

Compromis entre la masse de la progéniture et la reproduction ultérieure chez un mammifère fortement itéropare

Oikos 120: 690–695, 2011

doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19382.x

© 2011 The Authors. Oikos © 2011 Nordic Society Oikos

Subject Editor: Joseph Bailey. Accepted 4 February 2011

Tradeoff between offspring mass and subsequent reproduction in a highly iteroparous mammal

Sandra Hamel, Steeve D. Côté and Marco Festa-Bianchet

S. Hamel (sandra.hamel@uit.no) and S. D. Côté, *Dépt de Biologie, Université Laval, 1045 avenue de la Médecine, Québec, QC, G1V 0A6, Canada. Present address for SH: Dept of Arctic and Marine Biology, Faculty of Biosciences, Fisheries and Economics, Univ. of Tromsø, NO-9037 Tromsø, Norway. – SDC and M. Festa-Bianchet, Centre d'études nordiques, 2405 rue de la Terrasse, Univ. Laval, Québec, QC, G1V 0A6, Canada. MFB also at: Dépt de Biologie, Univ. de Sherbrooke, Sherbrooke, QC, J1K 2R1, Canada.*

Résumé

Lorsque les ressources sont limitées, l'investissement maternel actuel devrait réduire le succès reproductif ultérieur ou la survie. Nous avons utilisé des données longitudinales sur les chèvres de montagne marquées *Oreamnos americanus* pour évaluer si la masse de la progéniture au sevrage affectait la survie maternelle et la reproduction future. La masse de la progéniture était positivement corrélée à la survie des mères âgées, suggérant que les mères produisaient des chevreaux plus légers, et donc réduisaient leur effort de reproduction, lors de leur dernière reproduction. La masse de la progéniture au sevrage n'a pas affecté la survie des mères jeunes et d'âge mûr, mais les femelles qui avaient sevré une progéniture lourde avaient une probabilité réduite de reproduction ultérieure au cours des années de faible densité de population. La survie de la progéniture étant corrélée à la masse au sevrage, l'allocation des mères à la reproduction implique un compromis entre les bénéfices actuels et futurs de la fitness. Nous démontrons pour la première fois que l'allocation à la masse de la progéniture actuelle chez un mammifère itéropare réduit la probabilité de reproduction ultérieure.

INTRODUCTION

Williams (1966) a suggéré que la disponibilité limitée des ressources devrait entraîner des covariations négatives entre les composantes de la fitness. La reproduction ayant des exigences énergétiques élevées (Robbins 1993), l'allocation à la reproduction actuelle devrait impliquer un compromis avec la reproduction ou la survie futures (Stearns 1992, Roff 2002). Pour évaluer les coûts de la reproduction, il faut donc mesurer comment l'effort de reproduction actuel affecte la reproduction et la survie futures (Hamel et al. 2010a). Comme les tactiques d'allocation d'énergie à la reproduction varient selon les espèces, différentes mesures de l'effort reproductif ont été utilisées. Chez les espèces à courte durée de vie, les individus sautent rarement la reproduction et produisent souvent de nombreux descendants à chacune de leurs rares tentatives de reproduction (Speakman 2008). L'effort de reproduction actuel est souvent mesuré par le nombre de rejetons produits (p. ex. mammifères : Descamps et al. 2009, oiseaux : Shutler et al. 2006, insectes : Creighton et al.

2009) et parfois comme la masse totale de la progéniture (Huber et al. 1999). En revanche, les espèces à longue durée de vie ont tendance à adopter une **tactique de reproduction conservatrice**, car une plus grande longévité augmente généralement la fitness (Clutton-Brock 1988). Elles peuvent sauter des occasions de se reproduire pour favoriser leur propre survie et ne produisent souvent qu'une seule progéniture à la fois (Gaillard et al. 1989). L'effort de reproduction actuel est donc le plus souvent décrit comme une variable binaire : reproduction ou non-reproduction. Cette classification ne permet cependant pas de déterminer si la variation de l'allocation des ressources à chaque progéniture affecte ou non l'aptitude parentale résiduelle. Au lieu de cela, des mesures telles que la masse de la progéniture sont nécessaires pour quantifier l'allocation de la reproduction chez ces espèces. La masse de la progéniture étant difficile à mesurer chez les animaux sauvages, peu d'études portant sur des espèces à **longue durée de vie** l'ont utilisée pour évaluer les coûts de la reproduction (Clutton-Brock et al. 1983, Festa-Bianchet et Jorgenson 1998).

Lors de l'évaluation de l'allocation de la reproduction chez les mammifères sauvages, il faut tenir compte des variables connues ou suspectées d'affecter les stratégies de reproduction. L'état d'un individu (déterminé par son état corporel, son âge et la disponibilité actuelle des ressources ; McNamara et Houston 1996) pourrait modifier les schémas d'allocation des ressources. L'hypothèse de l'investissement terminal prévoit que l'effort de reproduction devrait augmenter avec l'âge parce que la valeur reproductive résiduelle diminue (Pianka et Parker 1975, Clutton-Brock 1984). Par conséquent, les individus plus âgés devraient investir davantage dans la reproduction et donc afficher des coûts de reproduction plus élevés que les plus jeunes. En outre, la **variabilité individuelle** dans l'acquisition et l'allocation des ressources entraîne une hétérogénéité du potentiel reproductif qui peut masquer les coûts de la reproduction (van Noordwijk et de Jong 1986). Par exemple, les individus qui acquièrent plus de ressources peuvent allouer une part plus importante à la reproduction sans encourir des coûts de fitness plus élevés que les individus de faible qualité (Doughty et Shine 1997, Hamel et al. 2009a).

Ici, nous avons utilisé des données **longitudinales** de chèvres de montagne *Oreamnos americanus* marquées individuellement pour évaluer si la masse de la progéniture affectait la survie maternelle et la reproduction future. Précédemment, nous avons montré que les chèvres de montagne femelles qui se reproduisaient une année avaient une probabilité plus faible de reproduction future que les femelles qui ne se reproduisaient pas, mais principalement à haute densité et parmi les jeunes femelles (Hamel et al. 2010b). La survie était cependant similaire pour les reproductrices et les non-reproductrices, en accord avec la tactique de reproduction conservatrice de cette espèce à longue durée de vie (Hamel et al. 2010b). Cette étude a abordé la question de l'influence de la reproduction actuelle en soi sur l'aptitude future, en évaluant l'effort de reproduction actuel comme une variable binaire et en comparant donc l'aptitude future des femelles qui se consacrent à la reproduction actuelle (reproductrices) à celle des femelles qui ne s'y consacrent pas (non reproductrices). Cette étude n'a cependant pas vérifié si les mères qui consacrent plus d'efforts à la reproduction actuelle, par exemple en produisant une progéniture plus lourde, souffrent d'une baisse de leur aptitude future par rapport aux mères qui consacrent moins d'efforts à la reproduction. Ici, nous abordons cette question spécifique en évaluant si la masse de la progéniture affecte la reproduction ultérieure et la survie des mères chèvres de montagne. En utilisant un ensemble de données de haute qualité, nous démontrons pour la première fois que

l'allocation à la masse de la progéniture actuelle chez un mammifère itéropare affecte les coûts de fitness de la reproduction des mères.

MATERIEL ET METHODE

Zone d'étude et population

Nous avons étudié les chèvres de montagne à Caw Ridge (54°N, 119°W), dans le centre-ouest de l'Alberta, au Canada. Les chèvres utilisent 28 km² de toundra alpine et de forêt ouverte subalpine à une altitude de 1750 à 2170 m. Le climat est subarctique-arctique et les chutes de neige peuvent avoir lieu tous les mois. Les principaux prédateurs des chèvres sont le grizzli *Ursus arctos* et le loup *Canis lupus* (Festa-Bianchet et Côté 2008). Nous avons utilisé des données longitudinales recueillies auprès de femelles marquées entre 1990 et 2009 (voir Festa-Bianchet et Côté 2008 et Hamel et al. 2010^b pour plus de détails). La taille totale de la population en juin a augmenté de 81 en 1990 à 159 en 2004, puis s'est maintenue entre 150 et 165 individus. Nous avons capturé des chèvres dans des pièges et les avons marquées avec des étiquettes d'oreille et des colliers en plastique. Depuis 1993, 98% des chèvres âgées d'un an et plus ont été marquées. Nous avons déterminé l'âge des chèvres adultes qui n'avaient pas été marquées en tant que juvéniles en comptant les anneaux de leurs cornes, une technique fiable jusqu'à l'âge de sept ans. Nous avons pesé les chèvres capturées avec une balance à ressort ($\pm 0,5$ kg) et enregistré la masse des femelles adultes et de leurs chevreaux à l'aide de trois plates-formes électroniques télécommandées ($\pm 0,5$ kg ; 50 × 130 cm) appâtées avec du sel (Festa-Bianchet et Côté 2008).

Reproduction et survie

De la mi-mai à la fin septembre 1990-2009, nous avons observé les chèvres presque quotidiennement à l'aide de longues-vues. Nous avons évalué le statut reproductif annuel de chaque femelle à partir de l'observation du comportement d'allaitement. Quelques jours avant la mise-bas, les femelles s'isolent généralement pour donner naissance à un seul petit. Nous avons déterminé les dates de naissance soit par des observations directes des naissances, soit par des observations quotidiennes de la présence/absence d'un chevreau pour chaque femelle. Dans certains cas, nous avons estimé la date de naissance des chevreaux à cinq jours près à partir des caractéristiques du cordon ombilical et en comparant le comportement et la taille du chevreau à ceux de chevreaux d'âge connu. Nous avons déterminé le sexe de la plupart des chevreaux par la posture d'urination et par l'observation de la plaque vulvaire chez les femelles (Festa-Bianchet et Côté 2008). Nous avons déterminé la survie annuelle des femelles par leur présence dans la zone d'étude au cours de l'été suivant (1^{er} juin). Nous n'avons jamais documenté d'émigration de femelles adultes et aucune femelle adulte manquée une année n'a été revue les années suivantes (Festa-Bianchet et Côté 2008). Pour les femelles qui ont atteint trois ans, la longévité était en moyenne de neuf ans, allant de trois à 18 ans, et le succès reproducteur au cours de la vie était en moyenne de quatre, allant de 0 à 10 descendants produits.

Masse de la progéniture

La masse des chevreaux a été enregistrée tout au long de l'été et ajustée au 1^{er} septembre à l'aide d'équations de régression spécifiques au sexe du gain de masse au fil du temps (voir Festa-Bianchet et al. 1996 pour un exemple détaillé). La masse des chevreaux au 1^{er} septembre était fortement corrélée négativement avec la date de naissance ($r = -0,62$, $n = 124$, $p < 0,001$). Pour contrôler la date de naissance, nous avons calculé la masse des

chevreaux par âge en utilisant les résidus de la régression de la masse sur la date de naissance. Ainsi, les valeurs positives/négatives de la masse résiduelle représentaient des chevreaux plus lourds/plus légers pour leur âge en septembre, ce qui, nous l'avons supposé, reflétait la variation de l'allocation maternelle. Nous avons utilisé les résidus plutôt que d'inclure la date de naissance comme covariable afin de limiter le nombre de variables dans nos analyses. Néanmoins, l'inclusion de la date de naissance comme covariable a conduit aux mêmes résultats, probablement parce que la date de mise-bas n'a pas affecté la probabilité de survie ($\chi^2 = 1,9, p = 0,2, DF = 1$) ou de future mise-bas ($\chi^2 = 0,1, p = 0,9, DF = 1$) des femelles, et n'a pas varié avec l'âge de la femelle ($r = -0,07, n = 124, p = 0,5$). Nous avons rarement vu des chevreaux allaités en septembre et par conséquent, la masse des chevreaux au 1^{er} septembre est une approximation de la masse au sevrage.

Variations des conditions annuelles et hétérogénéité individuelle

Pour tenir compte des variations annuelles de la disponibilité des ressources pendant la saison de croissance, nous avons utilisé la somme des deux valeurs de l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI ; Pettorelli et al. 2005) enregistrées en juin. Dans notre zone d'étude, les valeurs élevées de NDVI représentent un verdissement printanier précoce (Hamel et al. 2009*c*). Nous avons utilisé les anomalies novembre-mars de l'indice du Pacifique Nord (IPN ; Trenberth et Hurrell 1994) pour quantifier les conditions environnementales pendant l'hiver. A Caw Ridge, les hivers avec des valeurs élevées de NPI sont plus froids et plus enneigés que les hivers avec des valeurs faibles de NPI (Hamel et al. 2009*b*). Nous avons inclus l'IPN et le NDVI comme covariables pour contrôler la sévérité de l'hiver pendant la gestation et les conditions environnementales au moment de la mise-bas, respectivement.

Les différences d'acquisition et d'allocation des ressources entre les individus peuvent masquer les coûts de la reproduction (van Noordwijk et de Jong 1986). C'est pourquoi nous avons inclus un indice du potentiel reproductif des femelles comme covariable pour tenir compte de l'hétérogénéité entre les individus. Chez les chèvres de montagne, le rang social et la masse asymptotique (atteinte à ~ 7 ans) influencent fortement la reproduction et expliquent la majeure partie de l'hétérogénéité observée parmi les femelles (Hamel et al. 2009*a, b*). Nous avons donc effectué une régression orthogonale robuste entre la masse asymptotique et le rang social spécifique à l'âge et nous avons utilisé les valeurs de la régression comme indice de l'hétérogénéité individuelle, ou "qualité" (comme dans Hamel et al. 2009*a, b*). Cette régression minimise les distances orthogonales (c'est-à-dire perpendiculaires) entre les données et la ligne ajustée, contrairement à la régression linéaire ordinaire qui minimise les distances verticales. Par conséquent, l'utilisation des valeurs de la régression orthogonale est similaire à la réalisation d'une analyse en composantes principales et à l'utilisation des scores de la première composante. La relation entre la masse des adultes et le rang social étant positive ($r = 0,3$), il est possible d'utiliser les valeurs élevées de la régression orthogonale représentaient les individus lourds et dominants. Nous avons utilisé le rang et la masse moyens des adultes plutôt que des valeurs annuelles parce que le rang social et la masse corporelle n'étaient pas disponibles pour toutes les années-femelles. Les corrélations entre le rang et la masse annuels et moyens étaient très élevées (r 's $> 0,7$), et l'utilisation de valeurs annuelles plutôt que de moyennes sur un ensemble de données réduit a conduit à des résultats similaires.

La masse asymptotique des femelles adultes a été déterminée en ajustant les mesures de masse corporelle au 15 juillet, sur la base d'équations de régression spécifiques à l'âge décrivant le gain de masse sur la somme pour cinq classes d'âge (3, 4, 5, 6 et ≥ 7 ans, voir Festa-Bianchet et al. 1996 pour un exemple détaillé). Nous avons ensuite ajusté toutes les mesures de masse disponibles pour chaque femelle jusqu'à l'âge de sept ans (lorsque les femelles atteignent la masse asymptotique, voir Festa-Bianchet et Côté 2008), en utilisant des modèles mixtes linéaires avec "année" et "identité de la femelle" comme effets aléatoires pour tenir compte des mesures répétées, et "statut reproducteur" et "âge" comme covariables. Le rang social des femelles a été déterminé à partir des observations des interactions agonistiques. **Pour chaque dyade, nous avons considéré qu'un individu était dominant s'il gagnait plus de 50% des interactions avec l'autre individu** (Côté 2000). Les relations de dominance étaient significativement linéaires pour toutes les années (toutes les valeurs de $h' \geq 0,2$, toutes les valeurs de $p < 0,001$), et nous avons donc classé les femelles adultes dans des hiérarchies annuelles selon de Vries (1998) en utilisant Matman 1.0 pour Windows (Noldus Information Technology 1998). L'âge étant fortement corrélé avec le rang ($r > 0,9$; Côté 2000), nous avons calculé les rangs sociaux spécifiques à l'âge comme les résidus de la régression du rang sur l'âge. Nous avons utilisé la moyenne de tous les rangs annuels spécifiques à l'âge de chaque femelle âgée de 4 à 12 ans comme rang social.

Analyses statistiques...

Tableau 1. Influence de la masse du chevreau, du sexe du chevreau, de l'âge maternel et de la densité de population sur la probabilité de survie future (A) et de mise-bas l'année suivante (B) des femelles chèvres de montagne à Caw Ridge, Alberta, Canada (1990-2009). †

	Odds ratio [95% CI]	DF	Wald χ^2	p
(A) Probability of survival of mothers				
Kid mass	2.82 [1.33; 6.00]	1	4.0	0.04
Kid mass \times Mother age	0.39 [0.18; 0.86]	1	4.8	0.03
Non-significant variables:				
Kid mass \times Density		1	2.5	0.11
Kid sex		1	0.8	0.4
Kid sex \times Kid mass		1	1.7	0.2
(B) Probability of future parturition of mothers				
Kid mass	0.10 [0.02; 0.47]	1	9.7	0.002
Kid mass \times Density	1.014 [1.004; 1.025]	1	8.5	0.004
Non-significant variables:				
Kid mass \times Mother age		3	4.9	0.2
Kid sex		1	0.2	0.6
Kid sex \times Kid mass		1	1.6	0.2

† L'indice North Pacific, l'indice de végétation par différence normalisée et la qualité de la mère ont été inclus comme covariables pour tenir compte des conditions environnementales annuelles et de l'hétérogénéité de la qualité des femelles. L'âge maternel et la densité de population ont également été inclus comme effets uniques dans les modèles car ils affectent la probabilité de survie et de parturition chez les chèvres de montagne femelles (Hamel et al. 2010b). L'influence de la masse des chevreaux et son interaction avec l'âge de la mère et la densité de population, ainsi que le sexe des chevreaux et son interaction avec la masse des chevreaux, ont ensuite été évalués dans le modèle complet et ont été considérés comme significatifs avec $p < 0,1$. L'âge de la mère a été divisé en deux catégories pour la probabilité de survie et en quatre pour la probabilité de mise bas (Matériel et méthodes). Pour les effets de l'âge, nous avons présenté les odds ratio en utilisant l'estimation pour les femelles > 10 ans comme référence.

RESULTATS

Après avoir pris en compte les conditions annuelles (NPI, NDVI), la "qualité" de la mère, l'âge de la mère et la densité de la population, la masse de la progéniture était liée à la fois à la survie et à la reproduction future des mères (Tableau 1). Les mères âgées qui ont sevré un petit chevreau ont eu un taux de survie beaucoup plus faible que les mères âgées qui ont sevré un gros chevreau (Tableau 1A, Figure 1A). La survie des mères jeunes et d'âge mûr était cependant très élevée et n'était pas affectée par la masse de la progéniture (Tableau 1A,

Fig. 1A). Il n'y a pas eu d'influence de l'interaction entre la masse de la progéniture et la densité de population sur la survie des femelles, qui était également indépendante du sexe de la progéniture ou de son interaction avec la masse des chevreaux (Tableau 1A). L'AUC du modèle décrivant la survie maternelle était de 0,86, révélant une bonne précision prédictive.

Indépendamment de l'âge, les mères ayant des chevreaux lourds avaient une probabilité plus faible de mettre-bas l'année suivante que les mères ayant des chevreaux légers, mais seulement à faible densité de population (Tableau 1B, Fig. 1B). En cas de densité élevée, la probabilité d'une future parturition était inférieure de moitié à celle observée en cas de faible densité et n'était pas affectée par la masse de la progéniture (Tableau 1B, Figure 1B). La probabilité d'une future mise-bas n'a pas été affectée par l'interaction entre la masse de la progéniture et l'âge de la mère, par le sexe du chevreau ou par son interaction avec la masse du chevreau (Tableau 1B). L'AUC du modèle décrivant la probabilité d'une future mise-bas était de 0,83, et ce modèle avait donc également une bonne précision prédictive.

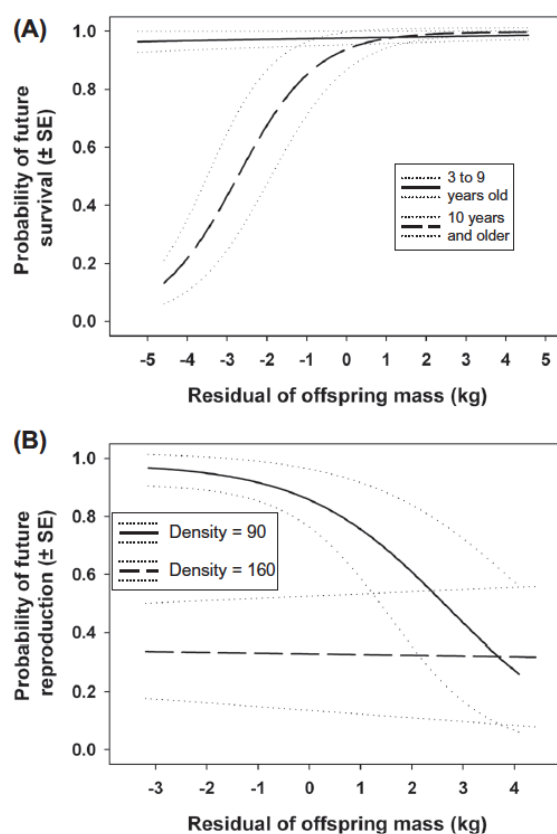


Figure 1. Probabilité de survie des mères en fonction de la masse de leur chevreau actuel (corrigée pour la date de naissance, Matériel et méthodes) et de leur âge (A), et probabilité de parturition des mères dans l'année suivante en fonction de la masse de leur chevreau actuel (corrigée pour la date de naissance) et de la densité de population (B), chez les chèvres de montagne à Caw Ridge, Alberta, Canada (1990-2009). Les courbes représentent les prédictions du modèle \pm SE. Bien que les prédictions soient présentées pour des densités de population de 90 et 160 (B), la densité a été analysée comme une variable continue et a varié entre 81 et 164 individus.

DISCUSSION

Les espèces à longue durée de vie ont généralement développé une stratégie d'histoire de vie lente qui favorise la survie des adultes plutôt que l'investissement dans la progéniture actuelle, en **opposition** à la stratégie rapide des espèces à courte durée de vie qui favorise l'investissement dans la reproduction actuelle plutôt que la survie des adultes (Stearns 1983,

Gaillard et al. 1989, Promislow et Harvey 1990, Bielby et al. 2007). Chez les chèvres de montagne, nous avons précédemment montré que la reproduction n'affecte pas la survie des femelles, mais qu'elle réduit la probabilité d'une future mise-bas et la survie de leur future progéniture (Hamel et al. 2010b), **confirmant ainsi la tactique de reproduction conservatrice** attendue pour cette espèce à longue durée de vie. Nos résultats ici suggèrent en outre que les chèvres de montagne ont évolué vers une stratégie d'histoire de vie lente plutôt que rapide, parce que les mères qui allouent plus à leur progéniture n'ont pas souffert d'une plus grande mortalité que les mères qui allouent moins, mais elles ont eu une probabilité réduite de reproduction future.

Les chevreaux lourds ont un taux de survie à l'âge d'un an plus élevé que les chevreaux légers (Côté et Festa-Bianchet 2001). La **masse** de la progéniture est un **déterminant majeur** de la survie de la progéniture chez de nombreuses espèces à longue durée de vie (Moyes et al. 2006). **Les mères d'une progéniture lourde ont donc probablement bénéficié d'un avantage sur le plan de la condition physique, ce qui a toutefois réduit leur valeur reproductive résiduelle** (sensu Williams 1966). **Par conséquent, nos résultats démontrent que la masse de la progéniture mesure l'investissement maternel chez les chèvres de montagne.** Chez d'autres mammifères **longévifs** pour lesquels l'influence de **l'allocation** différentielle de l'effort reproductif a été évaluée, la masse de la progéniture n'a pas affecté la probabilité de reproduction future (*Cervus elaphus* ; Clutton-Brock et al. 1983) ou la survie maternelle (*Ovis canadensis* ; Festa-Bianchet et Jorgenson 1998). Cependant, chez les espèces à courte durée de vie, l'allocation différentielle de l'effort de reproduction, qui est le plus souvent mesurée par la taille de la portée, peut influencer la reproduction et la survie futures (Iason 1990, Lambin et Yoccoz 2001). Comme la variance standardisée de la masse de la progéniture chez les espèces à longue durée de vie est probablement plus faible que la variance du nombre de descendants chez les espèces à courte durée de vie, la détection d'un coût de la reproduction résultant d'une allocation différentielle de la masse de la progéniture chez les espèces à longue durée de vie est un défi (Hamel et al. 2010a). **Nous présentons la première preuve que l'allocation différentielle de la masse de la progéniture parmi les femelles reproductrices conduit à un coût direct de la reproduction chez un mammifère itéropare.**

Chez de nombreuses espèces, les coûts de reproduction augmentent lorsque les ressources sont limitées, par exemple en cas de forte densité (revue chez les mammifères par Hamel et al. 2010a). Pour les **reproducteurs à revenus**, des coûts plus élevés surviennent principalement parce que les individus ont moins de ressources à allouer à la reproduction, alors que chez les **reproducteurs à capital**, les coûts surviennent principalement parce qu'il faut plus de temps pour récupérer l'état corporel après un événement reproductif (Doughty et Shine 1997). **Chez les chèvres de montagne, qui sont des reproducteurs à capital, nous avons constaté que l'influence négative de la masse des chevreaux sur la reproduction future était principalement observée à faible densité.** A haute densité, toutes les mères avaient une probabilité similaire de parturition future, mais cette probabilité était plus élevée chez les chèvres de montagne que chez les chèvres de montagne était inférieure à la moitié de celle observée à faible densité (Fig. 1B). Les chèvres qui se sont reproduites ont une probabilité plus faible de future parturition que les femelles non reproductrices, mais seulement à haute densité (Hamel et al. 2010b). Ces résultats suggèrent que les coûts de reproduction augmentent à haute densité, car la reproduction future des femelles reproductrices est réduite

indépendamment de l'allocation à la progéniture actuelle. Dans cette étude, nous avons constaté que les coûts associés à une allocation élevée à la progéniture, d'autre part, ne sont évidents qu'à de faibles densités. Ainsi, à forte densité, le fait de produire n'importe quelle progéniture réduit la valeur reproductive résiduelle des mères, alors qu'à faible densité, seules les femelles produisant une forte progéniture souffrent d'une réduction de la valeur reproductive résiduelle. De meilleures conditions de recherche de nourriture à des densités plus faibles ont probablement permis aux mères qui limitaient l'allocation à la progéniture de récupérer les coûts de la reproduction. La variation de la densité de population devrait donc modifier les tactiques d'histoire de vie adoptées par les femelles.

Bien que les mères de chèvres de montagne avec des chevreaux lourds n'aient pas montré une diminution de la survie par rapport aux mères avec des chevreaux légers, les mères âgées qui ont sevré un chevreau léger étaient beaucoup plus susceptibles de mourir l'année suivante que les mères âgées qui avaient sevré un chevreau lourd (Fig. 1A). **Ce résultat est contraire aux prédictions de l'hypothèse de l'investissement terminal** (Pianka et Parker 1975). Comme l'investissement dans la reproduction implique par définition des coûts de fitness (Trivers 1972), cette hypothèse prédit donc que les coûts de fitness de la reproduction devraient augmenter avec l'âge. Bien que cette hypothèse semble a priori relativement simple, la plupart des études ont étudié les changements de l'effort de reproduction avec l'âge sans réellement mesurer les coûts de la reproduction, et n'ont donc pas pu quantifier l'investissement final (Mysterud et al. 2005, Billing et al. 2007, Creighton et al. 2009). L'effort de reproduction est la proportion d'énergie allouée à la reproduction, mais il n'est pas nécessairement corrélé à l'investissement parental (Cameron et al. 2000), une allocation qui implique des coûts de fitness de la reproduction actuelle (voir Hamel et al. 2010a pour une revue de ces définitions). **Par conséquent, la plupart des études précédentes n'ont évalué que « l'allocation » terminale et non « l'investissement » terminal** (voir Weladji et al. 2010 pour une illustration révélatrice de ces différents processus). Parmi les quelques études qui ont évalué l'investissement terminal, certaines ont suggéré qu'il se produisait probablement (Pärt et al. 1992, Paul et al. 1993, Hanssen 2006), tandis que d'autres ont réfuté l'hypothèse (Cameron et al. 2000, Festa-Bianchet et King 2007, Bouwhuis et al. 2010). **Par conséquent, les preuves de l'investissement terminal sont équivoques**. Nos résultats suggèrent que les femelles de chèvres de montagne souffrent d'un déclin de leur condition et de leurs performances reproductives avant leur mort, comme le suggèrent Rattiste (2004) et Weladji et al. (2006). La masse de descendants chez les chèvres de montagne ne varie pas avec l'âge de la femelle (Côté et Festa-Bianchet 2001), mais les coûts de la reproduction diminuent avec l'âge (Hamel et al. 2010b). Par conséquent, l'allocation reproductive semble relativement constante avec l'âge, alors que l'investissement reproductif diminue. Les chèvres âgées peuvent mieux cibler leur investissement que les mères plus jeunes et ne semblent pas se conformer à l'hypothèse de l'investissement terminal. Pour que l'investissement terminal soit sélectionné, la valeur reproductive moyenne de la progéniture actuelle devrait à un moment donné être supérieure à celle de la mère. **Comme le suggèrent Festa-Bianchet et King (2007), cela pourrait ne jamais se produire pour les espèces à longue durée de vie où la survie des juvéniles est faible et beaucoup plus variable que celle des adultes** (Gaillard et al. 2000). D'autres études sont clairement nécessaires pour évaluer le moment où l'on devrait s'attendre à un investissement terminal et pour déterminer si les coûts de fitness directs de l'allocation des ressources à la masse de la progéniture existent également chez d'autres espèces. Comme les schémas d'investissement dans la reproduction devraient répondre aux **pressions de sélection**,

l'étude des variations dans l'allocation des ressources et l'investissement est essentielle pour comprendre l'évolution des stratégies d'histoire de vie (Roff 2002).

References

- Bielby, J. et al. 2007. The fast–slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation. – *Am. Nat.* 169: 748–757.
- Billing, A. M. et al. 2007. No terminal investment in pipefish males: only young males exhibit risk-prone courtship behavior. – *Behav. Ecol.* 18: 535–540.
- Bouwhuis, S. et al. 2010. Trans-generational effects on aging in a wild bird population. – *J. Evol. Biol.* 23: 636–642.
- Cameron, E. Z. et al. 2000. Aging and improving reproductive success in horses: declining residual reproductive value or just older and wiser? – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 243–249.
- Clutton-Brock, T. H. 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. – *Am. Nat.* 123: 212–229.
- Clutton-Brock, T. H. 1988. Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. – Univ. of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T. H. et al. 1983. The costs of reproduction to red deer hinds. – *J. Anim. Ecol.* 52: 367–383.
- Creighton, J. C. et al. 2009. Cost of reproduction, resource quality, and terminal investment in a burying beetle. – *Am. Nat.* 174: 673–684.
- Côté, S. D. 2000. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. – *Behaviour* 137: 1541–1566.
- Côté, S. D. and Festa-Bianchet, M. 2001. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. – *Oecologia* 127: 230–238.
- de Vries, H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. – *Anim. Behav.* 55: 827–843.
- Descamps, S. et al. 2009. Survival costs of reproduction vary with age in North American red squirrels. – *Proc. R. Soc. B.* 276: 1129–1135.
- Doughty, P. and Shine, R. 1997. Detecting life history tradeoffs: measuring energy stores in 'capital' breeders reveals costs of reproduction. – *Oecologia* 110: 508–513.
- Festa-Bianchet, M. and Jorgenson, J. T. 1998. Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. – *Behav. Ecol.* 9: 144–150.
- Festa-Bianchet, M. and King, W. J. 2007. Age-related reproductive effort in bighorn sheep ewes. – *Ecoscience* 14: 318–322.
- Festa-Bianchet, M. and Côté, S. D. 2008. Mountain goats: ecology, behavior and conservation of an alpine ungulate. – Island Press.
- Festa-Bianchet, M. et al. 1996. The development of sexual dimorphism: seasonal and lifetime mass changes in bighorn sheep. – *Can. J. Zool.* 74: 330–342.
- Festa-Bianchet, M. et al. 2003. Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. – *J. Anim. Ecol.* 72: 640–649.
- Fielding, A. H. and Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. – *Environ. Conserv.* 24: 38–49.
- Gaillard, J.-M. et al. 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. – *Oikos* 56: 59–76.
- Gaillard, J.-M. et al. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 367–393.
- Hamel, S. et al. 2009a. Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. – *J. Anim. Ecol.* 78: 143–151.
- Hamel, S. et al. 2009b. Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. – *Ecology* 90: 1981–1995.
- Hamel, S. et al. 2009c. Spring normalized difference vegetation index (NDVI) predicts annual variation in timing of peak faecal crude protein in mountain ungulates. – *J. Appl. Ecol.* 46: 582–589.
- Hamel, S. et al. 2010a. Fitness costs of reproduction depend on life speed: empirical evidence from mammalian populations. – *Ecol. Lett.* 13: 915–935.
- Hamel, S. et al. 2010b. Maternal characteristics and environment affect the costs of reproduction in female mountain goats. – *Ecology* 91: 2034–2043.
- Hanssen, S. A. 2006. Costs of an immune challenge and terminal investment in a long-lived bird. – *Ecology* 87: 2440–2446.
- Huber, S. et al. 1999. Reproductive effort and costs of reproduction in female European ground squirrels. – *Oecologia* 121: 19–24.
- Iason, G. R. 1990. The effects of size, age and a cost of early breeding on reproduction in female mountain hares. – *Holarct. Ecol.* 13: 81–89.
- Lambin, X. and Yoccoz, N. G. 2001. Adaptive precocial reproduction in voles: reproductive costs and multivoltine life-history strategies in seasonal environments. – *J. Anim. Ecol.* 70: 191–200.
- Littell, R. C. et al. 2002. SAS for linear models. – SAS Inst.
- McNamara, J.M. and Houston, A.I. 1996. State-dependent life histories. – *Nature* 380: 215–221.
- Moyes, K. et al. 2006. Cumulative reproduction and survival costs in female red deer. – *Oikos* 115: 241–252.
- Mysterud, A. et al. 2005. Ageing and reproductive effort in male moose under variable levels of intrasexual competition. – *J. Anim. Ecol.* 74: 742–754.
- Paul, A. et al. 1993. Reproductive senescence and terminal investment in female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Salem. – *Int. J. Primatol.* 14: 105–124.
- Pettorelli, N. et al. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. – *Trends Ecol. Evol.* 20: 503–510.
- Pianka, E. R. and Parker, W. S. 1975. Age-specific reproductive tactics. – *Am. Nat.* 109: 453–464.
- Promislow, D. E. L., and Harvey, P. H. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. – *J. Zool. Lond.* 220: 417–437.
- Pärt, T. et al. 1992. 'Terminal investment' and a sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). – *Am. Nat.* 140: 868–882.
- Rattiste, K. 2004. Reproductive success in presenescent common gulls (*Larus canus*): the importance of the last year of life. – *Proc. R. Soc. B.* 271: 2059–2064.
- Robbins, C. T. 1993. Wildlife feeding and nutrition. – Academic Press.
- Roff, D. A. 2002. Life history evolution. – Sinauer.
- Shutler, D. et al. 2006. Time and recruitment costs as currencies in manipulation studies on the costs of reproduction. – *Ecology* 87: 2938–2946.
- Speakman, J. R. 2008. The physiological costs of reproduction in small mammals. – *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363: 375–398.
- Stearns, S. C. 1983. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. – *Oikos* 41: 173–187.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. – Oxford Univ. Press.
- Trenberth, K. E. and Hurrell, J. W. 1994. Decadal atmosphere-ocean variations in the Pacific. – *Climate Dynam.* 9: 303–319.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. – In: Campbell, B. (ed.), *Sexual selection and the descent of man*. Aldine Publishing Company Chicago, pp. 138–179.
- van Noordwijk, A. J. and de Jong, G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. – *Am. Nat.* 128: 137–142.
- Weladji, R. B. et al. 2006. Good reindeer mothers live longer and become better in raising offspring. *Proc. R. Soc. B* 273: 1239–1244.
- Weladji, R. B. et al. 2010. Age-specific changes in different components of reproductive output in female reindeer: terminal allocation or senescence? – *Oecologia* 162: 261–271.
- Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. – *Am. Nat.* 100: 687–690.