86:1410–1418.
- Bousquet, C., J. Appolinaire, N. Thion, and . SD 65. 2007. La capture de l'isard au lacet à patte. 15 ans d'expérience au pic du Bazès. *Faune Sauvage* 277:30–35.
- Bowyer, R. T. 1991. Timing of parturition and lactation in southern mule deer. *Journal of Mammalogy* 72:138–145.
- Bowyer, R. T., V. Van Ballenberghe, and J. G. Kie. 1998. Timing and synchrony of parturition in alaskan moose: long-term versus proximal effect of climate. *Journal of Mammalogy* 79:1332–1344.
- Boyce, W. M., R. R. I. Ramey, T. C. Rodwell, E. S. Rubin, and R. S. Singer. 1999. Population subdivision among Desert bighorn sheep (*Ovis canadensis*) ewes revealed by mitochondrial DNA analysis. *Molecular Ecology* 8:88–106.
- Boyd, I. L., J. P. Croxall, N. J. Lunn, and K. Reid. 1995. Population demography of Antarctic fur seals: the costs of reproduction and implications for life-histories. *Journal of Animal Ecology*:505–518.
- Brambilla, A., I. Biebach, B. Bassano, G. Bogliani, and A. von Hardenberg. 2015. Direct and indirect causal effects of heterozygosity on fitness-related traits in Alpine ibex. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*.
- Breitenmoser, U. 1998. Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. *Biological conservation* 83:279–289.
- Brooks, E. N., and J.-D. Lebreton. 2001. Optimizing removals to control a metapopulation: application to the yellow legged herring gull (*Larus cachinnans*). *Ecological Modelling* 136:269–284.
- Broussard, D. R., F. S. Dobson, and J. O. Murie. 2008. Previous experience and reproductive investment of female Columbian ground squirrels. *Journal of Mammalogy* 89:145–152.
- Brown, J. S. 1999. Vigilance, patch use and habitat selection: foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research* 1:49–71.
- Büntgen, U., A. Liebhold, H. Jenny, A. Myserud, S. Egli, D. Nievergelt, N. C. Stenseth, and K. Bollmann. 2013. European springtime temperature synchronises ibex horn growth accross the easternhold,. *Ecology Letters*.
- Burgess, S. C., E. A. Trembl, and D. J. Marshall. 2012. How do dispersal costs and habitat selection influence realized population connectivity? *Ecology* 93:1378–1387.
- Burney, D. A., and T. F. Flannery. 2005. Fifty millennia of catastrophic extinctions after human contact. *Trends in Ecology & Evolution* 20:395–401.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of mammalogy* 24:346–352.
- Cam, E., L. M. Aubry, and M. Authier. 2016. The Conundrum of Heterogeneities in Life History Studies. *Trends in Ecology & Evolution*.
- Cam, E., J. E. Hines, J.-Y. Monnat, J. D. Nichols, and E. Danchin. 1998. Are adult nonbreeders prudent parents? The kittiwake model. *Ecology* 79:2917–2930.
- Cam, E., W. A. Link, E. G. Cooch, J. Y. Monnat, and E. Danchin. 2002. Individuals covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *American Naturalist* 159:96–105.

- Cam, E., and J.-Y. Monnat. 2000. Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *Journal of Animal Ecology* 69:380–394.
- Caswell, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* 14:215–230.
- Caswell, H. 2000. *Matrix population models*. 2nd edition. Sinauer, Sunderland, MA.
- Catusse, M., R. Corti, J.-M. Cugnasse, D. Dubray, P. Gibert, and J. Michallet. 1996. *La grande faune de montagne*. Page (A. Cohen-Potin, Ed.). Hatier Littérature Générale.
- Ceballos, G., P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. García, R. M. Pringle, and T. M. Palmer. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1:e1400253.
- Chambert, T., J. J. Rotella, M. D. Higgs, and R. A. Garrott. 2013. Individual heterogeneity in reproductive rates and cost of reproduction in a long-lived vertebrate. *Ecology and Evolution* 3:2047–2060.
- Charmantier, A., R. H. McCleery, L. R. Cole, C. Perrins, L. E. B. Kruuk, and B. C. Sheldon. 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* 320:800–803.
- Chauchard, S., C. Carcaillet, and F. Guibal. 2007. Patterns of land-use abandonment control tree-recruitment and forest dynamics in Mediterranean mountains. *Ecosystems* 10:936–948.
- Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. Pages 845–865 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, editors. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US.
- Clark, J. S. 2003. Uncertainty and variability in demography and population growth: a hierarchical approach. *Ecology* 84:1370–1381.
- Clobert, J., L. Galliard, J. Cote, S. Meylan, M. Massot, and others. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology letters* 12:197–209.
- Clutton-Brock, T. H. 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour* 77:3–11.
- Clutton-Brock, T. H. 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *American Naturalist* 123:212–229.
- Clutton-Brock, T. H. 1988. *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*. University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1988. Reproductive success in male and female red deer. Pages 325–343 in T. H. Clutton-Brock, editor. *Reproductive success*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337:260–262.
- Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness, and S. D. Albon. 1982. *Red deer. Behaviour and ecology of two sexes*. Edinburgh University Press, Edinburgh, UK.
- Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness, and S. D. Albon. 1983. The costs of reproduction to red deer hinds. *Journal of Animal Ecology* 52:367–383.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174–184.
- Comfort, A. 1979. *The biology of senescence*. Third edition. Churchill Livingstone, Edinburgh, UK.
- Cooch, E., and G. White. 2006. Program MARK: a gentle introduction.

- Corlatti, L., R. Lorenzini, and S. Lovari. 2011. The conservation of the chamois *Rupicapra* spp. *Mammal Review* 41:163–174.
- Corlett, R. T. 2013. The shifted baseline: Prehistoric defaunation in the tropics and its consequences for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 163:13–21.
- Cormack, R. M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51:429–438.
- Corti, R., J.-M. Cugnasse, and D. Dubray. 1994. Le mouflon de Corse. Brochures techniques de l'Office National de la Chasse. Direction de la recherche et du développement, ONCFS, Paris, France.
- Côté, S. D., and M. Festa-Bianchet. 2001. Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. *Animal Behaviour* 62:173–181.
- Côté, S. D., and M. Festa-Bianchet. 2003. Mountain goat. *Montana* 2:3–45.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J.-P. Tremblay, C. Dussault, and D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35:113–147.
- Coulson, T. 2012. Integral projections models, their construction and use in posing hypotheses in ecology. *Oikos* 121:1337–1350.
- Coulson, T., F. Guinness, J. Pemberton, and T. Clutton-Brock. 2004. The demographic consequences of releasing a population of red deer from culling. *Ecology* 85:411–422.
- Coulson, T. N., S. Albon, J. Pilkington, and T. H. Clutton-Brock. 1999. Small-scale spatial dynamics in a fluctuating ungulate population. *Journal of Animal Ecology* 68:658–671.
- Courchamp, F., T. Clutton-Brock, and B. Grenfell. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in ecology & evolution* 14:405–410.
- Couturier, M. 1964. Le gibier des montagnes françaises. Arthaud. Grenoble.
- Cox, R. M., and R. Calsbeek. 2010. Severe costs of reproduction persist in anolis lizards despite the evolution of a single-egg clutch. *Evolution* 64:1321–1330.
- Cramer, P., M. Olsson, M. E. Gadd, R. van der Ree, and L. E. Sielecki. 2015. Transportation and large herbivores. *Handbook of Road Ecology*:344.
- Crampe, J.-M., A. Loison, J.-M. Gaillard, E. Florence, P. Caens, and J. Appolinaire. 2006. Monitoring of the reproduction in isard females (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) in a non-hunted population and demographic consequences. *Canadian Journal of Zoology* 84:1263–1268.
- Crampe, J.-P., J.-M. Gaillard, and A. Loison. 2002. L'enneigement hivernal : un facteur de variation du recrutement chez l'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). *Canadian Journal of Zoology* 80:1306–1312.
- Cransac, N., J.-F. Gérard, M.-L. Maublanc, and D. Pépin. 1998. An example of segregation between age and sex classes only weakly related to habitat use in mouflon sheep (*Ovis gmelini*). *Journal of Zoology, London* 244:371–378.
- Cransac, N., A. J. M. Hewison, J.-M. Gaillard, J.-M. Cugnasse, and M.-L. Maublanc. 1997a. Patterns of mouflon (*Ovis gmelini*) survival under moderate environmental conditions: effects of sex, age, and epizootics. *Canadian Journal of Zoology* 75:1867–1875.
- Cransac, N., G. Valet, J.-M. Cugnasse, and J. Rech. 1997b. Seasonal diet of mouflon (*Ovis gmelini*) : comparison of populations sub-units and sex-age classes. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie* 52:21–36.
- Creel, S., J. Winnie, B. Maxwell, K. Hamlin, and M. Creel. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86:3387–3397.

- Cugnasse, J.-M. 1982. Les captures de mouflons par enclos-piège : bilan technique de 8 années d'expérimentation dans la réserve nationale de chasse du Caroux-Espinouse. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* 59:21–36.
- Cugnasse, J.-M. 1994. Révision taxinomique des mouflons des îles méditerranéennes. *Mammalia* 58:507–512.
- Cugnasse, J.-M. 1997. Le mouflon en France. Résultats de l'enquête patrimoniale nationale. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* 218:36–41.
- Cugnasse, J.-M., and H. Houssin. 1993. Acclimatation du mouflon en France: la contribution des réserves de l'Office national de la chasse. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* 183:26–37.
- Curio, E. 1983. Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125:400–404.
- Danchin, E., L.-A. Giraldeau, and F. Cézilly. 2005. *Ecologie comportementale*. Dunod. Paris.
- Darmon, G. 2007. Influence des interactions interspécifiques sur l'utilisation de l'habitat par les ongulés sauvages: cas du chamois et du mouflon dans le massif des Bauges. Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Darmon, G., C. Calenge, A. Loison, J.-M. Jullien, D. Maillard, and J.-F. Lopez. 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography* 35:44–53.
- Darmon, G., C. Calenge, A. Loison, D. Maillard, and J.-M. Jullien. 2007. Social and spatial patterns determine the population structure and colonization processes in mouflon. *Canadian Journal of Zoology* 85:634–643.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*.
- Darwin, C. 1871. *The descent of Man and selection in relations to sex*. John Murray, London.
- Davies, R. G., C. D. L. Orme, V. Olson, G. H. Thomas, S. G. Ross, T.-S. Ding, P. C. Rasmussen, A. J. Stattersfield, P. M. Bennett, T. M. Blackburn, and others. 2006. Human impacts and the global distribution of extinction risk. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273:2127–2133.
- Davis, M. L., P. A. Stephens, and P. Kjellander. 2016. Beyond climate envelope projections: Roe deer survival and environmental change. *The Journal of Wildlife Management*.
- Descamps, S., S. Boutin, D. Berteaux, A. G. McAdam, and J.-M. Gaillard. 2008. Cohort effects in red squirrels: the influence of density, food abundance and temperature on future survival and reproductive success. *The Journal of Animal Ecology* 77:305–314.
- Descamps, S., S. Boutin, A. G. McAdam, D. Berteaux, and J.-M. Gaillard. 2009. Survival costs of reproduction vary with age in North American red squirrels. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:1129–1135.
- Descamps, S., J.-M. Gaillard, S. Hamel, and N. G. Yoccoz. 2016. When relative allocation depends on total resource acquisition: implication for the analysis of trade-offs. *Journal of evolutionary biology*.
- Doughty, P., and R. Shine. 1997. Detecting life history trade-offs: measuring energy stores in “capital” breeders reveals costs of reproduction. *Oecologia* 110:508–513.
- Douhard, M., F. Plard, J.-M. Gaillard, G. Capron, D. Delorme, F. Klein, P. Duncan, L. E. Loe, and C. Bonenfant. 2014. Fitness consequences of environmental conditions at different life stages in a long-lived vertebrate. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281:20140276.

- Dubois, M., K. Khazraie, C. Guilhem, M.-L. Maublanc, and Y. Le Pendu. 1996. Philopatry in mouflon rams during the rutting season: psycho-ethological determinism and functional consequences. *Behavioural Processes* 35:93–100.
- Dubray, D. 1988. Abondance, structure et dynamique de la population de mouflons de Corse (*Ovis amon musimon* S.) du secteur est du massif du Cinto (Haute-Corse), et analyse du rôle de protection de la réserve de l'Office National de la Chasse d'Asco. *Bulletin d'Ecologie* 19:439–450.
- Dubray, D. 1993. Techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages. F.D.C. Hérault, Montpellier.
- Duparc, A. 2016. Dynamiques spatio-temporelles des ressources alimentaires et des activités humaines : impacts sur la sélection d'habitat d'un grand herbivore de montagne. Université de Chambéry.
- Dupuis, J., J. Badia, M.-L. Maublanc, and R. Bon. 2002. Survival and spatial fidelity of mouflon (*Ovis gmelini*): A Bayesian analysis of an age-dependent capture-recapture model. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 7:277–298.
- Eberhardt, L. L. 2002. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology* 83:2841–2854.
- Ehrlich, P. R., and H. A. Mooney. 1983. Extinction, substitution, and ecosystem services. *BioScience* 33:248–254.
- Ellenberg, U., A. N. Setiawan, A. Cree, D. M. Houston, and P. J. Seddon. 2007. Elevated hormonal stress response and reduced reproductive output in Yellow-eyed penguins exposed to unregulated tourism. *General and comparative endocrinology* 152:54–63.
- Ericsson, G. 2001. Reduced cost of reproduction in moose *Alces alces* through human harvest. *Alces* 37:61–69.
- Ericsson, G., K. Wallin, J. P. Ball, and M. Broberg. 2001. Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology* 82:1613–1620.
- Esselman, P. C., and J. D. Allan. 2011. Application of species distribution models and conservation planning software to the design of a reserve network for the riverine fishes of northeastern Mesoamerica. *Freshwater Biology* 56:71–88.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34:487–515.
- Ferroglio, E., C. Gortazar, and J. Vicente. 2011. Wild ungulate diseases and the risk for livestock and public health. Page *Ungulates Management in Europe: Problems and Practices*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Festa-Bianchet, M. 1989. Individual Differences, Parasites, and the Costs of Reproduction for Bighorn Ewes (*Ovis canadensis*). *Journal of Animal Ecology* 58:785–795.
- Festa-Bianchet, M., J.-M. Gaillard, and J. Jorgenson. 1998. Mass and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *American Naturalist* 152:367–379.
- Finstad, G. L., and A. K. Prichard. 2000. Growth and body weight of free-range reindeer in western Alaska. *Rangifer* 20:221–227.
- Foerster, K., K. Delhey, A. Johnsen, J. T. Lifjeld, and B. Kempenaers. 2003. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature* 425:714–717.
- Foley, J. A., R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H. K. Gibbs, and others. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309:570–574.

- Forchhammer, M. C., T. H. Clutton-Brock, J. Lindström, and S. D. Albon. 2001. Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology* 70:721–729.
- Forman, R. T., and L. E. Alexander. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual review of ecology and systematics*:207–C2.
- Forslund, P., and T. Pärt. 1995. Age and reproduction in birds—hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution* 10:374–378.
- Fox, G. A., B. E. Kendall, J. W. Fitzpatrick, and G. E. Woolfenden. 2006. Consequences of heterogeneity in survival probability in a population of Florida scrub-jays. *Journal of Animal Ecology* 75:921–927.
- Fretwell, S. D., and H. L. Lucas. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* 19:16–36.
- Frid, A., and L. M. Dill. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6:11.
- Fritz, H., and A. Loison. 2006. Large herbivores across biomes. Pages 19–49 in *Large herbivores ecology, ecosystems dynamics and conservation*. Conservation University Press. Cambridge.
- Fritz, H., M. Loreau, S. Chamaillé-Jammes, M. Valeix, and J. Clobert. 2011. A food web perspective on large herbivore community limitation. *Ecography* 34:196–202.
- Froy, H., R. A. Phillips, A. G. Wood, D. H. Nussey, and S. Lewis. 2013. Age-related variation in reproductive traits in the wandering albatross: evidence for terminal improvement following senescence. *Ecology letters* 16:642–649.
- Fuller, R. J., and R. M. Gill. 2001. Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry* 74:193–199.
- Fuller, R. J., and S. J. Gough. 1999. Changes in sheep numbers in Britain: implications for bird populations. *Biological Conservation* 91:73–89.
- Gadgil, M., and W. H. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist*:1–24.
- Gaillard, J. M., A. Loison, and C. Toïgo. 2003a. Variation in life history traits and realistic population models for wildlife management: the case of ungulates. Pages 115–132 *Animal Behavior and Wildlife Conservation*. Island Press. M.Festa-Bianchet & M.Apollonio, Washington.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, D. Delorme, and J. Jorgenson. 2000a. Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267:471–477.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, and N. G. Yoccoz. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13:58–63.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toïgo. 2000b. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:367–393.
- Gaillard, J.-M., M. Hebblewhite, A. Loison, M. Fuller, R. Powell, M. Basille, and B. Van Moorter. 2010. Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:2255–2265.
- Gaillard, J.-M., J.-F. Lemaître, V. Berger, C. Bonenfant, S. Devillard, M. Douhard, M. Gamelon, F. Plard, and J.-D. Lebreton. 2016. Life Histories, Axes of Variation in. Pages 312–323 *Encyclopedia of Evolutionary Biology*. Elsevier.

- Gaillard, J.-M., A. Loison, M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, and E. Solberg. 2003b. Ecological correlates of life span in population of large herbivorous mammals. Pages 39–56 in J. R. Carey and S. Tuljapurkar, editors. *Life span: evolutionary, ecological, and demographic perspectives*. Population Council, New York.
- Gaillard, J.-M., A. Loison, C. Toïgo, D. Delorme, and G. Van Laere. 2003c. Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience* 10:412–420.
- Gaillard, J.-M., A. J. M. Hewison, F. Klein, F. Plard, M. Douhard, R. Davison, and C. Bonenfant. 2013. How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer. *Ecology letters* 16:48–57.
- Gaillard, J.-M., D. Pontier, D. Allainé, J. D. Lebreton, J. Trouvilliez, and J. Clobert. 1989. An Analysis of Demographic Tactics in Birds and Mammals. *Oikos* 56:59–76.
- Gaillard, J.-M., A. Viallefont, A. Loison, and M. Festa-Bianchet. 2004. Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:47–58.
- Gaillard, J.-M., and N. G. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306.
- Gaillard, J.-M., N. G. Yoccoz, J.-D. Lebreton, C. Bonenfant, S. Devillard, A. Loison, D. Pontier, and D. Allainé. 2005. Generation time: A reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations. *American Naturalist* 166:119–123.
- Gandiwa, E. 2013. Top-down and bottom-up control of large herbivore populations: a review of natural and human-induced influences. *NuSpace Institutional Repository* 6:493–505.
- Garel, M. 2006. Conséquences de la chasse et des contraintes environnementales sur la démographie des populations d'ongulés. L'exemple du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon x Ovis sp.*) en France et de l'élan (*Alces alces*) en Norvège. Université Claude Bernard Lyon I, Villeurbanne, France.
- Garel, M., J.-M. Cugnasse, J.-M. Gaillard, A. Loison, P. Gibert, P. Douvre, and D. Dubray. 2005. Reproductive output of female mouflon (*Ovis gmelini musimon x Ovis sp.*): a comparative analysis. *Journal of Zoology, London* 266:65–71.
- Garel, M., J.-M. Cugnasse, D. Maillard, J.-M. Gaillard, A. J. M. Hewison, and D. Dubray. 2007. Selective harvesting and habitat loss produce long-term life history changes in a mouflon population. *Ecological Applications* 17:1607–1618.
- Garel, M., J.-M. Gaillard, J.-M. Jullien, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. 2011. Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. *Journal of Mammalogy* 92:1112–1117.
- Gargett, A. E., M. Li, and R. Brown. 2001. Testing mechanistic explanations of observed correlations between environmental factors and marine fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:208–219.
- Garnier, A., J.-M. Gaillard, D. Gauthier, and A. Besnard. 2015. What shapes fitness costs of reproduction in long-lived iteroparous species? A case study on the Alpine ibex. *Ecology*.
- Gates, C. C., C. H. Freese, P. J. Gogan, and M. Kotzman. 2010. American bison: status survey and conservation guidelines 2010. IUCN.
- Gaudry, W., S. Saïd, J.-M. Gaillard, T. Chevrier, A. Loison, D. Maillard, and C. Bonenfant. 2015. Partial migration or just habitat selection? Seasonal movements of roe deer in an Alpine population. *Journal of Mammalogy* 96:502–510.
- Geffroy, B., D. S. M. Samia, E. Bessa, and D. T. Blumstein. 2015. How Nature-Based Tourism Might Increase Prey Vulnerability to Predators. *Trends in Ecology & Evolution* 30:755–765.

- Gehrig-Fasel, J., A. Guisan, and N. E. Zimmermann. 2007. Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science* 18:571–582.
- Geist, V. 1966. Validity of Horn Segment Counts in Aging Bighorn Sheep. *Journal of Wildlife Management*.
- Gellrich, M., P. Baur, B. Koch, and N. E. Zimmermann. 2007. Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: a spatially explicit economic analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118:93–108.
- Gibert, P., J. Appolinaire, and SD65. 2004. Intoxication au lindane dans les Hautes-Pyrénées. *Faune Sauvage* 261:42–47.
- Gilbert, S. L., K. J. Sivy, C. B. Pozzanghera, A. DuBour, K. Overduijn, M. M. Smith, J. Zhou, J. M. Little, and L. R. Prugh. 2016. Socioeconomic Benefits of Large Carnivore Recolonization Through Reduced Wildlife-Vehicle Collisions. *Conservation Letters*.
- Gilpin, M. 2013. Metapopulations and wildlife conservation: approaches to modeling spatial structure. *Essential Readings in Wildlife Management and Conservation*.
- Gittleman, J. L., and S. D. Thompson. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist* 28:863–875.
- Godde, P. 2000. *Tourism and development in mountain regions*. CABI Publishing.
- Golet, G. H., D. B. Irons, and J. A. Estes. 1998. Survival costs of chick rearing in black-legged kittiwakes. *Journal of Animal Ecology* 67:827–841.
- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal behaviour* 28:1140–1162.
- Guinness, F. E., S. D. Albon, and T. H. Clutton-Brock. 1978. Factors affecting reproduction in red deer (*Cervus elaphus*) hinds on Rhum. *Journal of Reproduction and Fertility* 54:325–334.
- Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993–1009.
- Guisan, A., R. Tingley, J. B. Baumgartner, I. Naujokaitis-Lewis, P. R. Sutcliffe, A. I. Tulloch, T. J. Regan, L. Brotons, E. McDonald-Madden, C. Mantyka-Pringle, and others. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology letters* 16:1424–1435.
- Gunilla, E., A. Olsson, G. Austrheim, and N. Grenne. 2000. Landscape change patterns in mountains, land use and environmental diversity, Mid-Norway 1960–1993. *Landscape Ecology* 15:155–170.
- Hall, L., P. Krausman, and M. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:173–182.
- Hallett, T. B., T. N. Coulson, J. G. Pilkington, T. H. Clutton-Brock, J. M. Pemberton, and B. T. Grenfell. 2004. Why large-scale climatic indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature* 430:71–75.
- Hamel, S., S. D. Côté, and M. Festa-Bianchet. 2011. Tradeoff between offspring mass and subsequent reproduction in a highly iteroparous mammal. *Oikos* 120:690–695.
- Hamel, S., S. D. Côté, J.-M. Gaillard, and M. Festa-Bianchet. 2009a. Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology* 78:143–151.
- Hamel, S., J.-M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, and S. D. CÔTE. 2009b. Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology* 90:1981–1995.

- Hamel, S., J.-M. Gaillard, N. G. Yoccoz, S. Albon, S. Côté, J. Craine, M. Festa-Bianchet, M. Garel, P. Lee, C. Moss, D. H. Nussey, F. Pelletier, A. Stien, and T. Tveraa. sous presse. Cohort variation in individual body mass dissipates with age in large herbivores. *Ecological Monographs*.
- Hamel, S., J.-M. Gaillard, N. G. Yoccoz, A. Loison, C. Bonenfant, and S. Descamps. 2010. Fitness costs of reproduction depend on life speed: empirical evidence from mammalian populations. *Ecology Letters* 13:915–935.
- Hamel, S., N. G. Yoccoz, and J.-M. Gaillard. 2016. Assessing variation in life-history tactics within a population using mixture regression models: a practical guide for evolutionary ecologists. *Biological Reviews*.
- Hanssen, S. A., K. E. Erikstad, V. Johnsen, and O. B. Jan. 2003. Differential investment and costs during avian incubation determined by individual quality: an experimental study of the common eider (*Somateria mollissima*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270:531–537.
- von Hardenberg, A., B. Bassano, V. Peracino, A. R. Jacobson, J. von Hardenberg, and A. Provenza. 2000. Preliminary analysis of the temporal variability of the Alpine ibex population in the Gran Paradiso National Park. *Anthropozoologica*:195–204.
- Hars, J., A. Vaniscotte, Y. Game, C. Toïgo, A. Depecker, and B. Garin-Bastuji. 2015. Surveillance et gestion d'un foyer de brucellose chez le bouquetin dans le massif du Bargy (Haute-Savoie). *Faune Sauvage*:11–20.
- Hedeker, D., and R. D. Gibbons. 1994. A random-effects ordinal regression model for multilevel analysis. *Biometrics*:933–944.
- Hedrick, A. V., and E. T. Temeles. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* 4:136–138.
- Helle, T., and I. Kojola. 2008. Demographics in an alpine reindeer herd: effects of density and winter weather. *Ecography* 31:221–230.
- Hemelrijk, C. K. 2000. Towards the integration of social dominance and spatial structure. *Animal Behaviour* 59:1035–1048.
- Hemming, J. E. 1969. Cemental deposition, tooth succession, and horn development as criteria of age in Dall sheep. *Journal of Wildlife Management* 33:552–558.
- Herrero, J., I. Garin, A. García-Serrano, and R. García-González. 1996. Habitat use in a *Rupicapra pyrenaica* forest population. *Forest Ecology and Management* 88:25–29.
- Higginbottom, K. 2000. Relationships between food quality and reproductive success in female red-necked wallabies *Macropus rufogriseus banksianus*. *Wildlife Biology* 6:129–139.
- Hirzel, A. H., V. Helfer, and F. Metral. 2001. Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological modelling* 145:111–121.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443–457.
- Holand, Ø., A. Mysterud, K. H. Røed, T. N. Coulson, H. Gjøstein, R. B. Weladji, and M. Nieminen. 2006. Adaptive adjustment of offspring sex ratio and maternal reproductive effort in an iteroparous mammal. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273:293–299.
- von Holst, D., H. Hutzelmeyer, P. Kaetzke, M. Khaschei, H. G. Rödel, and H. Schrutka. 2002. Social rank, fecundity and lifetime reproductive success in wild European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51:245–254.

- Hopcraft, J. G. C. , H. Olff, and A. R. E. Sinclair. 2010. Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology & Evolution* 25:119–128.
- Hostetler, J. A., and R. B. Chandler. 2015. Improved state-space models for inference about spatial and temporal variation in abundance from count data. *Ecology* 96:1713–1723.
- Houssin, H., A. Loison, and J.-M. Gaillard. 1993. Participation à la reproduction des femelles de chamois (*Rupicapra rupicapra*) en fonction de leur âge dans une population alpine chassée. *Gibier Faune Sauvage* 10:39–45.
- Huang, W. 2006. Parental care in the long-tailed skink, *Mabuya longicaudata*, on a tropical Asian island. *Animal Behaviour* 72:791–795.
- Huber, S., E. Millesi, M. Walzl, J. Dittami, and W. Arnold. 1999. Reproductive effort and costs of reproduction in female European ground squirrels. *Oecologia* 121:19–24.
- Hunt, J., L. F. Bussiere, M. D. Jennions, and R. Brooks. 2004. What is genetic quality? *Trends in Ecology & Evolution* 19:329–333.
- Hutchings, J. A., and J. D. Reynolds. 2004. Marine Fish Population Collapses: Consequences for Recovery and Extinction Risk. *BioScience* 54:297.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415–427.
- Ims, R. A., and E. V. A. Fuglei. 2005. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *Bioscience* 55:311–322.
- IPCC. 2014. *Climate Change 2014 : Synthesis Report (AR5)*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- IUCN. 2016. *The IUCN Red List of Threatened Species*.
- Jacobson, A. R., A. Provenzale, A. Von Hardenberg, B. Bassano, and M. Festa-Bianchet. 2004. Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology* 85:1598–1610.
- Jaksic, F. M., S. I. Silva, P. L. Meserve, and J. R. Gutierrez. 1997. A long-term study of vertebrate predator responses to an El Nino (ENSO) disturbance in western South America. *Oikos*:341–354.
- Jedrzejewski, W., M. Apollonio, B. Jedrzejewska, and I. Kojola. 2011. Ungulate-large carnivore relationships in Europe. Pages 80–105 in *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*.
- Jenouvrier, S. 2013. Impacts of climate change on avian populations. *Global Change Biology* 19:2036–2057.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65–71.
- Jolly, R. G. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52:225–247.
- Jonas, T., F. Geiger, and H. Jenny. 2008. Mortality pattern of the Alpine chamois: the influence of snow–meteorological factors. *Annals of Glaciology* 49:56–62.
- Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Pages 130–147 *Ecosystem management*. Springer.
- Jongejans, E., O. Skarpaas, and K. Shea. 2008. Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9:153–170.

- Jönsson, K. I. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78:57–66.
- Jonzen, N., P. Lundberg, and A. Gardmark. 2001. Harvesting spatially distributed populations. *Wildlife Biology* 7:197–203.
- Jorgenson, J. T., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, and W. D. Wishart. 1997. Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* 78:1019–1032.
- Jullien, J.-M., G. Pépin, and E. Marouze. 2001. La cham'arche, un filet pour la capture des ongulés de montagne. *Faune sauvage*:16–21.
- Keane, A., M. de L. Brooke, and P. J. K. McGowan. 2005. Correlates of extinction risk and hunting pressure in gamebirds (Galliformes). *Biological Conservation* 126:216–233.
- Keech, M. A., R. T. Bowyer, J. M. V. Hoef, R. D. Boertje, B. W. Dale, and T. R. Stephenson. 2000. Life-history consequences of maternal condition in alaskan moose. *Journal of Wildlife Management* 64:450–462.
- Keith, D. A., H. R. Akçakaya, W. Thuiller, G. F. Midgley, R. G. Pearson, S. J. Phillips, H. M. Regan, M. B. Araújo, and T. G. Rebelo. 2008. Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters* 4:560–563.
- Kendall, B. E., G. A. Fox, M. Fujiwara, and T. M. Nogueira. 2011. Demographic heterogeneity, cohort selection, and population growth. *Ecology* 92:1985–1993.
- Kendall, W. L., and R. Bjorkland. 2001. Using open robust design models to estimate temporary emigration from capture—recapture data. *Biometrics* 57:1113–1122.
- Kendall, W. L., J. E. Hines, and J. D. Nichols. 2003. Adjusting multistate capture—recapture models for misclassification bias: manatee breeding proportions. *Ecology* 84:1058–1066.
- Kendall, W. L., and J. D. Nichols. 2002. Estimating state-transition probabilities for unobservable states using capture—recapture/resighting data. *Ecology* 83:3276–3284.
- Kendall, W. L., K. H. Pollock, and C. Brownie. 1995. A likelihood-based approach to capture-recapture estimation of demographic parameters under the robust design. *Biometrics* 51:293–308.
- Kendall, W. L., G. C. White, J. E. Hines, C. A. Langtimm, and J. Yoshizaki. 2012. Estimating parameters of hidden Markov models based on marked individuals: use of robust design data. *Ecology* 93:913–920.
- Kennerly, R. A., G. R. Hepp, and B. W. Alexander. 2016. Effects of current reproductive success and individual heterogeneity on survival and future reproductive success of female Wood Ducks. *The Auk* 133:439–450.
- Kéry, M., and M. Schaub. 2012. Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective. Academic Press.
- King, R., and S. P. Brooks. 2003. Survival and spatial fidelity of mouflons: the effect of location, age, and sex. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 8:486–513.
- Klanderud, K. 2005. Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. *Journal of Ecology* 93:127–137.
- Klanderud, K., and H. J. B. Birks. 2003. Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *The Holocene* 13:1–6.
- Koivula, M., E. Koskela, T. Mappes, and T. A. Oksanen. 2003. Cost of reproduction in the wild: manipulation of reproductive effort in the bank vole. *Ecology* 84:398–405.
- Körner, C. 2003. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems; with 47 tables. Springer Science & Business Media.

- Korslund, L., and H. Steen. 2006. Small rodent winter survival: snow conditions limit access to food resources. *Journal of Animal Ecology* 75:156–166.
- Kourkgy, C., M. Garel, J. Appolinaire, A. Loison, and C. Toïgo. 2016. Onset of autumn shapes the timing of birth in Pyrenean chamois more than onset of spring. *Journal of Animal Ecology* 85:581–590.
- Krebs, C. J. 1972. Introduction. Page 694 *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper and Row. New York.
- La Morgia, V., and B. Bassano. 2009. Feeding habits, forage selection, and diet overlap in Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) and domestic sheep. *Ecological Research* 24:1043–1050.
- Laidlaw, C. T., J. M. Condon, and M. C. Belk. 2014. Viability Costs of Reproduction and Behavioral Compensation in Western Mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Plos One* 9:e110524.
- LaMontagne, J. M., C. T. Williams, J. L. Donald, M. M. Humphries, A. G. McAdam, and S. Boutin. 2013. Linking intraspecific variation in territory size, cone supply, and survival of North American red squirrels. *Journal of Mammalogy* 94:1048–1058.
- Lande, R., S. Engen, and B.-E. Sæther. 2003. *Stochastic population dynamics in ecology and conservation*. University Press, Oxford.
- Lang, P. 2004. Rapport de Monsieur Pierre Lang, député de la Moselle. Les Réserves de Chasse. République française, assemblée nationale, Paris, France.
- Larose, M. 2016. L'organisation sociale des femelles de chamois (*rupicapra rupicapra*) dans une aire protégée. Page 82. Sherbrooke.
- Laundré, J. W., L. Hernández, and K. B. Altendorf. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology* 79:1401–1409.
- Leader-Williams, N., and C. Ricketts. 1982. Seasonal and Sexual Patterns of Growth and Condition of Reindeer Introduced into South Georgia. *Oikos* 38:27–39.
- Leadley, P. 2010. Biodiversity scenarios: projections of 21st century change in biodiversity, and associated ecosystem services: a technical report for the global biodiversity. UNEP/Earthprint.
- Le Pendu, Y., L. Briedermann, J.-F. Gérard, and M.-L. Maublanc. 1995. Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behavioural Processes* 34:67–80.
- Le Pendu, Y., C. Guilhem, L. Briedermann, M.-L. Maublanc, and J.-F. Gérard. 2000. Interactions and associations between age and sex classes in mouflon sheep (*Ovis gmelini*) during winter. *Behavioural Processes* 52:97–107.
- Le Pendu, Y., M.-L. Maublanc, L. Briedermann, and M. Dubois. 1996. Spatial structure and activity in groups of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini*). A comparative study. *Applied Animal Behaviour Science* 46:201–216.
- Leblanc, M., M. Festa-Bianchet, and J. T. Jorgenson. 2001. Sexual size dimorphism in bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of population density. *Canadian Journal of Zoology* 79:1661–1670.
- Lebreton, J.-D., S. Devillard, S. Popy, M. Desprez, A. Besnard, and J.-M. Gaillard. 2012. Towards a vertebrate demographic data bank. *Journal of Ornithology* 152:S617–S624.
- Lebreton, J.-D., G. Hemery, J. Clobert, and H. Coquillart. 1990. The estimation of age-specific breeding probabilities from recaptures or resightings in vertebrate populations. Transversal models. *Biometrics* 46:609–622.

- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals : a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Lebreton, J.-D., J. D. Nichols, R. J. Barker, R. Pradel, and J. A. Spindel. 2009. Modeling individual animal histories with multistate capture–recapture models. *Advances in ecological research* 41:87–173.
- Lebreton, J.-D., and R. Pradel. 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* 29:353–369.
- Lee, A. M., E. M. Bjørkvoll, B. B. Hansen, S. D. Albon, A. Stien, B.-E. Sæther, S. Engen, V. Veiberg, L. E. Loe, and V. Grøtan. 2015. An integrated population model for a long-lived ungulate: more efficient data use with Bayesian methods. *Oikos*.
- Leirs, H., N. C. Stenseth, J. D. Nichols, J. E. Hines, R. Verhagen, and W. Verheyen. 1997. Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature* 389:176–180.
- Lemaître, J.-F., V. Berger, C. Bonenfant, M. Douhard, M. Gamelon, F. Plard, and J.-M. Gaillard. 2015. Early-late life trade-offs and the evolution of ageing in the wild. *Proc. R. Soc. B. The Royal Society*.
- Lemaître, J.-F., and J.-M. Gaillard. 2012. Male survival patterns do not depend on male allocation to sexual competition in large herbivores. *Behavioral Ecology*.
- Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33:183–212.
- Leung, B., and M. R. Forbes. 1997. Fluctuating asymmetry in relation to indices of quality and fitness in the damselfly, *Enallagma ebrium* (Hagen). *Oecologia* 110:472–477.
- Lewis, S. L., and M. A. Maslin. 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519:171–180.
- Lima, M., F. Bozinovic, and F. M. Jaksic. 1997. Body mass dynamics and growth patterns of leaf-eared mice *Phyllotis darwini* in a semi-arid region of the neotropics. *Acta Theriologica* 42:15–24.
- Lima, M., R. Julliard, N. C. Stenseth, and F. M. Jaksic. 2001. Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *Journal of Animal Ecology* 70:761–775.
- Lindström, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14:343–348.
- Linnell, J. D. C., and F. Zachos. 2010. Statut and distribution patterns of European ungulates: genetics, population history and conservation. Page *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Loison, A. 1995. Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois. Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France.
- Loison, A., J. Appolinaire, J.-M. Jullien, and D. Dubray. 2006. How reliable are total counts to detect trends in population size of chamois *Rupicapra rupicapra* and *R. pyrenaica*? *Wildlife Biology* 12:77–88.
- Loison, A., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, J. T. Jorgenson, and J.-M. Jullien. 1999a. Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology* 80:2539–2554.
- Loison, A., J.-M. Jullien, and P. Menaut. 1999b. Relationship between chamois and isard survival and variation in global and local climate regimes: contrasting examples from the Alps and Pyrenees. *Ecological Bulletins* 47:126–136.

- Loison, A., C. Toïgo, J. Appolinaire, and J. Michallet. 2002. Demographic processes in colonizing population of isard (*Rupicapra pyrenaica*) and ibex (*Capra ibex*). *Journal of Zoology*, London 256:199–205.
- Loison, A., C. Toïgo, and J.-M. Gaillard. 2003. Large herbivore biodiversity in European mountain ecosystems : current status and challenges for the future. Page Alpine Biodiversity - Pattern, Process and Change in Europe. Springer Verlag. Berlin.
- Lomnicki, A. 1978. Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *The Journal of Animal Ecology*:461–475.
- Lomnicki, A. 1988. Population ecology of individuals. Princeton University Press.
- Lorenzen, K., and K. Enberg. 2002. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 269:49–54.
- Lotka, A. J. 1925. Elements of Physical Biology. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Lummaa, V., and T. Clutton-Brock. 2002. Early development, survival and reproduction in humans. *Trends in Ecology & Evolution* 17:141–147.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton university press.
- MacDonald, D., J. R. Crabtree, G. Wiesinger, T. Dax, N. Stamou, P. Fleury, J. G. Lazpita, and A. Gibon. 2000. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: environmental consequences and policy response. *Journal of environmental management* 59:47–69.
- Mace, G. M., and A. Balmford. 2000. A patterns and processes in contemporary mammalian extinction. Pages 28–52 *Priorities for the conservation of mammalian diversity. Has the panda had its day?* Cambridge University Press. Cambridge.
- Maillard, D., J.-M. Gaillard, M. A. J. Hewison, P. Ballon, P. Duncan, A. Loison, C. Toïgo, E. Baubet, C. Bonenfant, M. Garel, and C. Saint-Andrieux. 2010. European ungulates and their management in the 21st century. Pages 441–474 in M. Apollonio, R. Andersen, and R. Putman, editors. Cambridge University press.
- Marchand, P. 2013. Déterminants spatio-temporels de la sélection de l'habitat chez le mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp. Université de Grenoble.
- Marchand, P., M. Garel, G. Bourgoïn, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. 2014a. Impacts of tourism and hunting on a large herbivore's spatio-temporal behavior in and around a French protected area. *Biological Conservation* 177.
- Marchand, P., M. Garel, G. Bourgoïn, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. 2014b. Impacts of tourism and hunting on movements, habitat use and activity of Mediterranean mouflon from the Caroux-Espinouse massif (France). Page "Human-animal mobilities" seminar, 6th/7th February, Uriage-les-Bains.
- Marchand, P., M. Garel, G. Bourgoïn, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. 2015a. Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. *Behavioral Ecology* doi:10.1093/beheco/aru212.
- Marchand, P., M. Garel, G. Bourgoïn, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. 2015b. Coupling scale-specific habitat selection and activity reveals sex-specific food/cover trade-offs in a large herbivore. *Animal Behaviour* 102:169–187.
- Marchand, P., M. Garel, G. Bourgoïn, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. 2015c. Really unbounded? Importance of natural and anthropogenic linear features for movements and

- home range in a mountain herbivore. Page Seminar Ecology and Behaviour, 18 May, Toulouse, France.
- Marchand, P., M. Garel, G. Bourgoïn, A. Duparc, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. (En révision). Combining familiarity and landscape features helps break down the barriers between movements and home ranges in a non-territorial large herbivore. *Journal of Animal Ecology*.
- Marchand, P., C. Redjadj, M. Garel, J.-M. Cugnasse, D. Maillard, and A. Loison. 2013. Are mouflon *Ovis gmelini* musimon really grazers? A review of variation in diet composition. *Mammal Review* 43:275–291.
- Martin, J. G., and M. Festa-Bianchet. 2011. Age-independent and age-dependent decreases in reproduction of females. *Ecology Letters* 14:576–581.
- Mason, T. H., M. Apollonio, R. Chirichella, S. G. Willis, and P. A. Stephens. 2014a. Environmental change and long-term body mass declines in an alpine mammal. *Frontiers in zoology* 11:1.
- Mason, T. H., P. A. Stephens, M. Apollonio, and S. G. Willis. 2014b. Predicting potential responses to future climate in an alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. *Global change biology* 20:3872–3882.
- Massol, G. 1991. La réserve nationale de faune du Caroux-Espinouse. Imprimerie Maraval, Saint-Pons de Thomières, France.
- Mazza, G., E. Tricarico, P. Genovesi, and F. Gherardi. 2014. Biological invaders are threats to human health: an overview. *Ethology Ecology & Evolution* 26:112–129.
- McAdam, A. G., S. Boutin, D. Réale, and D. Berteaux. 2002. Maternal effects and the potential for evolution in a natural population of animals. *Evolution* 56:846–851.
- McCauley, D. J., M. L. Pinsky, S. R. Palumbi, J. A. Estes, F. H. Joyce, and R. R. Warner. 2015. Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science* 347:1255641.
- McClung, M. R., P. J. Seddon, M. Massaro, and A. N. Setiawan. 2004. Nature-based tourism impacts on yellow-eyed penguins *Megadyptes antipodes*: does unregulated visitor access affect fledging weight and juvenile survival? *Biological Conservation* 119:279–285.
- McCullough, D. R. 1997. Breeding by female fawns in black-tailed deer. *Wildl. Soc. Bull.* 25:296–297.
- McKee, J. K., P. W. Sciulli, C. D. Fooce, and T. A. Waite. 2004. Forecasting global biodiversity threats associated with human population growth. *Biological Conservation* 115:161–164.
- McLoughlin, P. D., M. S. Boyce, T. Coulson, and T. Clutton-Brock. 2006. Lifetime reproductive success and density-dependent, multi-variable resource selection. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273:1449–1454.
- McLoughlin, P. D., J.-M. Gaillard, M. S. Boyce, C. Bonenfant, F. Messier, P. Duncan, D. Delorme, B. Van Moorter, S. Saïd, and F. Klein. 2007. Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology* 88:3192–3201.
- McNamara, J. M., and A. I. Houston. 1996. State-dependent life histories. *Nature* 380:215–221.
- McNamara, J. M., A. I. Houston, Z. Barta, A. Scheuerlein, and L. Fromhage. 2009. Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276:4061–4066.
- Metcalfe, C. J. E. 2016. Invisible trade-offs: Van Noordwijk and de Jong and life-history evolution. *The American Naturalist* 187:iii–v.
- Metcalfe, N. B., and P. Monaghan. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution* 16:254–260.

- Michallet, J., M. Pellerin, M. Garel, T. Chevrier, S. Saïd, E. Baubet, C. Saint-Andrieux, J. Hars, S. Rossi, D. Maillard, and F. Klein. 2015. Vers une nouvelle gestion du grand gibier : les indicateurs de changement écologique. Page 68.
- Millar, J. S., and R. M. Zammuto. 1983. Life histories of mammals: an analysis of life tables. *Ecology* 64:631–635.
- Milner, J. M., C. Bonenfant, A. Mysterud, J.-M. Gaillard, S. Csanyi, and N. C. Stenseth. 2006. Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: biological and cultural factors. *Journal of Applied Ecology* 43:721–734.
- Milner, J. M., D. A. Elston, and S. D. Albon. 1999. Estimating the contributions of population density and climatic fluctuations to interannual variation in survival of Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* 68:1235–1247.
- Milner-Gulland, E. J., K. Shea, H. Possingham, T. Coulson, and C. Wilcox. 2001. Competing harvesting strategies in a simulated population under uncertainty. *Animal Conservation* 4:157–167.
- Modafferi, R. D., and E. F. Becker. 1997. Survival of radiocollared adult moose in lower Sustina river valley, southcentral Alaska. *Journal of Wildlife Management* 61:540–549.
- Moen, J., R. Andersen, and A. Illius. 2006. Living in a seasonal environment. Pages 50–70 in *Large Herbivores, Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Møller, A. P., D. Rubolini, and E. Lehikoinen. 2008. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:16195–16200.
- Monaghan, P., A. Charmantier, D. H. Nussey, and R. E. Ricklefs. 2008. The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology* 22:371–378.
- Morano, S., K. M. Stewart, J. S. Sedinger, C. A. Nicolai, and M. Vavra. 2013. Life-history strategies of North American elk: trade-offs associated with reproduction and survival. *Journal of Mammalogy* 94:162–172.
- Morellet, N., J.-M. Gaillard, A. J. M. Hewison, P. Ballon, Y. Boscardin, P. Duncan, F. Klein, and D. Maillard. 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology* 44:634–643.
- Morin, A., M. Rughetti, S. Rioux-Paquette, and M. Festa-Bianchet. 2016. Older conservatives: reproduction in female Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) is increasingly risk-averse with age. *Canadian Journal of Zoology* 94:311–321.
- Moritz, C., J. L. Patton, C. J. Conroy, J. L. Parra, G. C. White, and S. R. Beissinger. 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science* 322:261–264.
- Mosnier, A., T. Doniol-Valcroze, J.-F. Gosselin, V. Lesage, L. N. Measures, and M. O. Hammill. 2015. Insights into processes of population decline using an integrated population model: The case of the St. Lawrence Estuary beluga (*Delphinapterus leucas*). *Ecological Modelling* 314:15–31.
- Mosser, A., J. M. Fryxell, L. Eberly, and C. Packer. 2009. Serengeti real estate: density vs. fitness-based indicators of lion habitat quality. *Ecology Letters* 12:1050–1060.
- Motta, R., and P. Nola. 2001. Growth trends and dynamics in sub-alpine forest stands in the Varaita Valley (Piedmont, Italy) and their relationships with human activities and global change. *Journal of Vegetation Science* 12:219–230.
- Mousseau, T. A., and C. W. Fox. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* 13:403–407.

- Moyes, K., T. Coulson, B. J. T. Morgan, A. Donald, S. J. Morris, and T. H. Clutton-Brock. 2006. Cumulative reproduction and survival costs in female red deer. *Oikos* 115:241–252.
- Moyes, K., B. J. Morgan, A. Morris, S. J. Morris, T. H. Clutton-Brock, and T. Coulson. 2009. Exploring individual quality in a wild population of red deer. *Journal of Animal Ecology* 78:406–413.
- Mrtka, J., and M. Borkovcová. 2013. Estimated mortality of mammals and the costs associated with animal–vehicle collisions on the roads in the Czech Republic. *Transportation research part D: transport and environment* 18:51–54.
- Mueter, F. J., R. M. Peterman, and B. J. Pyper. 2002. Opposite effects of ocean temperature on survival rates of 120 stocks of Pacific salmon (*Oncorhynchus* sp.) in northern and southern areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59:456–463.
- Murdoch, W. W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75:271–287.
- Mysterud, A. 2006. The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology* 12:129–141.
- Mysterud, A., T. N. Coulson, and N. C. Stenseth. 2002. The role of males in the dynamics of ungulate populations. *Journal of Animal Ecology* 71:907–915.
- Mysterud, A., R. Langvatn, N. G. Yoccoz, and N. C. Stenseth. 2001. Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. *Journal of Animal Ecology* 70:915–923.
- Mysterud, A., N. G. Yoccoz, R. Langvatn, N. Pettorelli, and N. C. Stenseth. 2008. Hierarchical path analysis of deer responses to direct and indirect effects of climate in northern forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363:2359–2368.
- Nascetti, G., S. Lovari, P. Lanfranchi, C. Berducou, S. Mattiucci, L. Rossi, and L. Bullini. 1985. Revision of *Rupicapra* genus. Electrophoretic studies demonstrating species distinction of chamois populations of the Alps from those of the Apennines and Pyrenees. *Biology and management of mountain ungulates*:56–62.
- Newton, I. 1989. *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic Press. Toronto.
- Nichols, J. D., and C. J. Coffman. 1999. Demographic parameter estimation for experimental landscape studies on small mammal populations. Pages 287–309 in *Landscape ecology of small mammals*. Springer.
- Nichols, J. D., and W. L. Kendall. 1995. The use of multi-state capture-recapture models to address questions in evolutionary ecology. *Journal of Applied Statistics* 22:835–846.
- Niedrist, G., E. Tasser, C. Lüth, J. Dalla Via, and U. Tappeiner. 2009. Plant diversity declines with recent land use changes in European Alps. *Plant Ecology* 202:195–210.
- Nielsen, A., N. G. Yoccoz, G. Steinheim, G. O. Storvik, Y. Rekdal, M. Angeloff, N. Pettorelli, Ø. Holand, and A. Mysterud. 2012. Are responses of herbivores to environmental variability spatially consistent in alpine ecosystems? *Global Change Biology* 18:3050–3062.
- Nilsen, E. B., J. D. C. Linnell, and R. Andersen. 2004. Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Animal Ecology* 73:44–50.
- Nogués-Bravo, D., M. B. Araújo, M. P. Errea, and J. P. Martínez-Rica. 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change* 17:420–428.
- Nussey, D. H., H. Froy, J.-F. Lemaître, J.-M. Gaillard, and S. N. Austad. 2013. Senescence in natural populations of animals: widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing research reviews* 12:214–225.

- Nussey, D. H., L. E. B. Kruuk, A. Donald, M. Fowlie, and T. H. Clutton-Brock. 2006. The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. *Ecology Letters* 9:1342–1350.
- Oftedal, O. T. 1985. Pregnancy and Lactation. Pages 215–236 in *Bioenergetics of Wild Herbivores*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Oli, M. K., and F. S. Dobson. 2003. The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Cole's prediction revisited. *American Naturalist* 161:422–440.
- Olsson, O., and H. P. Van der Jeugd. 2002. Survival in king penguins *Aptenodytes patagonicus*: temporal and sex-specific effects of environmental variability. *Oecologia* 132:509–516.
- Ostfeld, R. S., and C. D. Canham. 1995. Density-Dependent Processes in Meadow Voles: An Experimental Approach. *Ecology* 76:521–532.
- Owen-Smith, N., J. M. Fryxell, and E. H. Merrill. 2010. Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365:2267–2278.
- Owen-Smith, R. N. 1992. *Megaherbivores: the influence of very large body size on ecology*. Cambridge university press.
- Ozgul, A., D. Z. Childs, M. K. Oli, K. B. Armitage, D. T. Blumstein, L. E. Olson, S. Tuljapurkar, and T. Coulson. 2010. Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature* 466:482–485.
- Pachauri, R. K., M. R. Allen, V. R. Barros, J. Broome, W. Cramer, R. Christ, J. A. Church, L. Clarke, Q. Dahe, P. Dasgupta, and others. 2014. *Climate change 2014: synthesis Report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. IPCC.
- Palmer, M., E. Bernhardt, E. Chornesky, S. Collins, A. Dobson, C. Duke, B. Gold, R. Jacobson, S. Kingsland, R. Kranz, M. Mappin, M. L. Martinez, F. Micheli, J. Morse, M. Pace, M. Pascual, S. Palumbi, O. J. Reichman, A. Simons, A. Townsend, and M. Turner. 2004. Ecology for a Crowded Planet. *Science* 304:1251–1252.
- Palumbi, S. R. 2001. Humans as the World's Greatest Evolutionary Force. *Science* 293:1786–1790.
- Pardo, D., C. Barbraud, and H. Weimerskirch. 2014. What shall I do now? State-dependent variations of life-history traits with aging in Wandering Albatrosses. *Ecology and Evolution* 4:474–487.
- Parida, M., A. A. Hoffmann, and M. P. Hill. 2015. Climate change expected to drive habitat loss for two key herbivore species in an alpine environment. *Journal of Biogeography* 42:1210–1221.
- Parker, G. A., R. R. Baker, and V. G. F. Smith. 1972. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology* 36:529–553.
- Parker, G. A., and W. J. Sutherland. 1986. Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. *Animal Behaviour* 34:1222–1242.
- Parker, K. L. 1988. Effects of heat, cold, and rain on coastal black-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology* 66:2475–2483.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37:637–669.
- Pauli, H. 2001. High summits of the alps in a changing climate. Pages 139–149 "Fingerprints" of Climate Change: Adapted Behaviour and Shifting Species Range. Kluwer. Walther, A. Burga and P.J. Edwards, New York.

- Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global ecology and biogeography* 12:361–371.
- Pelletier, F., D. Réale, D. Garant, D. W. Coltman, and M. Festa-Bianchet. 2007. Selection on heritable seasonal phenotypic plasticity of body mass. *Evolution* 61:1969–1979.
- Perea, R., M. Girardello, and A. San Miguel. 2014. Big game or big loss? High deer densities are threatening woody plant diversity and vegetation dynamics. *Biodiversity and conservation* 23:1303–1318.
- Pereira, H. M., P. W. Leadley, V. Proença, R. Alkemade, J. P. Scharlemann, J. F. Fernandez-Manjarrés, M. B. Araújo, P. Balvanera, R. Biggs, W. W. Cheung, and others. 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330:1496–1501.
- Perez-Barberia, F. J., G. Mutuberría, and C. Norez. 1998. Reproductive parameters, kidney fat index, and grazing activity relationships between the sexes in Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*. *Acta Theriologica* 43:311–324.
- Péron, G., P.-A. Crochet, R. Choquet, R. Pradel, J.-D. Lebreton, and O. Gimenez. 2010. Capture–recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos* 119:524–532.
- Pettorelli, N. 2013. *The normalized difference vegetation index*. Oxford University Press.
- Pettorelli, N., J.-M. Gaillard, P. Duncan, J.-P. Ouellet, and G. Van Laere. 2001. Population density and small-scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia* 128:400–405.
- Pettorelli, N., A. Mysterud, N. G. Yoccoz, R. Langvatn, and N. C. Stenseth. 2005. Importance of climatological downscaling and plant phenology for red deer in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the Royal Society B* 272:2357–2364.
- Pettorelli, N., F. Pelletier, A. Von Hardenberg, M. Festa-Bianchet, and S. D. Côté. 2007. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* 88:381–390.
- Pfister, C. A. 1998. Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95:213–218.
- Pianka, E. R. 1970. On r-and K-selection. *The American Naturalist* 104:592–597.
- Pianka, E. R., and W. S. Parker. 1975. Age-specific reproductive tactics. *American Naturalist*:453–464.
- Plard, F., C. Bonenfant, D. Delorme, and J.-M. Gaillard. 2012. Modeling reproductive trajectories of roe deer females: Fixed or dynamic heterogeneity? *Theoretical population biology* 82:317–328.
- Plard, F., J.-M. Gaillard, T. Coulson, D. Delorme, C. Warnant, J. Michallet, S. Tuljapurkar, S. Krishnakumar, and C. Bonenfant. 2015. Quantifying the influence of measured and unmeasured individual differences on demography. *Journal of Animal Ecology* 84:1434–1445.
- Plard, F., J.-M. Gaillard, T. Coulson, M. A. J. Hewison, D. Delorme, C. Warnant, and C. Bonenfant. 2014. Mismatch between birth date and vegetation phenology slows the demography of roe deer. *PLoS biology* 12:e1001828.
- Platt, J. 2016. Climate Change Has Claimed Its First Mammal Extinction. *Extinction Countdown*.
- Pledger, S., K. H. Pollock, and J. L. Norris. 2003. Open Capture-Recapture Models with Heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber Model. *Biometrics* 59:786–794.
- Pollock, K. H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management* 46:752–757.

- Pontier, D., J.-M. Gaillard, and D. Allainé. 1993. Maternal investment per offspring and demographic tactics in placental mammals. *Oikos* 66:424–430.
- Portier, C., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, J. T. Jorgenson, and N. G. Yoccoz. 1998. Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology* 245:271–278.
- Post, E., and M. C. Forchhammer. 2008. Climate change reduces reproductive success of an Arctic herbivore through trophic mismatch. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363:2367–2373.
- Post, E., M. C. Forchhammer, and N. C. Stenseth. 1999. Population ecology and the North Atlantic Oscillation (NAO). *Ecological Bulletins* 47:117–125.
- Post, E., and N. C. Stenseth. 1998. Large-scale climatic fluctuation and population dynamics of moose and white-tailed deer. *Journal of Animal Ecology* 67:537–543.
- Post, E., N. C. Stenseth, R. Langvatn, and J.-M. Fromentin. 1997. Global climatic change and phenotypic variation among red deer cohorts. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264:1317–1324.
- Pradel, R. 2005. Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61:442–447.
- Pradel, R. 2009. The stakes of capture–recapture models with state uncertainty. Pages 781–795 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, editors. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US.
- Préau, P. 1982. Tourisme et urbanisation en montagne : le cas de la Savoie. *Revue de géographie alpine* 70:137–151.
- Promislow, D. E. L., and P. H. Harvey. 1990. Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology*.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132:652–661.
- Putman, R. J., and N. P. Moore. 1998. Impact of deer in lowland Britain on agriculture, forestry and conservation habitats. *Mammal Review* 28:141–164.
- Putman, R., and P. Kjellander. 2002. Deer damage to cereals: economic significance and predisposing factors. Page Conservation & conflict – Mammals and farming in Britain. Linnean Society Occasional Publications. Otley, UK.
- Rachlow, J. L., and R. T. Bowyer. 1991. Interannual variation in timing and synchrony of parturition in Dall's sheep. *Journal of Mammalogy* 72:487–492.
- Ralls, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *American Naturalist* 111:917–938.
- Randin, C. F., R. Engler, S. Normand, M. Zappa, N. E. Zimmermann, P. B. Pearman, P. Vittoz, W. Thuiller, and A. Guisan. 2009. Climate change and plant distribution: local models predict high-elevation persistence. *Global Change Biology* 15:1557–1569.
- Redjadj, C. 2010. Etude inter- et intra-spécifique des variations spatio-temporelles de l'utilisation des ressources alimentaires au sein d'une communauté de grands herbivores de montagne. Université Grenoble.
- Redjadj, C., G. Darmon, D. Maillard, T. Chevrier, D. Bastianelli, H. Verheyden, A. Loison, and S. Saïd. 2014. Intra- and interspecific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. *PLoS ONE* 9:e84756.

- Reimoser, F., and R. Putman. 2011. Impacts of wild ungulates on vegetation: Costs and benefits. Pages 144–191 *Ungulate Mangement in Europe - Problems and Practices*. Cambridge University Press.
- Réseau Grands Ongulés ONCFS. 2015. Tableaux de chasse nationaux 2014 2015.
- Revilla, E., and T. Wiegand. 2008. Individual movement behavior, matrix heterogeneity, and the dynamics of spatially structured populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19120–19125.
- Rezaei, H. R., S. Naderi, I. C. Chintauan-Marquier, P. Taberlet, A. T. Virk, H. R. Naghash, D. Rioux, M. Kaboli, and F. Pompanon. 2010. Evolution and taxonomy of the wild species of the genus *Ovis* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54:315–326.
- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44:257–267.
- Reznick, D., M. J. Bryant, and F. Bashey. 2002. r-and K-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. *Ecology* 83:1509–1520.
- Richard, Q., M. Garel, P. Menaut, J.-M. Jullien, K. Foulché, D. Maillard, A. Loison, and C. Toïgo. 2013. Spring warming increases horn length in females of Pyrenean and Alpine chamois. Second *Rupicapra Symposium. Biology, Health, Monitoring and Management*, 24-25 October, Bellver de Cerdanya, Spain.
- Ricklefs, R. E. 2008. The evolution of senescence from a comparative perspective. *Functional Ecology* 22:379–392.
- Ripple, W. J., T. M. Newsome, C. Wolf, R. Dirzo, K. T. Everatt, M. Galetti, M. W. Hayward, G. I. Kerley, T. Levi, P. A. Lindsey, and others. 2015. Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances*.
- Ritchie, M. E., and H. Olff. 1999. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature* 400:557–560.
- Rochet, M.-J., P.-A. Cornillon, R. Sabatier, and D. Pontier. 2000. Comparative analysis of phylogenetic and fishing effects in life history patterns of teleost fishes. *Oikos* 91:255–270.
- Rose, K. E., T. H. Clutton-Brock, and F. E. Guinness. 1998. Cohort variation in male survival and lifetime breeding success in red deer. *Journal of Animal Ecology* 67:979–986.
- Royle, J. A. 2004. N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics* 60:108–115.
- Ruckstuhl, K., and P. Ingold. 1994. On the suckling behaviour of Alpine chamois *Rupicapra rupicapra*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59:230–235.
- Rughetti, M., and M. Festa-Bianchet. 2010. Compensatory growth limits opportunities for artificial selection in alpine chamois. *Journal of Wildlife Management* 74:1024–1029.
- Ryser-Degiorgis, M.-P., P. Ingold, H. Tenhu, A. M. T. Less, A. Ryser, and M. Giacometti. 2002. Encounters between Alpine ibex, Alpine chamois and domestic sheep in the Swiss Alps. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*.
- Sæther, B.-E., T. Coulson, V. Grøtan, S. Engen, R. Altwegg, K. B. Armitage, C. Barbraud, P. H. Becker, D. T. Blumstein, F. S. Dobson, and others. 2013. How life history influences population dynamics in fluctuating environments. *The American Naturalist* 182:743–759.
- Sæther, B.-E., and I. J. Gordon. 1994. The adaptive significance of reproductive strategies in ungulates. *Proceedings of the Royal Society of London B* 256:263–268.
- Sæther, B.-E., W. J. Sutherland, and S. Engen. 2004. Climate influences on avian population dynamics. *Advances in Ecological Research* 35:185–209.

- Samuel, W. M. 2007. Factors affecting epizootics of winter ticks and mortality of moose. *Alces* 43:39–48.
- Sand, H. 1998. Costs of reproduction in female moose (*Alces alces*) as measured by means of phenotypic correlations. *Canadian Journal of Zoology* 76:187–193.
- Sandom, C., S. Faurby, B. Sandel, and J.-C. Svenning. 2014a. Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change. *Proc. R. Soc. B*.
- Sandom, C. J., R. Ejrnæs, M. D. Hansen, and J.-C. Svenning. 2014b. High herbivore density associated with vegetation diversity in interglacial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:4162–4167.
- Schaub, M., and F. Abadi. 2011. Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *Journal of Ornithology* 152:227–237.
- Schiesari, L., A. Waichman, T. Brock, C. Adams, and B. Grillitsch. 2013. Pesticide use and biodiversity conservation in the Amazonian agricultural frontier. *Phil. Trans. R. Soc. B*.
- Schröder, W., and I. Von Elsner-Schak. 1985. Correct age determination in chamois. Pages 65–70 in S. Lovari, editor. *The biology and management of mountain ungulates*. Croom Helm, London, UK.
- Schulze, E. D., O. Bouriaud, J. Wäldchen, N. Eisenhauer, H. Walentowski, C. Seele, E. Heinze, U. Pruschitzki, G. Dănilă, G. Marin, and others. 2014. Ungulate browsing causes species loss in deciduous forests independent of community dynamics and silvicultural management in Central and Southeastern Europe. *Annals of Forest Research* 57:267–288.
- Scohier, A., A. Ouin, A. Farruggia, and B. Dumont. 2013. Is there a benefit of excluding sheep from pastures at flowering peak on flower-visiting insect diversity? *Journal of insect conservation* 17:287–294.
- Sebastià, M.-T., F. Bello, L. Puig, and M. Taull. 2008. Grazing as a factor structuring grasslands in the Pyrenees. *Applied Vegetation Science* 11:215–222.
- Seber, G. A. F. 1965. A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 52.
- Seebens, H., M. T. Gastner, and B. Blasius. 2013. The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecology Letters* 16:782–790.
- Segurado, P., and M. B. Araujo. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography* 31:1555–1568.
- Senapathi, D., M. A. Nicoll, C. Teplitsky, C. G. Jones, and K. Norris. 2011. Climate change and the risks associated with delayed breeding in a tropical wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:3184–3190.
- Senft, R. L., M. B. Coughenour, D. W. Bailey, L. R. Rittenhouse, O. E. Sala, and D. M. Swift. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience* 37:789–799.
- Service, P. M. 2000. Heterogeneity in individual mortality risk and its importance for evolutionary studies of senescence. *The American Naturalist* 156:1–13.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64:419–461.
- Shine, R., and E. L. Charnov. 1992. Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. *American Naturalist*.
- Shwiff, S. A., S. J. Sweeney, J. L. Elser, R. S. Miller, M. Farnsworth, P. Nol, S. S. Shwiff, and A. M. Anderson. 2016. A benefit-cost analysis decision framework for mitigation of disease transmission at the wildlife–livestock interface.
- Sibly, R. M., D. Barker, M. C. Denham, J. Hone, and M. Pagel. 2005. On the regulation of populations of mammals, birds, fish, and insects. *Science* 309:607–610.

- Sitzia, T., P. Semenzato, and G. Trentanovi. 2010. Natural reforestation is changing spatial patterns of rural mountain and hill landscapes: a global overview. *Forest Ecology and Management* 259:1354–1362.
- Smit, C., R. Putman, M. Apollonio, R. Andersen, and others. 2010. Large herbivores as 'environmental engineers'. *Ungulate management in Europe: problems and practices*:260–283.
- Souchay, G., G. Gauthier, and R. Pradel. 2014. To breed or not: a novel approach to estimate breeding propensity and potential trade-offs in an Arctic-nesting species. *Ecology* 95:2745–2756.
- Sparkes, T. C., V. Rush, and S. A. Foster. 2008. Reproductive costs, condition and carotenoid-based colour in natural populations of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology of Freshwater Fish* 17:292–302.
- Spellerberg, I. A. N. 1998. Ecological effects of roads and traffic: a literature review. *Global Ecology and Biogeography* 7:317–333.
- Stearns, S. C. 1976. Life history tactics: A review of the ideas. *Quarterly Review of Biology*.
- Stearns, S. C. 1977. Evolution of life-history traits - critique of theory and review of data. *Annual Review Of Ecology And Systematics* 8:145–171.
- Stearns, S. C. 1980. A new view of life-history evolution. *Oikos* 35:266–281.
- Stearns, S. C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *American Naturalist*:56–72.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stearns, S. C., M. Kaiser, and T. J. Kawecki. 1995. The differential genetic and environmental canalization of fitness components in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology* 8:539–557.
- Steiner, U. K., and S. Tuljapurkar. 2012. Neutral theory for life histories and individual variability in fitness components. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:4684–4689.
- Steiner, U. K., S. Tuljapurkar, and S. H. Orzack. 2010. Dynamic heterogeneity and life history variability in the kittiwake. *Journal of Animal Ecology* 79:436–444.
- Stenseth, N. C., and A. Mysterud. 2005. Weather packages: finding the right scale and composition of climate in ecology. *Journal of Animal Ecology* 74:1195–1198.
- Stenseth, N. C., A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurrell, K.-S. Chan, and M. Lima. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297:1292–1296.
- Stephens, D. W., and J. R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Stephens, P. A., I. L. Boyd, J. M. McNamara, and A. I. Houston. 2009. Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90:2057–2067.
- Stephens, P. A., and W. J. Sutherland. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in ecology & evolution* 14:401–405.
- Sutherland, W. J. 1996. *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press on Demand.
- Sutherland, W. J. 2001. Sustainable exploitation: a review of principles and methods. *Wildlife Biology* 7:131–140.
- Suttie, J. M., and J. R. Webster. 1995. Extreme seasonal growth in arctic deer: comparisons and control mechanisms. *American Zoologist* 35:215–221.
- Swihart, R. K., J. B. Dunning, and P. M. Waser. 2002. Gray matters in ecology: dynamics of pattern, process, and scientific progress. *Bulletin of the Ecological Society of America* 83:149–155.

- Tabarelli, M., L. P. Pinto, J. SILVA, M. Hirota, and L. Bede. 2005. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology* 19:695–700.
- Tablado, Z., E. Revilla, D. Dubray, S. Saïd, D. Maillard, and A. Loison. 2016. From steps to home range formation: species-specific movement upscaling among sympatric ungulates. *Functional Ecology* 30:1384–1396.
- Tafari, M., A. Cohas, C. Bonenfant, J.-M. Gaillard, and D. Allainé. 2013. Decreasing litter size of marmots over time: a life history response to climate change? *Ecology* 94:580–586.
- Tavecchia, G., T. Coulson, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, J. C. Pilkington, F. M. D. Gulland, and T. H. Clutton-Brock. 2005. Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* 74:201–213.
- Taylor, R. L., and G. K. Himes Boor. 2012. Beyond the robust design: Accounting for changing, uncertain states and sparse, biased detection in a multistate mark-recapture model. *Ecological Modelling* 243:73–80.
- Thiebaut, B. 1971. La transition climatique dans le massif de l'Agoût. *Vie et Milieu Serie C-Biologie Terrestre* 22:167–206.
- Thomas, C. D., J. J. Lennon, and others. 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399:213–213.
- Thompson, M. E., M. N. Muller, and R. W. Wrangham. 2012. The energetics of lactation and the return to fecundity in wild chimpanzees. *Behavioral Ecology* 23:1234–1241.
- Toïgo, C., D. Blanc, F. Couilloud, and D. Maillard. sous presse. Réchauffement climatique et performance chez le bouquetin des Alpes - L'exemple de la population de Belledonne. *Faune Sauvage*.
- Toïgo, C., J.-M. Gaillard, D. Gauthier, I. Girard, J.-P. Martinot, and J. Michallet. 2002. Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Écoscience* 9:427–433.
- Toïgo, C., J.-M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, E. Largo, J. Michallet, and D. Maillard. 2007. Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic Alpine ibex: evidence for a conservative life-history tactic. *Journal of Animal Ecology* 76:679–686.
- Toïgo, C., J.-M. Gaillard, and A. Loison. 2013. Alpine ibex males grow large horns at no survival cost for most of their lifetime. *Oecologia* 173:1261–1269.
- Tomasz, W., and P. Rowiński. 2006. Is there a cost of reproduction for Marsh Tits *Parus palustris* in a primeval forest? *Ibis* 148:126–132.
- Townsend, H. M., and D. J. Anderson. 2007. Assessment of costs of reproduction in a pelagic seabird using multistate mark-recapture models. *Evolution* 61:1956–1968.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pages 136–179 in *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. B. Campbell, editor. Aldine, Chicago.
- Tuck, G. N., and H. P. Possingham. 1994. Optimal harvesting strategies for a metapopulation. *Bulletin of Mathematical Biology* 56:107–127.
- Tuljapurkar, S. 2013. *Population dynamics in variable environments*. Springer Science & Business Media.
- Tuljapurkar, S., U. K. Steiner, and S. H. Orzack. 2009. Dynamic heterogeneity in life histories. *Ecology letters* 12:93–106.
- Tuomi, J., T. Hakala, and E. Haukioja. 1983. Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution. *American Zoologist* 23:25–34.
- Turchin, P. 2003. Evolution in population dynamics. *Nature* 424:257–258.

- Van Noordwijk, A. J., and G. De Jong. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *American Naturalist* 128:137–142.
- Vaupel, J. W., K. G. Manton, and E. Stallard. 1979. The impact of heterogeneity in individual frailty on the dynamics of mortality. *Demography* 16:439–454.
- Visser, M. E., and C. M. Lessells. 2001. The costs of egg production and incubation in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 268:1271–1277.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, and J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494–499.
- Vittoz, P., C. Randin, A. Dutoit, F. Bonnet, and O. Hegg. 2009. Low impact of climate change on subalpine grasslands in the Swiss Northern Alps. *Global Change Biology* 15:209–220.
- Volterra, V. 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118:558–560.
- Walther, G.-R., S. Beisner, and C. A. Burga. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16:541–548.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.
- Waters, C. N., J. Zalasiewicz, C. Summerhayes, A. D. Barnosky, C. Poirier, A. Gałuszka, A. Cearreta, M. Edgeworth, E. C. Ellis, M. Ellis, C. Jeandel, R. Leinfelder, J. R. McNeill, D. deB Richter, W. Steffen, J. Syvitski, D. Vidas, M. Wapre, M. Williams, A. Zhisheng, J. Grinevald, E. Odada, N. Oreskes, and A. P. Wolfe. 2016. The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science* 351:aad2622.
- Weladji, R. B., Ø. Holand, J.-M. Gaillard, N. G. Yoccoz, A. Mysterud, M. Nieminen, and N. C. Stenseth. 2010. Age-specific changes in different components of reproductive output in female reindeer: terminal allocation or senescence? *Oecologia* 162:261–271.
- Weladji, R. B., A. Mysterud, Ø. Holand, and D. Lenvik. 2002. Age-related reproductive effort in reindeer (*Rangifer tarandus*): evidence of senescence. *Oecologia* 131:79–82.
- Weladji, R., A. Loison, J.-M. Gaillard, Ø. Holand, A. Mysterud, N. G. Yoccoz, M. Nieminen, and N. C. Stenseth. 2008. Heterogeneity in individual quality overrides costs of reproduction in female reindeer. *Oecologia* 156:237–247.
- Western, D. 1979. Size, life history and ecology in mammals. *African Journal of Ecology* 17:185–204.
- Whiteman, E. A., and I. M. Cote. 2004. Dominance hierarchies in group-living cleaning gobies: causes and foraging consequences. *Animal Behaviour* 67:239–247.
- Williams, B. K., J. D. Nichols, and M. J. Conroy. 2002. Analysis and management of animal populations: modeling, estimation, and decision making. Academic Press, San Diego.
- Williams, G. C. 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* 11:398–411.
- Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100:687–690.
- Wilson, A. J., and D. H. Nussey. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution* 25:207–214.
- Wilson, C. D., D. Roberts, and N. Reid. 2011. Applying species distribution modelling to identify areas of high conservation value for endangered species: A case study using *Margaritifera margaritifera* (L.). *Biological Conservation* 144:821–829.

- Wilson, C. J., A. Britton, and R. Symes. 2009. An assessment of agricultural damage caused by red deer (*Cervus elaphus*) and fallow deer (*Dama dama*) in southwest England. *Wildlife Biology in Practice* 5:104–114.
- Woodroffe, R., and D. W. Macdonald. 1995. Costs of breeding status in the European badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology* 235:237–245.
- Wootton, R. J. 1985. Energetics of reproduction. Pages 231–254 *Fish energetics*. Springer.
- Wroe, S., J. Field, R. Fullagar, and L. S. Jermin. 2004. Megafaunal extinction in the late Quaternary and the global overkill hypothesis. *Alcheringa* 28:291–331.

Annexes

Annexe 1 : Modèle multi-événement dans le cadre de l'étude de la reproduction sur le chamois dans les Bauges.

Matrices de transition

S_Probabilité de survie

	R C	R I	NR C	NR I	Mort
R C	s	-	-	-	*
R I	-	s	-	-	*
NR C	-	-	s	-	*
NR I	-	-	-	s	*
Mort	-	-	-	-	*

T_Probabilité de reproduction

	R C	R I	NR C	NR I	Mort
R C	t	-	*	-	-
R I	-	t	-	*	-
NR C	t	-	*	-	-
NR I	-	t	-	*	-
Mort	-	-	-	-	*

C_Probabilité de capture

	R C	R I	NR C	NR I	Mort
R C	c	*	-	-	-
R I	c	*	-	-	-
NR C	-	-	c	*	-
NR I	-	-	c	*	-
Mort	-	-	-	-	*

Matrice d'événement

C'_Capture

	Pas vu	Vu (R)	Vu(NR)
R C	-	*	-
R I	*	-	-
NR C	-	-	*
NR I	*	-	-
Mort	*	-	-

D_Probabilité de détermination

	(0)	(1)	(2)	(3)
Pas vu	*	-	-	-
Vu (R)	-	d	-	*
Vu(NR)	-	-	d	*

Figure 46 : Matrices de transition multi-événement avec « trap-dependance », soit un effet de la capture précédente sur la capture en cours. « * » correspond à la probabilité complémentaire sur une ligne de la matrice.

A.				
Parameters	From	Age	Step	Estimates
T	R	-	2	0.61
T	NR	-	2	0.49
D	R	-	2	1.00
D	NR	-	2	0.35
B.				
Parameters	From	Age	Step	Estimates
T	R	-	2	0.87
T	NR	-	2	0.78
D	R	-	2	0.72
D	NR	-	2	1.00

Figure 47 : Exemple de sortie de 2 modèles réalisés avec les matrices précédentes sur les données du suivi reproducteur des Bauges. Pour une compréhension plus directe du problème rencontré, je vous présente ici un modèle simple, mais une grande quantité de modèle plus ou moins complexe avec effet du statut reproducteur, de la classe d'âge sur la probabilité de survie et de reproduction ainsi que l'effet du temps sur la probabilité de survie, de reproduction, de capture et de détermination ont été essayés. Tous ces modèles ayant conduit à des résultats similaires. Le modèle correspondant à ces résultats est un modèle avec survie (S) qui ne dépend pas du statut reproducteur (estimé en moyenne à 0.90), la reproduction (T) dépendant du statut reproducteur précédent, capture (C) dépendant de la capture précédente (individu capturé à l'occasion précédente : 0.79, non capturé : 0.47) et détermination du statut reproducteur (D) en fonction de l'état biologique.

Figure 47A, les estimations nous montrent que la détermination du statut reproducteur pour les femelles reproductrice (R) est de 1. C'est-à-dire que toutes les femelles reproductrices sont vues sans erreur de détermination. Les observations indéterminées correspondent donc à des femelles non reproductrice (NR). Connaissant le nombre important de femelles vu indéterminées, nous comprenons que cela a une influence directe sur la probabilité de se reproduire qui est estimé entre 0.5 et 0.6. (B) A l'inverse, ici le modèle a convergé vers une autre solution : toutes les femelles indéterminées sont reproductrices. La probabilité de se reproduire est supérieur de 30% par rapport aux résultats précédents.

Annexe 2 : Simuler un jeu de donnée multi-événement

```

### Création d'un jeux de données CMR selon modèle de Markov caché
### Exemple avec
### 15 années d'étude, 10 animaux capturés par an

# Nombre d'année d'étude (nombre d'occasion)
c1<-15
# Nombre de première capture par année
i1<-10
# Nombre d'individu (dans notre exemple 140)
l1<-((c1-1) x i1)

# Etat initial (probabilité d'être dans l'état 1 = reproductrice)
is<-0.7
# Probabilité de survie dépendant de l'état(s1 pour l'état 1: reproductrice,
#                                     s2 pour l'état 2: non reproductrice)
s1<-0.95
s2<-0.9
# Probabilité de se reproduire l'occasion t dépendant de l'état à t-1
t1<-0.7
t2<-0.7
#Probabilité d'observation l'occasion t dépendant de l'état l'occasion t
p1<-0.8
p2<-0.8
#Probabilité de détermination de l'état si observation
d1<-0.7
d2<-0.7

### Création d'une matrice d'état = mstate
mstate<-matrix(NA, nrow=l1, ncol=c1)
### Création d'une matrice d'événement = mat
mat<-matrix(NA, nrow=l1, ncol=c1)

for(a in 1:l1){
  for(b in 1:c1){
    # Histoire de capture sur 15 occasions avec différentes cohortes
    # Pour les individus capturés pour la première fois après
    # la première occasion, commencer l'histoire pas "0"
    if(b+trunc((a-1)/i1, 0)>c1){mat[a, b+trunc((a-1)/i1, 0)-c1]<- "0"}

    #Sinon, histoire de CMR.
    else{
      # Première capture, P=1, donc choix uniquement entre "1", et "2"
      if(b==1){mstate[a, b+trunc((a-1)/i1, 0)]<-sample(1:2, 1, prob=c(is, 1-is))
        state<-mstate[a, b+trunc((a-1)/i1, 0)]
        pstate<-ifelse(state==1, p1, p2)
        dstate<-ifelse(state==1, d1, d2)
        mat[a, b+trunc((a-1)/i1, 0)]<-sample(c(state, 3), 1, prob=c(dstate, (1-dstate)))
      }
    }
  }
}

```

```

#Pour les recaptures:
else{
  # Est-ce que l'indiv a survécu :
  # Si il a été "1" l'année d'avant proba de survie = s1
  if(mstate[a, b+trunc((a-1)/i1, 0)-1]==1){
    #Est-ce qu'il survie?
    if(sample(c(0,1), 1, prob=c(1-s1, s1))==0){
      break}
    #Si oui, alors quel est son état?
    else{
      mstate[a, b+trunc((a-1)/i1, 0)]<-sample(1:2, 1, prob=c(t1, 1-t1))
      state<-mstate[a, b+trunc((a-1)/i1, 0)]
      pstate<-ifelse(state==1, p1, p2)
      dstate<-ifelse(state==1, d1, d2)
      mat[a, b+trunc((a-1)/i1, 0)]<-sample(c(0,state, 3), 1, prob=c(1-pstate, pstate*dstate, pstate*(1-dstate)))
    }
  }
}

else{
  # Si pas "1", alors "2", donc non repro l'année d'avant, proba de survivre de s2
  if(sample(c(0,1), 1, prob=c(1-s2, s2))==0){
    break}
  else{
    mstate[a, b+trunc((a-1)/i1, 0)]<-sample(1:2, 1, prob=c(t2, 1-t2))
    state<-mstate[a, b+trunc((a-1)/i1, 0)]
    pstate<-ifelse(state==1, p1, p2)
    dstate<-ifelse(state==1, d1, d2)
    mat[a, b+trunc((a-1)/i1, 0)]<-sample(c(0,state, 3), 1, prob=c(1-pstate, pstate*dstate, pstate*(1-dstate)))
  }
}
}
}
}

# Pour les individus mort, compléter histoire par des "0"
mat[is.na(mat)]<-0
# Matrice d'événement
mat

### Enregistrer histoire CMR sous format "headed"
# On concatene les colonnes de la matrice d'événement
tt<-paste("CMR1<-data.frame(newCol=paste(", paste(paste("mat[,", 1:c1,")", sep=""), collapse=","), ", sep=''))", sep="")
eval(parse(text=tt))

# On crée la colonne size: nombre d'individu par ligne
Size<-rep("1", length(CMR1[,1]))

# On rassemble les colonnes
CMR<-data.frame(newCol=paste(CMR1[,1], Size), sep=" ")
CMR<-CMR[,1]
CMR<-as.character(CMR)
CMR<-c("H: S:", CMR)
CMR

# Création du nom du fichier selon la paramètres choisit
nom<-paste("Simulation s1=", s1, " s2=", s2, "T1=", t1,"T2=", t2, "P1=", p1, "P2=", p2, "D1=", d1, "D2=", d2,".txt")
nom

#On enregistre l'histoire de CMR directement utilisable sous E-Surge
write.table(CMR, file=nom, quote=FALSE, row.names=FALSE, col.names=FALSE)

```


APPENDIX S2: Transition matrices for the adult female survival, the breeding probabilities, the kid spring survival, and the kid summer survival. The five states are: dead “D”, non-breeding “NB”, breeding and non-lactating “B”, breeding and lactating “L” and breeding and weaning “W”.

Step 1: Adult female survival

Intermediate state is either Alive (A_) or Dead (D)

	A_W	A_B	A_L	A_NB	D
W	s	-	-	-	*
B	-	s	-	-	*
L	-	-	s	-	*
NB	-	-	-	s	*
D	*	-	-	-	*

Step 2: Breeding probabilities

Intermediate states are either Alive and Breeder (AB_) or Non-Breeder (NB)

	AB_W	AB_B	AB_L	AB_NB	NB	D
A_W	b	-	-	-	*	-
A_B	-	b	-	-	*	-
A_L	-	-	b	-	*	-
A_NB	-	-	-	b	*	-
D	-	-	-	-	-	*

Step 3: Kid survival

Intermediate states are either Alive, Breeder and Lactating (ABL_) or Breeder and no lactating (B)

	ABL_W	ABL_B	ABL_L	ABL_NB	B	NB	D
AB_W	l	-	-	-	*	-	-
AB_B	-	l	-	-	*	-	-
AB_L	-	-	l	-	*	-	-
AB_NB	-	-	-	l	*	-	-
NB	-	-	-	-	-	*	*
D	-	-	-	-	-	-	*

Step 4: Kid summer survival

	<i>W</i>	<i>B</i>	<i>L</i>	<i>NB</i>	<i>D</i>
<i>ABL_W</i>	<i>w</i>	-	*	-	-
<i>ABL_B</i>	<i>w</i>	-	*	-	-
<i>ABL_L</i>	<i>w</i>	-	*	-	-
<i>ABL_NB</i>	<i>w</i>	-	*	-	-
<i>B</i>	-	*	-	-	-
<i>NB</i>	-	-	-	*	-
<i>D</i>	-	-	-	-	*

APPENDIX S3: Secondary events matrices from April to June, from July to August, from September to December and the matrix summarizing the events. The five states are: dead “D”, non-breeding “NB”, breeding and non-lactating “B”, breeding and lactating “L” and breeding and weaning “W”. For each secondary occasion, the three secondary events are “0” not seen, “1” seen with a young, and “2” seen without young. From April to June, there is one secondary event (“X”). From July to August, there are two secondary events (“XX”), the first for secondary occasion from April to June and the second for secondary occasion from July to August. From September to December, there are three secondary events (“XXX”), the first for secondary occasion from April to June, the second for secondary occasion from July to August and the third for secondary occasion from September to December.

Step 1: Secondary events matrix from April to June AJ

	D			W			B			L			NB	
	0	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	2	0	2
W	-	p	*	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B	-	-	-	-	p	*	p	-	-	-	-	-	-	-
L	-	-	-	-	-	-	-	p	*	p	-	-	-	-
NB	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	p	*	-	-
D	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Step 2: Secondary events matrix from July to August JA

		<i>D</i>	<i>W</i>						<i>B</i>						<i>L</i>						<i>NB</i>				
		<i>00</i>	<i>00</i>	<i>01</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>20</i>	<i>21</i>	<i>00</i>	<i>02</i>	<i>10</i>	<i>12</i>	<i>20</i>	<i>22</i>	<i>00</i>	<i>01</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>20</i>	<i>21</i>	<i>00</i>	<i>02</i>	<i>20</i>	<i>22</i>	
<i>D</i>	<i>0</i>	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>0</i>	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>W</i>	<i>1</i>	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>2</i>	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B</i>	<i>0</i>	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>1</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>2</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L</i>	<i>0</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>1</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-
	<i>2</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-	-	-
<i>NB</i>	<i>0</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	-	-	-
	<i>2</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	<i>p</i>	

1

2

Step 4: Matrix summarizing the events possible for each state

		000	001	010	011	100	101	110	111	200	201	210	211	002	020	022	102	120	122	202	220	212	012	112	222
<i>D</i>	000	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	001	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>W</i>	010	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	011	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	100	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	101	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	110	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	111	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	200	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	201	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	210	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	211	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B</i>	002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	020	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	022	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	100	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	102	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-
	120	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
	122	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-
	200	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	202	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-
	220	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-
	222	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>L</i>	002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	010	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	012	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-
	100	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	102	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-
	110	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	112	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-
	200	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	202	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-
	210	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	212	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-
<i>NB</i>	002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	020	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	022	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	200	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	202	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-
	220	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-
	222	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*

APPENDIX S4: Model selection testing for the effects of cost of reproduction on adult female survival (A), breeding probability (B), kid spring survival (C), kid summer survival (D) during step 1. Np: number of parameters; $\Delta AICc$, difference in AICc between the tested model and the model with the lowest AICc, and AICc weight (Wi) of the tested models are provided.

A. Adult female survival (S)					B. Breeding probabilities (BP)				
Model	Np	AICc	$\Delta AICc$	Wi	Model	Np	AICc	$\Delta AICc$	Wi
Gestation	21	1427.70	0.00	0.26	Constant	20	1429.28	0.00	0.22
Constant	20	1427.89	0.19	0.24	Lactation+Weaning	22	1429.41	0.13	0.21
Gestation+ Weaning	22	1429.22	1.52	0.12	Lactation	21	1429.67	0.39	0.18
Gestation+Lactation	22	1429.90	2.20	0.09	Full model	23	1430.39	1.12	0.13
Lactation	21	1430.10	2.40	0.08	Gestation+Lactation	22	1431.02	1.74	0.09
Weaning	21	1430.21	2.52	0.07	Weaning	21	1431.53	2.25	0.07
Full model	23	1430.39	2.69	0.07	Gestation	21	1431.60	2.32	0.07
Lactation+Weaning	22	1430.58	2.88	0.06	Gestation+Weaning	22	1433.81	4.54	0.02
C. Kid spring survival (SprS)					D. Kid summer survival (SumS)				
Model	Np	AICc	$\Delta AICc$	Wi	Model	Np	AICc	$\Delta AICc$	Wi
Constant	20	1423.49	0.00	0.44	Constant	20	1423.88	0.00	0.41
Weaning	21	1425.77	2.28	0.14	Lactation	21	1425.80	1.91	0.16
Gestation	21	1425.81	2.31	0.14	Weaning	21	1426.07	2.18	0.14
Lactation	21	1425.83	2.34	0.14	Gestation	21	1426.12	2.24	0.13
Lactation+Weaning	22	1428.03	4.54	0.05	Lactation+Weaning	22	1428.02	4.14	0.05
Gestation+Weaning	22	1428.13	4.64	0.04	Gestation+Lactation	22	1428.15	4.27	0.05
Gestation+Lactation	22	1428.17	4.68	0.04	Gestation+Weaning	22	1428.38	4.50	0.04
Full model	23	1430.39	6.90	0.01	Full model	23	1430.39	6.51	0.02

Résumé : Dans l'hémisphère Nord, les populations de grands herbivores ont connu ces dernières décennies des modifications environnementales majeures, liées d'une part à l'augmentation importante de leur densité, et d'autre part aux changements globaux qui affectent leur habitat (notamment réchauffement climatique, modification des activités humaines, et fragmentation de l'habitat). Mieux comprendre comment ces espèces vont adapter leurs stratégies d'histoire de vie pour répondre à ces modifications est une question majeure de l'écologie des populations, et une étape nécessaire pour pouvoir adapter leur gestion aux enjeux environnementaux et sociétaux actuels. C'est dans ce contexte que nous avons étudié quelles étaient les sources de variation des tactiques de survie et de reproduction chez trois espèces de grands herbivores de montagne (l'isard *Rupicapra pyreneica*, le chamois *Rupicapra rupicapra*, et le mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.). A partir de suivis longitudinaux par capture-marquage-recapture (CMR) nous nous sommes plus particulièrement focalisés sur le rôle de l'hétérogénéité individuelle latente, de la variabilité climatique et de la structuration spatiale sur les paramètres démographiques. Ce travail s'est appuyé sur l'utilisation de modèles de mélange et d'une combinaison innovante du robust-design et des modèles multi-événements pour analyser des données démographiques collectées à différentes échelles spatio-temporelles. L'hétérogénéité individuelle s'est avérée être une composante majeure de la démographie des 3 espèces étudiées, avec l'identification chez le mouflon et l'isard de femelles aux performances reproductives contrastées, et l'existence chez le chamois de différences de survie entre individus liées à la qualité de l'habitat occupé. Ces modèles ont aussi permis de révéler une augmentation de l'investissement reproducteur en fin de vie chez les femelles de mouflon au détriment de leur survie et d'étudier chez les femelles d'isard les différentes phases de l'effort reproducteur, de la gestation au sevrage, pour mettre en évidence que seule la lactation a un coût sur la reproduction suivante. Nos résultats ont également mis en exergue le rôle prépondérant du climat hivernal et printanier sur les paramètres démographiques des 3 espèces, tout en confirmant que ces effets sont souvent spécifiques à la population et au site étudiés. Cette étude montre également que l'isard et le mouflon, bien que relativement comparables en termes de taille, de traits écologiques, et de position phylogénétique, adoptent des stratégies d'histoire de vie contrastées. Au final, nos résultats soulignent donc l'importance des études démographiques comparatives à plusieurs niveaux d'organisation (inter-espèces, inter-population, intra-population), pour mieux comprendre le devenir des espèces de grands herbivores face aux perturbations environnementales.

Mots-clés : isard *Rupicapra pyreneica*, chamois *Rupicapra rupicapra*, mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., démographie, dynamique des populations, climat, spatial, hétérogénéité individuelle, qualité, coût de la reproduction, modèle multi-événements, robust-design, stratégie d'histoire de vie

Abstract : In Northern hemisphere, populations of large herbivores have to cope with major environmental modifications linked to the increase of their density and to global change which strongly impacts their habitat (climate change, modification of human activities and habitat fragmentation). Understanding how these species adjust their life history strategies in response to such modifications is central for population ecology and for management issues. In this context, this work aimed to identify the sources of variation of survival and reproductive tactics in 3 species of mountain ungulate (Pyrenean chamois *Rupicapra pyreneica*, Alpine chamois *Rupicapra rupicapra*, and Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.). Using capture-mark-recapture monitoring we specifically investigated the role of individual heterogeneity, climate change, and spatial heterogeneity in shaping vital rates. This work relied on mixture models and an innovative combination of robust-design into a multi-events framework to explore demographic data collected at different spatio-temporal scales. Fixed heterogeneity appeared as a major demographic component in the 3 studied species by highlighting in mouflon and Pyrenean chamois two groups of females with contrasted reproductive performance, and by providing evidence in chamois of among-females differences in survival rates linked to the quality of their habitat. These models allowed us to provide evidence for the terminal investment hypothesis in female mouflon and to decompose reproductive effort in females of Pyrenean chamois from gestation to weaning, to unveil that lactation only led to cost on subsequent reproduction. Our results also highlighted the major influence of winter and spring climatic conditions on demographic parameters in the 3 studied species, and confirmed the general trend that climate effects are often species- and site-specific. Our findings provided evidence that Pyrenean chamois and mouflon evolved contrasted life history strategies, although both species share strong similarities in terms of body mass, ecological traits and phylogenetic position. Finally, our work stresses the importance of conducting comparative demographic studies, based on longitudinal monitoring of marked individuals, at inter-specific, inter-population and within population levels, to better understand and predict the future of large herbivores populations in the current context of global changes.

Key-words : Pyrenean chamois *Rupicapra pyreneica*, Alpine chamois *Rupicapra rupicapra*, mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., demography, population dynamic, climate, spatial, individual heterogeneity, quality, cost of reproduction, multi-events, robust-design, life history strategy