

Succès et coûts de reproduction des femelles chez un Capital-breeder : effets de conditions environnementales contrastées



Écoscience >
Volume 9, 2002 - Issue 4

Submit an article | Journal homepage

59 Views
35 CrossRef citations to date
0 Altmetric

Original Articles
Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments
Carole Tôugo, Jean-Michel Gaillard, Dominique Gauthier, Irène Girard, Jean-Pierre Martinot & Jacques Michallet
Pages 427-433 | Received 26 Nov 2001, Accepted 28 May 2002, Published online: 23 Mar 2016
Cite this article | <https://doi.org/10.1080/11956860.2002.11682730>

Enter keywords, authors, DOI, etc

Résumé

Chez les grands mammifères, la reproduction des femelles dépend fortement de leur qualité phénotypique et donc des conditions environnementales. Nous avons étudié le succès reproductif des femelles dans deux populations contrastées de bouquetins des Alpes : l'une colonisatrice, bénéficiant de conditions environnementales optimales, l'autre stable, vivant dans un environnement limitant. La qualité phénotypique des femelles était plus élevée dans la population colonisatrice que dans la population stable. Par conséquent, le succès de la reproduction était plus élevé dans la population colonisatrice (80% des femelles se reproduisaient chaque année) que dans la population stable (seulement 45% des femelles se reproduisaient chaque année). Dans cette dernière, le succès reproductif était très variable entre les individus, ce qui n'était pas le cas dans la première. Nous n'avons détecté aucun coût de la reproduction sur la reproduction ultérieure dans l'une ou l'autre des populations. Ceci a été interprété comme le résultat de la faible qualité phénotypique générale de la population stable et de la bonne qualité générale de la population colonisatrice.

Mots clés : Bouquetin des Alpes, tactiques du cycle de vie, qualité phénotypique, environnement variable.

1. INTRODUCTION

Les schémas d'histoire de vie des vertébrés sont organisés autour de quelques **continuums** principaux, comme le continuum lent-rapide (Stearns 1983 ; Gaillard et al. 1989 ; Saether & Gordon 1994) ou le continuum itéroparité-sémellité (Schaffer 1974 ; Pontier et al. 1993). Plus récemment, on a constaté que les modèles **d'allocation d'énergie** à la reproduction expliquaient les variations dans les tactiques d'histoire de vie (Stearns 1992 pour une revue). Ce **continuum** décrit les oppositions entre les espèces qui utilisent les réserves corporelles pour faire face aux dépenses reproductives actuelles (tactique dite **capital breeder**) et les espèces qui comptent sur les ressources disponibles concomitamment à l'événement reproducteur (tactique dite **income breeder**). Les grands ongulés peuvent généralement être décrits comme des reproducteurs à capital (Stearns 1992).

Chez les grands mammifères, la reproduction des femelles implique une forte dépense énergétique (surtout chez les ongulés, Robbins & Robbins 1979), en particulier pendant le

dernier tiers de la gestation et pendant la lactation (Sadleir 1969 ; Oftedal 1984). Pour un reproducteur capital, la capacité d'une femelle à se reproduire dépendra de l'importance des réserves corporelles qu'elle est capable d'accumuler avant l'accouplement. Cette accumulation de réserves est susceptible d'être influencée par le statut reproducteur de la femelle, c'est-à-dire par le fait qu'elle ait connu la gestation et la lactation au cours de la période de reproduction précédente. **Plusieurs études ont montré que les femelles allaitantes ont une condition corporelle plus faible à la fin de la saison de reproduction que les femelles non allaitantes** (Clutton-Brock et al. 1983 sur le cerf rouge ; Reimers 1983 sur le renne ; Williamson 1991 sur le cobe de lechwe ; Cameron et al. 1993 sur le caribou). Comme l'état corporel au moment de l'accouplement joue un rôle important dans la capacité d'une femelle à se reproduire (par exemple Albon et al. 1986 sur le cerf rouge ; Jorgenson et al. 1993 sur le mouflon), on s'attend à ce que le statut reproducteur d'une année donnée influence le statut reproducteur de l'année suivante. En effet, un coût de la reproduction sur la reproduction ultérieure a été constaté chez plusieurs éleveurs de bétail (Clutton-Brock 1984 sur le cerf rouge ; Berger 1989 et Kirkpatrick et al. 1996 sur le bison ; Cameron 1994 sur le caribou ; Festa-Bianchet et al. sous presse sur le mouflon d'Amérique). Cependant, d'autres études sur les reproducteurs de capital n'ont pas rapporté de preuves de coûts de reproduction (Festa-Bianchet 1989 sur le mouflon ; Loison 1995 sur le chamois).

Ces résultats contrastés peuvent être dus aux conditions environnementales différentes rencontrées par les différentes populations (Festa-Bianchet et al. sous presse), les coûts de reproduction n'apparaissant que dans les populations soumises à des contraintes environnementales.

L'état des populations peut être classé sur un continuum allant des populations colonisatrices présentant des taux de croissance élevés (r max *sensu* Caughley 1977), **aux populations stables** stabilisées à haute densité par des facteurs dépendant de la densité (Begon et al. 1996). La connaissance de l'état de la population permet donc une évaluation fiable des conditions environnementales. Une population colonisatrice a généralement accès à des ressources alimentaires abondantes, alors qu'une population stable doit faire face à des ressources limitées (Bauer 1985). On sait que les conditions environnementales ont une influence majeure sur plusieurs **traits d'histoire de vie** par le biais de leurs effets sur la qualité phénotypique. Plus précisément, la proportion de femelles qui se reproduisent dans une population dépend largement des conditions environnementales, en particulier de la disponibilité de la nourriture (Arnold & Verme 1963, Bailey 1991, Cameron et al. 1993) et de la densité de la population (Clutton-Brock et al. 1982, Festa-Bianchet et al. 1994). Le succès de la reproduction peut également varier entre les individus en raison de différences de qualité phénotypique, qui déterminent la capacité d'une femelle à faire face aux coûts énergétiques de la gestation et de la lactation (Bailey 1991, Gaillard et al. 1998). Il semble que la qualité phénotypique influence la fécondité jusqu'à un certain seuil, au-delà duquel la fécondité n'augmente plus, malgré l'augmentation du poids corporel (Reimers 1983 sur *Rangifer tarandus* ; Heard et al. 1997 sur *Alces alces*).

Dans cet article, nous avons étudié les performances reproductives des femelles dans deux populations contrastées d'un capital breeder, le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*). L'une d'entre elles a été récemment fondée par introduction dans une zone aux conditions environnementales optimales (Toïgo et al. 1996). La seconde population est stable depuis

longtemps et a subi des contraintes environnementales (Girard et al. in press). En raison des caractéristiques environnementales différentes rencontrées par les deux populations, nous avons testé les **prédictions** suivantes :

- (1) La population colonisatrice ayant connu de meilleures conditions environnementales que la population stable, la qualité phénotypique des individus femelles devrait être plus élevée dans la première que dans la seconde.
- (2) Si la première prédiction est confirmée, la proportion moyenne de femelles qui se reproduisent devrait être plus élevée dans la population colonisatrice que dans la population stable.
- (3) S'il existe des différences de qualité phénotypique et de productivité entre les populations, nous nous attendons à une variabilité moindre du succès reproducteur individuel des femelles dans la population en voie de colonisation que dans la population stable.
- (4) Comme le coût de la reproduction sur la reproduction ultérieure devrait dépendre de la qualité phénotypique des femelles, qui est largement déterminée par la disponibilité de la nourriture, nous nous attendons à détecter de tels coûts dans la population stable, mais pas dans la population en voie de colonisation.

2. MATERIEL ET METHODE

Populations et sites

La population de Belledonne a été fondée en 1983 par l'introduction de 13 femelles et 7 mâles provenant de la Réserve du Mont-Pleureur (Suisse). Cette population habite la Réserve de Belledonne-Sept-Laux (Isère, France), et est gérée par l'Office National de la Chasse (O.N.C.). Après son introduction, la population a augmenté de façon exponentielle avec un taux de croissance très élevé ($\lambda = 1,30$), et a atteint environ 400 animaux à l'été 1994 (Toïgo et al. 1996). Depuis 1986, les bouquetins sont capturés et marqués à l'oreille. Les animaux ont été capturés à l'aide de plusieurs méthodes (fusil de capture, piège-cage et piège à pattes) approuvées par le ministère Français de l'environnement. Entre 1986 et 1998, 78 femelles ont été marquées.

La population autochtone de la Vanoise habite la partie Mauriennaise du parc national de la Vanoise (Savoie, France). Cette population est stable, avec un faible taux de croissance ($\lambda = 1,05$) (Girard et al. sous presse). Les animaux ont été capturés et marqués à l'oreille, avec les mêmes méthodes que celles utilisées à Belledonne. En 1998, 30 femelles avaient été marquées.

Dans les deux populations, la plupart des femelles ont mis bas à la mi-juin. Les femelles bouquetins donnent généralement naissance à un seul petit. **Les naissances gémellaires sont possibles, mais rares (moins de 10%)**, c'est pourquoi nous avons décidé de ne pas tenir compte de la taille de la portée dans les analyses. Une femelle a été considérée comme reproductrice lorsqu'elle a été vue avec un petit dans les pattes pendant l'été (c'est-à-dire que la femelle a mis bas et que son petit a survécu à la période néonatale). **Le succès de la reproduction a donc été mesuré comme le succès du sevrage dans notre cas.**

Méthodes statistiques

Comme mesure de la qualité phénotypique des individus, nous avons utilisé le tour de poitrine, qui est un indicateur fiable du poids corporel chez plusieurs espèces d'ongulés (e.g. Kelsall et al. sur le bison (*Bison bison*), Millspaugh & Brundige 1996 sur le wapiti (*Cervus elaphus nelsoni*), Toïgo 1998 sur le bouquetin des Alpes). Chez les femelles de bouquetin, le tour de poitrine augmente avec l'âge jusqu'à cinq ans, puis se stabilise. Nous avons donc comparé le tour de poitrine des femelles de 5 ans et plus entre les populations à l'aide d'un test *t*.

L'âge a été rapporté comme affectant la reproduction des femelles chez de nombreuses espèces d'ongulés (e.g. Newton & Dolling 1965 sur le mouton mérinos *Ovis aries* ; Guinness et al. 1978 et Clutton-Brock 1984 sur le cerf élaphe *Cervus elaphus* ; Reimers 1983 sur le caribou *Rangifer tarandus* ; Bailey 1991 sur la chèvre de montagne *Oreamnos americanus*). Ces études ont généralement mis en évidence un faible succès reproductif au cours des première et deuxième année de reproduction, le succès reproductif devient alors maximal, mais tend à diminuer après l'âge de 10 ans. Nous avons vérifié si le succès reproducteur variait en fonction de l'âge et entre les populations à l'aide d'un modèle linéaire logistique et de tests de rapport de vraisemblance logarithmique. Chez le bouquetin des Alpes, la primiparité intervient à 2 ans (Toïgo 1998). Pour tester les effets de l'âge sur le succès reproducteur, nous avons d'abord vérifié si le modèle interactif entre la population et l'âge avec quatre classes d'âge (2, 3, 4-10, plus de 11) était correctement ajusté à notre ensemble de données, avec un test du χ^2 .

Pour tester si le fait de se reproduire une année diminue les chances de se reproduire l'année suivante, nous avons pris en compte toutes les informations concernant le statut reproducteur d'une femelle pendant deux années consécutives. Nous avons testé si une femelle qui s'est reproduite une année avait moins de chance de se reproduire l'année suivante, et si cette relation variait entre les populations, en utilisant des modèles linéaires logistiques et des tests de rapport de vraisemblance logarithmique. Conformément à la variation de la reproduction avec l'âge, nous avons exclu de cette analyse toutes les femelles âgées de 2 ans. Nous avons 57 et 66 dyades pour les populations de la Vanoise et de Belledonne respectivement.

Pour tester si le succès reproducteur variait entre les femelles, afin d'avoir un ensemble de données adéquat, nous avons utilisé uniquement les femelles individuelles pour lesquelles nous avons au moins trois années de données. Nous avons effectué une ANCOVA logistique avec le succès reproducteur comme variable contrainte, l'âge comme covariable et l'individu comme facteur. Nous disposons de données pour 19 femelles individuelles en Vanoise et 21 en Belledonne. Ces femelles ont été suivies pendant 3 à 8 ans en Vanoise, et 3 à 6 ans en Belledonne.

Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel GLIM (Francis et al. 1993).

3. RESULTATS

Qualité phénotypique dans les deux populations

Conformément à la prédiction 1, le tour de poitrine des femelles était plus important dans la population de Belledonne ($\bar{x} = 89,7\text{cm}$, $\sigma = 4,65$, $n = 21$) que dans celle de la Vanoise ($\bar{x} = 84,9$, $\sigma = 5,52$, $n = 11$) ($t = 2,436$, $df = 30$, $P = 0,010$).

Variation de la reproduction avec l'âge et entre les populations

Le modèle complet, qui prend en compte les effets interactifs de l'âge et de la population, ajuste de manière satisfaisante les données sur le succès reproducteur des femelles ($\chi^2 = 19,976$, $df = 20$, $p = 0,459$).

L'interaction entre les effets de l'âge et de la population sur le succès reproducteur des femelles n'est pas tout à fait significative ($\chi^2 = 6,438$, $df = 3$, $p = 0,092$). Les effets principaux étaient significatifs (âge : $\chi^2 = 7,729$, $df = 3$, $p = 0,052$; population : $\chi^2 = 24,580$, $df = 1$, $p < 0,0001$). Le succès de la reproduction était beaucoup plus élevé en Belledonne qu'en Vanoise (0,80 contre 0,45 pour les femelles dans la force de l'âge, 4 à 10 ans). L'effet de l'âge sur le succès reproducteur était plus marqué en Belledonne qu'en Vanoise (Fig. 1). Dans les deux populations, le succès reproducteur était le plus faible pour les femelles âgées de 2 ans. La différence de succès reproductif entre les populations était plus prononcée pour les femelles âgées de 3 à 10 ans (81% se sont reproduites chaque année en Belledonne contre seulement 42% en Vanoise).

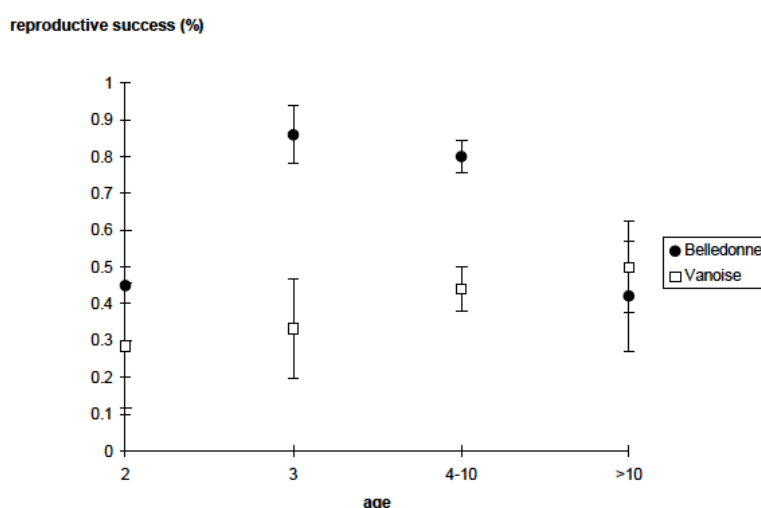


Figure 1. Succès de reproduction en fonction de l'âge dans la population colonisatrice (Belledonne) et dans la population stable (Vanoise)

Coût de la reproduction sur la reproduction ultérieure

Nous n'avons pas détecté de coût de la reproduction sur la reproduction ultérieure dans les deux populations (interaction population.succès reproducteur antérieur : $\chi^2 = 0,003$, $df = 1$, $p = 0,956$; effet principal du succès reproducteur antérieur : $\chi^2 = 1,522$, $df = 1$, $p = 0,217$).

Une femelle qui s'est reproduite une année n'avait pas plus de risque de ne pas se reproduire l'année suivante qu'une femelle qui s'est reproduite. La tendance était en fait inverse dans les deux populations : les femelles qui se reproduisaient une année donnée avaient tendance à avoir plus de chances de mettre bas l'année suivante (Fig. 2).

Effet individuel sur la reproduction

Dans la population de Belledonne, chez les femelles, la variation du succès reproducteur n'est pas significative (interaction âge.individu : $\chi^2 = 11,230$, $df = 14$, $p = 0,668$; âge : $\chi^2 = 6,225$, $df = 3$, $p = 0,101$; individu : $\chi^2 = 26,180$, $df = 20$, $p = 0,156$). Au contraire, dans la population de la Vanoise, le succès reproducteur varie significativement entre les individus femelles

(interaction âge.individu : $\chi^2 = 21,640$, $df = 17$, $p = 0,199$; âge : $\chi^2 = 1,598$, $df = 3$, $p = 0,660$; individu : $\chi^2 = 34,260$, $df = 18$, $p = 0,012$) (Fig.3). Par exemple, en Vanoise, une femelle s'est reproduite chaque année pendant 7 années consécutives, et une autre s'est reproduite 5 fois sur 6 événements reproductifs alors qu'une autre ne s'est pas reproduite du tout pendant 5 ans, et une autre ne s'est reproduite que 2 fois en 6 ans. Au contraire, toutes les femelles se sont reproduites au moins une fois en trois ans en Belledonne.

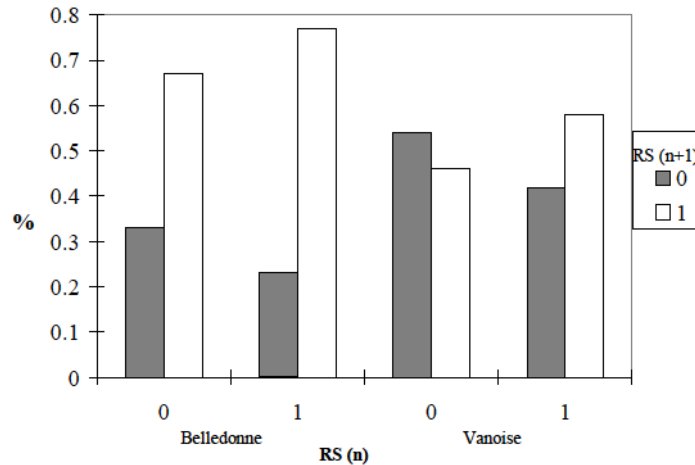


Figure 2. Succès de reproduction, RS (n+1), par rapport au succès de reproduction de l'année précédente, RS (n) dans la population colonisatrice (Belledonne) et dans la population stable (Vanoise). 0 : la femelle ne s'est pas reproduite, 1 : la femelle s'est reproduite

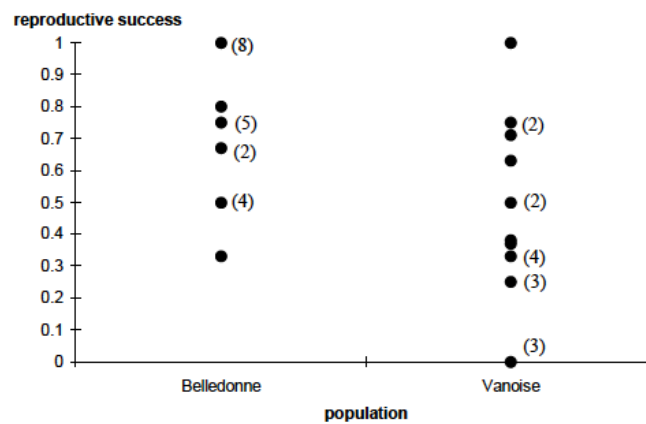


Figure 3. Succès reproducteur annuel individuel en Belledonne et en Vanoise (succès reproducteur total divisé par le nombre d'années d'observation). Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de points superposés

DISCUSSION

Les résultats confirment notre première prédiction selon laquelle des différences dans la qualité phénotypique des femelles devraient se produire entre les populations colonisatrices et les populations stables. La qualité phénotypique des femelles, mesurée par le tour de poitrine, était plus élevée dans la population colonisatrice que dans la population stable, ce qui suggère que cette dernière a connu une limitation des ressources.

Notre deuxième prédiction, selon laquelle des différences dans le succès de la reproduction devraient se produire entre des populations connaissant des conditions écologiques

contrastées, a également été confirmée. Une relation entre la disponibilité de la nourriture et le succès de la reproduction a été couramment rapportée (par exemple, Hoefs & Bayer 1983 sur le mouton dall ; Reimers 1983 sur le renne ; Clutton-Brock et al. 1985 sur le cerf rouge ; Van Vuren & Bray 1986 sur le bison ; Couturier et al. 1990 sur le caribou ; Heard et al. 1997 sur l'original). Le succès de la reproduction des bouquetins était beaucoup plus faible dans la population stable, qui pourrait avoir été limitée en ressources, que dans la population colonisatrice : 80% des femelles de premier âge ont allaité dans la population de Belledonne, alors que seulement 45% l'ont fait dans la population de la Vanoise.

D'autre part, contrairement à notre troisième prédiction, nos résultats ne montrent aucune preuve de coûts de reproduction sur la reproduction ultérieure, que ce soit dans la population colonisatrice ou dans la population stable. La variation interindividuelle de la qualité phénotypique peut expliquer ces résultats. Lorsqu'on analyse si une femelle qui s'est reproduite une année a moins de chances de se reproduire l'année suivante qu'une femelle qui ne s'est pas reproduite, on teste deux effets : le statut reproductif et la qualité phénotypique de l'individu (Reznick 1985). En effet, une femelle qui se reproduit l'année n peut avoir de grandes chances de se reproduire l'année $n + 1$ parce qu'elle est en bonne condition physique (Partridge & Sibly 1991, Stearns 1992). Par conséquent, le coût de la reproduction sur la reproduction ultérieure peut être dissimulé par la qualité phénotypique individuelle. C'est peut-être le cas dans la population de la Vanoise, où nous avons mis en évidence une grande variabilité du succès reproducteur entre les individus, certaines femelles ayant tendance à se reproduire chaque année, et d'autres ayant tendance à ne pas se reproduire chaque année. Cependant, dans la population de Belledonne, le succès reproducteur ne diffère pas beaucoup entre les femelles, et donc la forte variation de la qualité phénotypique individuelle induisant une forte variance de la capacité à donner naissance ne peut pas expliquer l'absence d'un coût de la reproduction sur la reproduction future.

Clutton-Brock et al. (1984) et Festa-Bianchet et al. (sous presse) ont montré que chez les capital breeders, le coût de la reproduction augmente avec la densité de la population alors que la qualité phénotypique des femelles diminue. Ils ont soutenu que, au-delà d'un seuil donné de qualité phénotypique, la reproduction peut effectivement n'avoir aucun coût sur la reproduction ultérieure, car les femelles disposent de suffisamment de ressources alimentaires pour reconstituer leurs réserves corporelles avant la prochaine gestation. La reproduction ne peut avoir un coût que pour les individus en mauvaise condition physique, soit parce qu'ils sont petits, soit parce qu'ils vivent en forte densité et subissent des contraintes environnementales. Plusieurs études ont étayé cet argument. Murie & Dobson (1987) n'ont pas trouvé de coût de la reproduction dans une population non limitée d'écureuils terrestres, tandis que dans une autre population de la même espèce, un coût de la reproduction sur la reproduction ultérieure n'était perceptible que lorsque la population était en phase de déclin (Festa-Bianchet & King 1991). Chez le mouflon beghorn, la reproduction était coûteuse en termes de reproduction suivante, dans une population limitée (Festa-Bianchet et al. in press), mais pas dans une population bénéficiant de meilleures conditions environnementales (Festa-Bianchet 1989). Ces résultats suggèrent que le fait de se reproduire une année donnée ne diminue pas nécessairement les chances de se reproduire l'année suivante, mais que ce type de coût dépend de la qualité phénotypique des individus et des conditions environnementales qu'ils subissent. Dans la population de Belledonne, les conditions environnementales sont bonnes et les individus subissent potentiellement peu de

contraintes environnementales. Ainsi, la qualité phénotypique de toutes les femelles peut être suffisamment élevée pour qu'il n'y ait pas de variabilité marquée dans le succès de la reproduction et que le coût de la reproduction pour ces femelles soit imperceptible.

L'absence de coûts de reproduction perceptibles sur la reproduction ultérieure dans la population stable de la Vanoise pourrait s'expliquer par la grande variabilité de la qualité phénotypique des femelles (reflétée par la variabilité de leur succès reproducteur) qui agit comme un **facteur de confusion**, et dans la population colonisatrice de Belledonne par le fait que toutes les femelles peuvent avoir une qualité phénotypique élevée.

Nous **remercions** tous les membres du Parc National de la Vanoise et de l'Office National de la Chasse qui ont contribué à la collecte des données. Nous sommes sincèrement reconnaissants à M. Catusse, D. Dubray, et Yves Tachker qui ont permis l'étude. Nous remercions également M. Hewison et D. Pontier pour leurs commentaires constructifs sur une version précédente du manuscrit.

Bibliographie

- Albon, S. D., Mitchell, B. & Staines, B. W. 1986 Fertility in female red deer (*Cervus elaphus*): the effects of body composition, age and reproductive status. *J. Zool.* **209**, 447-460.
- Arnold, D. A. & Verme, L. J. 1963 Ten year's observation of an enclosed deer herd in Northern Michigan. In *Trans. North Am. Wildl. Nat. Res. Conf.*, vol. 28, pp. 422-430.
- Bailey, J. A. 1991 Reproductive success in female mountain goats. *Can. J. Zool.* **69**, 2956-2961.
- Bauer, J. J. 1985 Fecundity patterns of stable and colonising Chamois populations of New Zealand and Europe. In *The biology and management of mountain ungulates* (ed. L. S.), pp. 154-165. London: Croom-Helm.
- Begon, M. J., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1996 *Ecology. Individuals, populations, and communities*. Oxford, U. K.: Blackwell Science.
- Berger, J. 1989 Female reproductive potential and its apparent evaluation by male mammals. *J. Mamm.* **70**, 347-358.
- Cameron, R. D. 1994 Reproductive pauses by female caribou. *J. Mamm.* **75**, 10-13.
- Cameron, R. D., Smith, W. T., Fancy, S. G., Gerhart, K. L. & White, R. G. 1993 Calving success of female caribou in relation to body weight. *Can. J. Zool.* **71**, 480-486.
- Caughley, C. G. 1977 *Analysis of vertebrate populations*. Chichester, U. K.: John Wiley and sons.
- Clutton-Brock, T. H. 1984 Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *Am. Nat.* **123**, 212-229.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. 1982 *Red deer: behavior and ecology of two sexes*. Chicago: University of Chicago.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. 1983 The costs of reproduction to red deer hinds. *J. Anim. Ecol.* **52**, 367-383.
- Clutton-Brock, T. H., Major, M. & Guinness, F. E. 1985 Population regulation in male and female red deer. *J. Anim. Ecol.* **54**, 831-846.
- Couturier, S., Brunelle, J., Vandal, D. & St-Martin, G. 1990 Changes in the population dynamics of the George river caribou herd, 1976-87. *Arctic* **43**, 9-20.
- Festa-Bianchet, M. 1989 Individual differences, parasites, and the costs of reproduction for bighorn ewes (*Ovis canadensis*). *J. Anim. Ecol.* **58**, 785-795.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M. & Jorgenson, J. T. In press Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *Am. Nat.*

- Festa-Bianchet, M. & King, W. J. 1991 Effects of litter size and population dynamics on juvenile and maternal survival in Columbian ground squirrels. *J. Anim. Ecol.* **60**, 1077-1090.
- Festa-Bianchet, M., Urquhart, M. & Smith, K. G. 1994 Mountain goat recruitment: kid production and survival to breeding age. *Can. J. Zool.* **72**, 22-27.
- Francis, B., Green, M. & Payne, C. 1993 *The glim system, Release 4 manual*. Oxford, U. K.: Clarendon Press.
- Gaillard, J.-M., Andersen, R., Delorme, D. & Linnell, J. D. C. in press Family effects on growth and survival of juvenile roe deer. *Ecology*.
- Gaillard, J.-M., Pontier, D., Allainé, D., Lebreton, J.-D., Trouvilliez, J. & Clobert, J. 1989 An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos* **56**, 59-76.
- Girard, I., Gauthier, D. & Martinot, J.-P. In press Evolution démographique des populations de bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) présente dans le Parc National de la Vanoise ou réintroduites à partir de celui-ci. *Gibier et Faune Sauvage*.
- Guinness, F. E., Clutton-Brock, T. H. & Albon, S. D. 1978 Factors affecting calf mortality in red deer. *J. Anim. Ecol.* **47**, 812-832.
- Heard, D., Barry, S., Watts, G. & Child, K. 1997 Fertility of female moose (*Alces alces*) in relation to age and body composition. *Alces* **33**, 165-176.
- Hoefs, M. & Bayer, M. 1983 Demographic characteristics of an unhunted Dall sheep (*Ovis dalli*) population in southwest Yukon, Canada. *Can. J. Zool.* **61**, 1346-1357.
- Jorgenson, J. T., Festa-Bianchet, M., Lucherini, M. & Wishart, W. D. 1993 Effects of body size, population density and maternal characteristics on age of first reproduction in bighorn ewes. *Can. J. Zool.* **71**, 2509-2517.
- Kelsall, J. P., Telfer, E. S. & Kingsley, M. 1978 Relationship of bison weight to chest girth. *J. Wildl. Manage.* **42**, 659-661.
- Kirkpatrick, J. F., Mc Carthy, J. C., Gudermuth, D. F., Shideler, S. E. & Lasley, B. L. 1996 An assesment of the reproductive biology of Yellowstone bison (*Bison bison*) subpopulations using noncapture meyhods. *Can. J. Zool.* **74**, 8-14.
- Loison, A. 1995 Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois. Lyon, France : Université Claude-Bernard Lyon 1.
- Millsbaugh, J. J. & Brundige, G. C. 1996 Estimating elk weight from chest girth. *Wildlife Society Bulletin* **24**, 58-61.
- Murie, J. O. & Dobson, F. S. 1987 The costs of reproduction in female Columbian ground squirrels. *Oecologia* **73**, 1-6.
- Newton Turner, H. & Dolling, C. H. S. 1965 Vital statistics for an experimental flock of Merino sheep
II. The influence of age on reproductive performance. *Aust. J. Agric. Res.* **16**, 699-712.
- Oftedal, O. T. 1984 Body size and reproductive strategy as correlates of milk energy output in lacatting mammals. *Acta Zool. Fennica* **171**, 183-186.
- Partridge, L. & Sibly, R. 1991 Constraints in the evolution of life histories. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **332**, 3-13.
- Pontier, D., Gaillard, J.-M. & Allainé, D. 1993 Maternal investment per offspring and demographic tactics in placental mammals. *Oikos* **66**, 424-430.
- Reimers, E. 1983 Reproduction in wild reindeer in Norway. *Can. J. Zool.* **61**, 211-217.
- Reznick, D. 1985 Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* **44**, 257-267.
- Robbins, C. T. & Robbins, B. L. 1979 Fetal and neonatal growth patterns and maternal reproductive effort in ungulates and subungulates. *Am. Nat.* **114**, 101-116.

- Sadleir, R. M. F. S. 1969 *The Ecology of Reproduction in Wild and Domestic Animals*. London: Methuen.
- Sæther, B.-E. & Gordon, I. J. 1994 The adaptive significance of reproductive strategies in ungulates. *Proc. R. Soc. Lond. B* **256**, 263-268.
- Schaffer, W. M. 1974 Selection for optimal histories: the effects of age structure. *Ecology* **55**, 291-303.
- 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: Oxford University Press.
- Toïgo, C. 1998 Stratégies biodémographiques et sélection sexuelle chez le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*). Lyon, France: Université Claude Bernard, Lyon 1.
- Toïgo, C., Gaillard, J.-M. & Michallet, J. 1996 La taille des groupes: un bioindicateur de l'effectif des populations de bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*)? *Mammalia* **60**, 463-472.
- Van Vuren, D. & Bray, M. P. 1986 Population dynamics of bison in the Henry Mountains, Utah. *J. Mamm.* **67**, 503-511.
- Williamson, D. T. 1991 Condition, growth and reproduction in female red lechwe (*Kobus leche leche* Gray 1850). *Afr. J. Ecol.* **29**, 105-117.