

Facteurs écologiques déterminant la taille des groupes chez les chamois Alpins femelles, *Rupicapra rupicapra*

DE GRUYTER

Mammalia 2014; aop

Roberta Chirichella*, Andrea Mustoni and Marco Apollonio

Ecological drivers of group size in female Alpine chamois, *Rupicapra rupicapra*

Résumé

Chez les grands mammifères herbivores, l'augmentation de la taille des troupeaux réduit non seulement le risque de prédation, mais aussi l'apport énergétique. Par conséquent, on suppose souvent que la taille des groupes formés par les herbivores résulte d'un **compromis** entre le risque de prédation local et la disponibilité alimentaire. Nous avons étudié la taille des groupes de chamois Alpins (*Rupicapra rupicapra*) dans une zone de 3 660 ha (Alpes centrales-orientales, Italie) où étaient également présents des mouflons (*Ovis gmelinii*). Nous avons parcouru sept sentiers de randonnée (d'une longueur totale de 33,9 km) en haute altitude tous les 15 jours, de mai à octobre, entre 2007 et 2009, et avons localisé tous les groupes d'ongulés en liberté dans notre site d'étude. Nous avons analysé la variation de la taille des groupes de femelles avec leurs petits chez les chamois Alpins en fonction (i) de la disponibilité de la nourriture (estimée à l'aide de l'indice de végétation normalisé) ; (ii) la distance par rapport aux zones sûres ; (iii) la présence d'espèces concurrentes potentielles (c'est-à-dire le mouflon) ; et (iv) les variables environnementales (altitude, exposition de la pente). Nous avons constaté que la disponibilité du fourrage était l'un des facteurs les plus importants déterminant la taille des groupes. Les groupes les plus importants se trouvaient dans les prairies les plus productives, tandis que les groupes les plus petits se trouvaient dans les prairies de moindre qualité situées dans des zones abritées, ce qui indique que la taille des groupes de femelles peut être le résultat à la fois de la disponibilité des ressources et de la volonté d'éviter le risque de prédation. Il est intéressant de noter que la proximité d'un groupe de mouflons pouvait modifier la taille des groupes de femelles de chamois des Alpes, en particulier si le groupe de mouflons le plus proche était à la fois proche et comprenait un pourcentage plus élevé de béliers.

Mots clés : qualité du fourrage ; taille du groupe ; *Ovis gmelinii* ; *Rupicapra rupicapra* ; zone abritée.

INTRODUCTION

Il est souvent admis que les grands mammifères herbivores forment des groupes dont la taille est un compromis entre les avantages liés à la prévention de la prédation, c'est-à-dire les avantages procurés par la vigilance partagée et la dilution des risques (Dehn 1990, Hunter et Skinner 1998, Childress et Lung 2003, Manor et Saltz 2003) et les coûts de la compétition alimentaire (Jarman 1974, Kie 1999).

L'hypothèse des « nombreux yeux » (Pulliam 1973) et l'hypothèse de la « sécurité dans le nombre » (Cresswell 1994) partent du principe que la vigilance a pour fonction principale de détecter les prédateurs (Frid 1997, Beauchamp 2003, 2007), favorisant ainsi le regroupement en grands groupes. Cette dernière hypothèse est également soutenue par l'hypothèse du « comportement défensif du troupeau », selon laquelle toutes les femelles du troupeau se rassemblent étroitement autour des petits, les abritant sous leur ventre, comme cela a été observé chez *Ovis canadensis* Shaw, 1841 (Geist 1971), *Ovis gmelinii ophion* Blyth, 1841 (Hadjisterkotis 1990) et *Rupicapra rupicapra* Linnaeus, 1758 (Bertolino 2003). **À l'inverse**, comme l'ont rapporté Fritz et De Garine-Wichatitsky (1996) chez l'impala (*Aepyceros melampus* Lichtenstein, 1812), la **perception de la ressource** par les individus d'un groupe est fortement influencée par le nombre d'individus qui se nourrissent ensemble. Le compromis entre la disponibilité de la nourriture et la sécurité serait également influencé par la structure de l'habitat (Isvaran 2007) et pourrait finalement affecter les performances de la population (McNamara et Houston 1987). Il est donc important, dans le cadre des efforts de conservation, de comprendre les facteurs qui influencent l'activité de recherche de nourriture et les comportements liés à la sécurité. En particulier, il peut être utile d'identifier les processus qui peuvent façonner la variation de la taille des groupes, en analysant les coûts et les avantages de la vie en groupe dans différents contextes écologiques.

Chez les ongulés, la présence de groupes plus importants dans les prairies ouvertes a été largement documentée (Jarman 1974, Shankar Raman 1997, Isvaran 2007). Le choix de l'habitat doit garantir l'accès à une nourriture abondante et de bonne qualité (Zweifel-Schielly et al. 2008), en particulier pendant les mois précédant la saison restrictive et pendant la période de reproduction des femelles. Cette exigence est particulièrement vraie dans le cas des espèces vivant dans une zone montagneuse qui doivent faire face à des goulets d'étranglement nutritionnels, c'est-à-dire la saison hivernale, et dans lesquelles un retard dans la croissance des chevreaux pourrait affecter leur taux de survie pendant l'hiver suivant (Clutton-Brock et al. 1989), influençant en fin de compte les performances de la population (Gaillard et al. 1998, 2000, Raithel et al. 2007). **De plus, dans une zone montagneuse accidentée, le choix des sites de recherche de nourriture pourrait également être influencé, entre autres facteurs, par la structure de l'habitat, c'est-à-dire par les effets d'une amplitude thermique quotidienne plus importante favorisée par l'exposition et l'altitude** (Crête et Courtois 1997). Vivre dans de meilleurs sites peut contribuer à un développement précoce des jeunes et garantir un taux de survie plus élevé (par exemple, Gaillard et al. 1997).

Parmi les facteurs qui peuvent également modifier le comportement et la répartition spatiale des espèces indigènes figure l'introduction récente d'un concurrent potentiel, en particulier lorsque l'espèce non indigène est plus cornée et plus lourde que l'espèce indigène. **En effet**, le déplacement physique peut être un mécanisme central d'interaction, en particulier entre deux espèces dont l'utilisation de l'habitat se chevauche fortement (Latham et al. 1999) dans un environnement limité. **En effet**, alors que les espèces sympatriques indigènes présentent généralement de faibles degrés d'interaction en raison de la séparation des niches et du partage des ressources (Hartnett et al. 1997), l'introduction d'espèces non indigènes peut modifier radicalement la configuration antérieure de la communauté herbivore et entraîner une compétition (Chapman et al. 1993, Vázquez 2002).

Nous avons utilisé le chamois alpin (*Rupicapra rupicapra*) comme espèce modèle et avons étudié la taille de ses groupes dans une région montagneuse accidentée du centre-est des Alpes (Italie) où était également présent le mouflon non indigène (*Ovis gmelinii* Blyth, 1841). Nous avons notamment pris en compte les groupes de femelles avec leurs petits entre mai et octobre pendant la période d'étude. Il s'agit d'une période cruciale pour les chevreaux, qui doivent bénéficier d'un apport alimentaire abondant grâce à une meilleure qualité de lait et, plus tard, à un accès direct à des prairies de grande qualité. Dans le même temps, les nouveau-nés et les chevreaux sont vulnérables à la prédation par les aigles royaux (*Aquila chrysaetos*) (Glutz Von Blotzheim et al. 1971, Ferrario et al. 1985, Haller 1996). Nebel et al. (1996) ont observé que les chevreaux de chamois des Pyrénées (*Rupicapra pyrenaica* Bonaparte, 1845) représentaient plus de 80% de la biomasse des proies des aigles royaux pendant la saison de reproduction de ces prédateurs. Alors que les chamois adultes sont lourds et protégés par leurs cornes, les petits sont plus vulnérables à la prédation (Krämer 1969, Knaus et Schröder 1983, Haller 1996). Bertolino (2003) a rapporté avoir observé un comportement défensif du troupeau visant à empêcher un aigle royal de s'attaquer aux petits. De plus, Hamel et Côté (2009) ont rapporté pour les chèvres de montagne (*Oreamnos americanus* de Blainville, 1816) un comportement défensif maternel similaire et les réactions des petits face aux prédateurs aviaires sont également cohérentes avec la défense anti-prédatrice rapportée contre les prédateurs terrestres (par exemple, Lingle et al. 2005). Les prédateurs terrestres tels que les loups (*Canis lupus* Linnaeus, 1758), les lynx (*Lynx lynx* Linnaeus, 1758) et les ours bruns (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) peuvent également être efficaces, même si l'utilisation de zones rocheuses escarpées peut réduire leur impact sur la communauté des ongulés (voir par exemple Gazzola et al. 2005). Ces espèces ont disparu de nombreuses zones de l'aire de répartition de *Rupicapra* spp. Cependant, selon Byers (1997), les prédateurs autrefois présents peuvent être à l'origine des adaptations comportementales que les herbivores continuent d'afficher.

Nous avons analysé la variation de taille des groupes de femelles avec des petits chez les chamois Alpins, en relation avec les effets :

(I) de la qualité des prairies, (II) de la distance par rapport aux zones sûres, (III) de la présence de mouflons et (IV) de variables liées à l'environnement physique (altitude, exposition des pentes).

Plus précisément, l'objectif de cette étude était de tester les quatre hypothèses suivantes :

H₁ : Nous avons prédit que des groupes de femelles plus importants devraient être trouvés dans les prairies à plus forte productivité, montrant ainsi que la taille des groupes de femelles peut être le résultat de la disponibilité de la nourriture. Se nourrir dans les meilleurs sites de pâturage peut conduire à une consommation alimentaire élevée et à une croissance corporelle adéquate en été (Festa-Bianchet et Côté 2008).

H₂ : En fonction du risque de prédation, nous avons prédit que les grands groupes pourraient se tenir à une plus grande distance des zones de sécurité que les petits groupes, en particulier en présence de petits vulnérables (Festa-Bianchet 1988a).

H₃ : Étant donné que le mouflon peut interagir négativement avec le chamois indigène (Gonzalez 1984, 1986, Bertolino et al. 2009, Chirichella et al. 2013), nous nous attendions à ce que les chamois forment des groupes plus importants en présence de mouflons afin d'éviter d'être déplacés par ces derniers.

H₄ : Étant donné que les variables environnementales (c'est-à-dire l'altitude et l'exposition) pourraient avoir un impact sur les caractéristiques microclimatiques, compromettant la survie des jeunes ongulés dans les chaînes de montagnes en retardant leur croissance (Festa-Bianchet 1988b, Clutton-Brock et al. 1989, Festa-Bianchet et Jorgenson 1998, Grignolio et al. 2007), nous avons supposé que les chamois femelles préféreraient les zones facilitant la thermorégulation chez les chevreux, et avons prédit que la basse altitude et l'exposition sud devraient favoriser la formation de groupes plus importants.



Figure 1. Modèle numérique d'élévation de la zone d'étude de 3 660 ha et son emplacement (carré noir) dans la province de Trente (Alpes italiennes orientales, Italie). Les lignes noires et blanches représentent les sept sentiers de randonnée (33,9 km) qui ont été parcourus une fois tous les 15 jours de mai à octobre (2007-2009)

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

La présente étude a été menée dans une zone de 3 660 ha située dans le massif de la Presanella (46°14'N ; 10°45'E), dans le centre-est des Alpes, à Trente, en Italie (Figure 1). L'altitude de la zone variait entre 1 350 et 2 950 m (moyenne : 2 222 m). Les observations directes ont été effectuées au-dessus de la limite forestière (2 000 m d'altitude), où les prairies primaires étaient généralement composées de prairies de *Festuca scabriculum* et *Carex curvula* (Parc Adamello Brenta, données officielles). Ces zones étaient couramment utilisées de mai à octobre par les chamois Alpains (13,7 individus pour 100 ha ; chevreux + femelles adultes = 0,73) et les mouflons (introduits par les associations de chasseurs dans les années 1970, 2 individus pour 100 ha). Le cerf élaphe (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758) et le chevreuil (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758) étaient également abondants, bien qu'ils fréquentaient plus couramment les zones situées en dessous de la limite forestière. Pendant la période d'étude, aucun animal d'élevage ni chien en liberté n'était présent dans les lieux étudiés. Nous n'avons trouvé aucune preuve de prédation par le seul grand carnivore de la région, l'ours brun, tandis que l'aigle royal s'attaquait surtout aux chevreux et aux agneaux dans les premières semaines de leur vie. Le parc naturel Adamello Brenta (et ses environs) est occupé en permanence par des couples de cette espèce (Pedrini et al. 2005). Dans la chaîne Alpine, les nids d'aigles royaux se trouvent généralement juste en dessous de la limite supérieure de la ligne des arbres,

c'est-à-dire en dessous des principales zones de chasse (Haller 1996, Haller et Sack 1997), et les principaux habitats de recherche de nourriture comprennent les prairies alpines (Haller 1996).

Collecte et analyse des données

De mai à octobre 2007-2009, nous avons parcouru sept sentiers de randonnée (33,9 km, **Figure 1**) une fois tous les 15 jours. Les observations ont été effectuées pendant les 4 premières heures après le lever du soleil, lorsque l'activité des ongulés sauvages était la plus intense (Ced-erlund 1989, Green et Bear 1990, Aublet et al. 2009).

Au cours de chaque enquête, nous avons enregistré et cartographié tous les groupes d'ongulés en liberté à l'aide de jumelles 10×50, d'un télescope 60×, d'un appareil GPS, d'une boussole à main et d'un télémètre. Les individus de chaque groupe de chamois et de mouflons ont été classés par âge et par sexe, conformément aux études précédentes (pour les mouflons, voir Ciuti et al. 2008, Pipia et al. 2009 ; pour les chamois, voir Gerard et Richard-Hansen 1992, Herrero et al. 2002).

Nous avons examiné comment le nombre de femelles adultes par groupe était influencé par : **(I)** la qualité et la disponibilité du fourrage ; **(II)** la distance et le type de zones sûres ; **(III)** la présence de mouflons ; et **(IV)** les variables environnementales et saisonnières, l'altitude, l'exposition et le mois d'observation. Les variables suivantes ont été considérées comme des prédicteurs potentiels du nombre de femelles adultes par groupe pendant la période de mai à octobre :

(i) Qualité et disponibilité du fourrage

Nous avons utilisé l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI), une mesure satellitaire collectée par la National Aeronautics and Space Administration (Land Processes Distributed Active Archive Center, <https://Ipdaac.usgs.gov> ; United States Geological Survey-Earth Resources Observation and Science) comme indicateur de la qualité et de la quantité du fourrage (Reed et al. 1994, Griffith et al. 2002, Pettorelli et al. 2005) des prairies alpines utilisées par chaque groupe de chamois femelles. Nous avons pris en compte l'ensemble de données du spectroradiomètre imageur à résolution modérée (résolution de 250 m). Nous avons attribué la valeur NDVI de chaque parcelle évaluée contextuellement à chaque enquête (tous les 15 jours) au groupe qui s'y trouvait. Les prairies typiques couvrant le substrat siliceux à l'intérieur de la zone d'étude étaient homogènes et dominées par *Festuca scabriculum* et *Carex curvula* (Parc naturel Adamello Brenta, données officielles). Nous avons donc considéré une corrélation directe entre les valeurs NDVI et la productivité des prairies, c'est-à-dire des valeurs plus élevées avec une biomasse plus importante et des niveaux de chlorophylle plus élevés.

(ii) Distance et type de zones sûres

Nous avons calculé la distance logarithmique par rapport aux rochers les plus proches et à la limite des arbres, le périmètre/la superficie logarithmique des prairies et la pente du terrain (exprimée dans une fourchette de 0 à 90°, où 0° indique un terrain plat et 90° une paroi rocheuse) où le groupe de chamois a été observé afin de tester l'importance des zones sûres proches dans la détermination de la taille du groupe de chamois femelles. Nous avons également pris en compte le mois d'observation comme variable fixe afin de contrôler l'effet potentiel de la vulnérabilité des petits.

(iii) *Présence d'espèces non indigènes*

Nous avons calculé et associé à chaque groupe de chamois femelles la distance logarithmique et la taille logarithmique du groupe de mouflons le plus proche, ainsi que le pourcentage de bédons au sein de ce groupe.

(iv) *Autres variables environnementales*

Nous avons pris en compte l'altitude (en mètres au-dessus du niveau de la mer) et l'exposition du terrain où le groupe de chamois a été observé. L'exposition, initialement exprimée dans une plage de 0 à 360°, a été transformée en cosinus, prenant ainsi des valeurs comprises entre -1 (pentes exposées au sud) et 1 (pentes exposées au nord), puis transformée en sinus, prenant des valeurs comprises entre -1 (pentes exposées à l'ouest) et 1 (pentes orientées vers l'est).

Toutes les données spatiales ont été calculées à l'aide d'ArcGIS 9.3 (ESRI Inc. 1999-2008).

Nous avons construit une matrice de corrélation (coefficient de corrélation de Pearson, r_p) avec toutes les variables explicatives potentiellement capables de prédire la taille des groupes de chamois alpins femelles afin d'exclure les problèmes de colinéarité. Le coefficient de corrélation r_p n'a jamais été supérieur à 0,7 (Sokal et Rolf 1995). Nous avons ensuite analysé la variation du nombre logarithmique de femelles par groupe en ajustant un ensemble de modèles linéaires à effets mixtes (LME) à l'aide de la méthode du maximum de vraisemblance (ML). Le mois de collecte des données a été inclus dans les modèles en tant que facteur fixe, tandis que les autres variables prédictives (énumérées ci-dessus) ont été incluses en tant que covariables. Le sentier de randonnée (unité d'échantillonnage), parcouru une fois tous les 15 jours entre mai et octobre (de 2007 à 2009), a été ajusté comme facteur aléatoire afin d'éviter la pseudo-réplication des données (Machlis et al. 1985). Nous avons utilisé l'approche informationnelle basée sur le critère d'information d'Akaike (AIC ; Burnham et al. 2011, Symonds et Mousalli 2011) pour sélectionner le modèle le mieux adapté. Le modèle le plus complexe pris en compte comprenait tous les prédicteurs énumérés ci-dessus et leurs interactions bidirectionnelles possibles (nombre total de paramètres : 25). Les autres modèles pris en compte ont été dérivés de ce dernier par simplification. Nous avons estimé R^2 selon Magee (1990) pour décrire la manière dont les modèles s'ajustaient aux données observées comme suit : $R^2 = 1 - \exp(2/n (\log L_M - \log L_O))$, où n est le nombre d'observations, $\log L_M$ est la log-vraisemblance standard du modèle (qui inclut les effets fixes et aléatoires), et $\log L_O$ est la log-vraisemblance standard du modèle à interception seule.

Toutes les moyennes sont indiquées avec leurs erreurs types. Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide de R version 2.13.1 (R Development Core Team 2011).

RESULTATS

De mai à octobre, entre 2007 et 2009, nous avons observé un total de 1 002 groupes de chamois femelles. Le nombre de femelles adultes au sein de chaque groupe variait de 1 à 25 (moyenne $\pm$ SE : 5,86 $\pm$ 0,11), sans variation significative de la taille moyenne des groupes entre les mois lorsque ce dernier facteur a été testé seul ($F_{5,996} = 0,615$, $p = 0,688$).

Le **Tableau 1** présente les 10 meilleurs modèles LME prédisant le nombre logarithmique de femelles adultes par groupe. Nous avons effectué des estimations de paramètres uniquement pour le modèle présentant la valeur AIC la plus faible (AIC=789,82, $R^2 = 0,42$; **Tableau 1**). Le modèle LME le plus parcimonieux comprenait des variables telles que la qualité et la disponibilité du fourrage (NDVI), la distance et le type de zones sûres, ainsi que la présence de groupes de mouflons. Le modèle ne comprenait qu'une seule interaction bidirectionnelle (log-distance par rapport au groupe de mouflons le plus proche x pourcentage de mâles dans le groupe de mouflons le plus proche, **Tableau 1**). Ni l'altitude et l'orientation du terrain où le groupe de chamois a été observé, ni le mois d'observation n'ont eu d'incidence sur le nombre de femelles adultes par groupe (**Tableau 1**).

Tableau 1. Les 10 meilleurs modèles linéaires à effets mixtes expliquant la variation du nombre (transformé en logarithme) de chamois alpins femelles adultes par groupe

Forage quality and availability NDVI		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Safety areas	log-Distance from rocks	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	log-Distance from tree line	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	Slope	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	log-Perimeter/area of meadows	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	log-Distance from rocks x log-Distance from tree line	x	x	x							
	log-Distance from rocks x log-Perimeter/area of meadows		x								
	log-Distance from tree line x log-Perimeter/area of meadows	x									
Presence of mouflon	Month of observation	x	x	x	x	x	x	x			
	log-Distance from mouflon	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	log-Mouflon group size	x	x	x	x	x	x	x		x	
	Males within mouflon group (%)	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	log-Distance from mouflon x log-Mouflon group size		x		x						
	log-Distance from mouflon x Males within mouflon group (%)	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	log-Mouflon group size x Males within mouflon group (%)	x	x	x	x	x	x				
Environmental variables	Elevation	x	x	x	x	x		x			
	cos-Aspect (N-S)	x	x	x	x	x	x				
	sin-Aspect (E-O)	x	x	x							
AIC		804.180	803.591	803.416	800.036	799.458	798.494	798.478	797.372	796.526	789.823
Δ AIC		14.357	13.768	13.539	10.213	9.635	8.671	8.655	7.549	6.703	0

Each column represents a single model. [x]=terms included in a model, AIC=Akaike information criterion value; Δ AIC=difference in the AIC value between a given model and the most parsimonious model (i.e., lowest AIC). See the text for details on model selection and on explanatory variables.

Les groupes de chamois femelles étaient plus importants lorsque la qualité et la quantité de fourrage étaient supérieures (corrélations de Pearson avec le logarithme du nombre de femelles adultes au sein de chaque groupe : $r_p = 0,547$, $p < 0,001$; $n = 1002$). En ce qui concerne les variables liées à la distance et au type de zones sûres, les groupes de chamois femelles plus petits étaient situés sur des pentes plus raides, plus près des rochers et de la limite des arbres, et paissaient dans des prairies de forme irrégulière, c'est-à-dire avec un rapport plus élevé entre le périmètre et la superficie (**Tableau 2**). La présence de groupes de mouflons s'est également avérée avoir une incidence sur la taille des groupes de chamois femelles : plus le groupe de mouflons était proche, plus la taille du groupe de chamois femelles était importante ; de même, plus le pourcentage de bédiers dans le groupe de mouflons le plus proche était élevé, plus la taille du groupe de chamois femelles était importante (**Tableau 2**). Enfin, la taille des groupes de chamois femelles était influencée par l'interaction de ces deux variables : un groupe de chamois femelles d'une taille donnée se tenait à une plus grande distance du groupe de mouflons le plus proche lorsque des bédiers étaient présents, et cette distance était proportionnelle au pourcentage de bédiers (**Tableau 2**).

Tableau 2. Estimations des paramètres (β), erreurs types (SE) et intervalles de confiance (IC) à 95% du meilleur modèle (AIC = 789,823 ; $R^2 = 0,42$; voir **Tableau 1**) expliquant la variation du nombre (transformé en logarithme) de chamois alpins femelles adultes par groupe

Parameter	β	SE	CIs	
			Lower	Upper
Intercept	0.420	0.171	0.085	0.755
NDVI	0.728	0.043	0.644	0.812
log-Distance from rocks	0.233	0.010	0.213	0.253
log-Distance from tree line	0.060	0.010	0.040	0.080
Slope	-0.005	0.001	-0.007	-0.003
log-Perimeter/area of meadows	-0.113	0.017	-0.146	-0.080
log-Distance from mouflon	-0.174	0.024	-0.221	-0.127
Males within mouflon group (%)	0.240	0.054	0.134	0.346
log-Distance from mouflon×Males within mouflon group (%)	-1.030	0.263	-1.545	-0.515

DISCUSSION

La taille du groupe de femelles avec des petits s'est avérée stable tout au long des périodes de naissance, d'allaitement et de sevrage.

Cette constatation pourrait être liée (i) à la vulnérabilité des petits pendant toute la période de surveillance (de mai à octobre) ; (ii) au comportement social des femelles qui se regroupent lorsqu'elles atteignent les zones situées au-dessus de la limite forestière (c'est-à-dire nos zones de surveillance après la période de mise bas (Krämer 1969) ; et (iii) à la fin de la collecte des données, fixée avant la période du rut, qui a lieu en novembre (Schröder 1971). **En effet**, tant chez le chamois des Alpes que chez celui des Pyrénées, la mère et le petit restent très proches l'un de l'autre pendant les six premiers mois de la vie du petit, c'est-à-dire bien au-delà de la fin de la lactation, à la fin du mois d'août (Richard-Hansen et Campan 1992, Ruckstuhl et Ingold 1999).

Notre étude montre que la taille des groupes de femelles chez les chamois Alpains était fortement influencée par la **productivité** des prairies. Nous avons observé des groupes plus importants dans les prairies où la qualité et la disponibilité du fourrage étaient meilleures. **En revanche**, les groupes de femelles plus petits se trouvaient dans des prairies de moindre qualité, mais plus proches de zones sûres, c'est-à-dire plus proches des rochers et de la limite forestière, qui constituent des refuges typiques pour les chamois alpins (Bögel et Härer 2002). **De plus**, la pente du terrain et la forme irrégulière des prairies ont eu un effet négatif sur la taille des groupes. Les chamois ont tiré parti des terrains plus escarpés, qui peuvent être considérés comme plus sûrs que les terrains plus plats (Grignolio et al. 2007). **De plus**, les voies d'évasion potentielles sont plus nombreuses dans les zones de forme irrégulière où le centre de la prairie est plus proche d'une zone sûre. **En conséquence**, la taille des groupes de femelles semble être une réponse à la disponibilité de la nourriture, c'est-à-dire que les meilleurs sites de pâturage attirent un plus grand nombre de femelles, et/ou à l'effet de compétition interne (c'est-à-dire que les meilleurs sites de pâturage supportent un plus grand nombre de femelles), ainsi qu'au risque de prédation.

Nos conclusions concordent avec celles d'autres auteurs. Molvar et Bowyer (1994) ont rapporté que la taille des groupes d'élans d'Alaska (*Alces alces gigas* Linnaeus, 1758) augmente avec la distance à parcourir. **De plus**, Festa-Bianchet et Côté (2008) ont rapporté que dans les zones où les chèvres de montagne utilisent davantage les falaises escarpées, elles devraient former des groupes beaucoup plus petits que ceux observés dans la toundra ouverte de Caw Ridge (au nord-ouest de Grande Cache, en Alberta), en raison d'une combinaison de zones de pâturage plus petites et d'un risque de prédation plus faible. Il convient toutefois de noter

que les résultats rapportés par ces auteurs et ceux obtenus dans la présente étude pourraient également être une simple conséquence de l'instabilité et de la mobilité des groupes. Chez de nombreuses espèces de ruminants, y compris le chamois (Pépin et Gerard 2008), les groupes sont des entités mobiles qui fusionnent et se séparent souvent. Selon Barrette (1991) et Gerard et al. (2002), cette instabilité rend la taille moyenne des groupes sensible à toute augmentation de la densité de population locale et/ou de la distance à laquelle les individus peuvent se voir, car l'augmentation de ces paramètres augmente la probabilité de fusion des groupes. À cet égard, la mobilité des groupes pourrait en outre entraîner des gradients de taille moyenne des groupes entre les prairies ouvertes où la visibilité est élevée et les forêts ou les zones rocheuses où la visibilité est réduite.

La concurrence pour l'espace et la nourriture entre concurrents potentiels peut avoir un impact négatif sur la dynamique à long terme des populations d'espèces indigènes (Forsyth et Hickling 1998, Forsyth 2000, Mishra et al. 2004), en particulier dans les zones montagneuses où les ongulés sont confrontés à des goulots d'étranglement nutritionnels saisonniers. Un chevauchement remarquable a été signalé dans les Alpes entre les régimes alimentaires du chamois et du mouflon, les deux espèces étant principalement herbivores pendant la saison de croissance (Bertolino et al. 2009 ; voir également García-González et Cuartas 1996 pour le chamois des Pyrénées). **De plus**, comme l'ont rapporté Gonzalez (1984, 1986) dans les Pyrénées et Chirichella et al. (2013) dans un massif montagneux adjacent à la zone d'étude actuelle, les mouflons ont tendance à modifier la répartition spatiale des chamois. Il n'y a aucune preuve d'agression directe ou de chasse des chamois par les mouflons, mais le déplacement spatial des premiers par les seconds est clairement avéré. Dans la présente étude, la taille des groupes de chamois femelles a été influencée positivement par la présence de mouflons : plus le groupe de mouflons le plus proche était proche, plus la taille du groupe de chamois femelles était importante. **De plus**, la présence de mouflons mâles semblait inciter les chamois à former des groupes plus importants, peut-être parce que les mâles sont plus lourds et ont des cornes plus imposantes que les chamois (Pérez-Barbería et al. 1996, LeBlanc et al. 2001). **En conséquence**, l'hypothèse H₃ semble être correcte : les groupes de chamois Alpains femelles peuvent se regrouper pour éviter le déplacement spatial par les mouflons, en particulier par les mâles. **Cependant**, suivant les arguments mécanistes de Barrette (1991) et Gerard et al. (2002), on pourrait également soutenir que les groupes de chamois plus importants sont une simple conséquence du déplacement par les mouflons, à condition que le déplacement d'un groupe de chamois le fasse souvent rencontrer un autre groupe de chamois.

Enfin, nos résultats montrent que la taille des groupes de chamois femelles n'était pas influencée par des variables environnementales telles que l'altitude et l'aspect du terrain où les groupes de chamois ont été observés. Ce résultat suggère que, contrairement à ce que Pépin et Gerard (2008) ont constaté chez les chamois des Pyrénées, les chamois femelles des Alpes ne sont pas particulièrement attirées par les endroits plus chauds pendant la saison de croissance.

Notre étude a montré comment la taille des groupes de cette espèce herbivore peut être modifiée par différents processus écologiques. La prise en compte et la surveillance de ces processus pendant une période cruciale pour les petits devraient permettre de mieux comprendre et prévoir le recrutement annuel de la population, un enjeu important pour la

conservation d'un ongulé indigène exposé aux interventions humaines (principalement la chasse) et à des pénuries alimentaires saisonnières.

References

- Aublet, J.F., M. Festa-Bianchet, D. Bergeron and B. Bassano. 2009. Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia* 159: 237–247.
- Barrette, C. 1991. The size of axis deer fluid groups in Wilpattu National Park, Sri Lanka. *Mammalia* 55: 207–220.
- 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.
- Cresswell, W. 1994. Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Anim. Behav.* 47: 433–442.
- Crête, M. and R. Courtois. 1997. Limiting factors might obscure population regulation of moose (*Cervidae: Alces alces*) in unproductive boreal forests. *J. Zool.* 242: 765–781.
- Dehn, M.M. 1990. Vigilance for predator: detection and dilution effects. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26: 337–342.
- Ferrario, G., G. Scherini, G. Tosi and S. Toso. 1985. Distribuzione, consistenza e abitudini alimentari dell'Aquila reale (*Aquila chrysaetos*) nelle Alpi Centrali. In: (M. Fasola, ed.) Atti III Convegno di Ornitologia. Salice Terme, Pavia, Italy. pp. 263–264.
- Festa-Bianchet, M. 1988a. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia* 75: 580–586.
- Festa-Bianchet, M. 1988b. Nursing behaviour of bighorn sheep: correlates of ewe age, parasitism, lamb age, birthdate and sex. *Anim. Behav.* 36: 1445–1454.
- Festa-Bianchet, M. and S. Côté. 2008. Mountain goats: ecology, behavior, and conservation of an Alpine ungulate. Island Press, Washington, DC, USA. pp. 265.
- Beauchamp, G. 2003. Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behav. Process.* 63: 111–121.
- Beauchamp, G. 2007. Vigilance in a selfish herd. *Anim. Behav.* 73: 445–451.
- Bertolino, S. 2003. Herd defensive behaviour of chamois, *Rupicapra rupicapra*, in response to predation on the young by a golden eagle, *Aquila chrysaetos*. *Z. Jagdwiss.* 49: 233–236.
- Bertolino, S., N.C. Montezemolo and B. Bassano. 2009. Food-niche relationships within a guild of alpine ungulates including an introduced species. *J. Zool.* 277: 63–69.
- Bögel, R. and G. Härer. 2002. Reactions of chamois to human disturbance in Berchtesgaden National Park. *Pirineos* 157: 65–80.
- Burnham, K.P., D.R. Anderson and K.P. Huyvaert. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioural ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65: 23–35.
- Byers, J.A. 1997. American pronghorn. Social adaptations and the ghosts of predators past. University of Chicago Press, Chicago IL. pp. 318.
- Cederlund, G. 1989. Activity patterns in moose and roe deer in a north boreal forest. *Ecography* 12: 39–45.
- Chapman, N.G., K. Claydon, M. Claydon, P.G. Forde and S. Harris. 1993. Sympatric populations of muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*): a comparative analysis of their ranging behaviour, social organization and activity. *J. Zool.* 229: 623–640.
- Childress, M.J. and M.A. Lung. 2003. Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics? *Anim. Behav.* 66: 389–398.
- Chirichella, R., S. Ciuti and M. Apollonio. 2013. Effects of livestock and non-native mouflon on use of high-elevation pastures by Alpine chamois. *Mammal. Biol.* 78: 344–350.
- Ciuti, S., A. Pipia, F. Ghiandai, S. Grignolio and M. Apollonio. 2008. The key role of lamb presence in affecting flight response in Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behav. Process.* 77: 408–412.

- Festa-Bianchet, M. and J.T. Jorgenson. 1998. Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behav. Ecol.* 9: 144–150.
- Forsyth, D.M. 2000. Habitat selection and coexistence of the Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) and Himalayan thar (*Hemitragus jemlahicus*) in the eastern Southern Alps, New Zealand. *J. Zool.* 252: 215–225.
- Forsyth, D.M. and G.J. Hickling. 1998. Increasing Himalayan thar and decreasing chamois densities in the eastern Southern Alps, New Zealand: evidence for interspecific competition. *Oecologia* 113: 377–382.
- Frid, A. 1997. Vigilance by female Dall's sheep: interactions between predation risk factors. *Anim. Behav.* 53: 799–808.
- Fritz, H. and M. De Garine-Wichatitsky. 1996. Foraging in a social antelope: effects of group size on foraging choices and resource perception in impala. *J. Anim. Ecol.* 65: 736–742.
- Gaillard, J.M., J.M. Boutin, D. Delorme, G. Van Laere, P. Duncan and J.D. Lebreton. 1997. Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia* 112: 502–513.
- Gaillard, J.M., M. Festa-Bianchet and N.G. Yoccoz. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol. Evol.* 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. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 367–393.
- García-González, G. and P. Cuartas. 1996. Trophic utilization of a montane/subalpine forest by chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the central Pyrenees. *For. Ecol. Manage.* 88: 15–23.
- Gazzola, A., I. Bertelli, E. Avanzinelli, A. Tolosano, P. Bertotto and M. Apollonio. 2005. Predation by wolves (*Canis lupus*) on wild and domestic ungulates of the western Alps, Italy. *J. Zool.* 266: 205–213.
- Geist, V. 1971. Mountain sheep. University of Chicago Press, Chicago, IL. pp. 381.
- Gerard, J.F. and C. Richard-Hansen. 1992. Social affinities as the basis of the social organization of a Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behav. Process.* 28: 111–122.
- Gerard, J.F., E. Bideau, M.L. Maublanc, P. Loisel and C. Marchal. 2002. Herd size in large herbivores: encoded in the individual or emergent? *Biol. Bull.* 202: 275–282.
- Glutz Von Blotzheim, U.N., K.M. Bauer and E. Bezzel. 1971. Handbuch der Vögel Mitteleuropas IV. Falconiformes. Akademische Verlagsgesellschaft. Frankfurt am Main, Germany. pp. 943.
- Gonzalez, G. 1984. Écoéthologie du mouflon et de l'isard dans le Massif du Carlit (Pyrénées-Orientales). Thèse Doctorat Université Paul Sabatier, Toulouse, France. pp. 313.
- Gonzalez, G. 1986. Compétition interspécifique chez les ongulés sauvages: l'isard et le mouflon dans le massif du Carlit (Pyrénées-Orientales). *Bull. Mens. Off. Natl. Chasse* 100: 35–39.
- Green, R.A. and G.D. Bear. 1990. Seasonal cycles and daily activity patterns of Rocky Mountain elk. *J. Wildl. Manage.* 54: 272–279.
- Griffith, B., D.C. Douglas, N.E. Walsh, D.D. Yound, T.R. McCabe, D.E. Russell, R.G. White, R.D. Cameron and K.R. Whitten. 2002. The Porcupine caribou herd. In: (D.C. Douglas, P.E. Reynolds and B. Rhode, eds.) Arctic refuge coastal plain terrestrial wildlife research summaries. US Geological Survey, Biological Resources Division, Biological Science Report USGS/BRD/BSR-2002-0001. pp. 8–37.
- Grignolio, S., I. Rossi, E. Bertolotto, B. Bassano and M. Apollonio. 2007. Influence of the kid on space use and habitat selection of female Alpine ibex. *J. Wildl. Manage.* 71: 713–719.
- Hadjisterkotis, E. 1990. The breeding ecology of Cyprus mouflon (*Ovis gmelini ophion*). Officer of the Game and Fauna Service. Ministry of Interior, Nicosia, Cyprus. pp. 18–19.
- Haller, H. 1996. Der Steinadler in Graubünden. Langfristige Untersuchungen zur Populationsökologie von *Aquila chrysaetos* im Zentrum der Alpen. *Orn. Beob. Beiheft.* 9: 1–167.
- Haller, H. and P. Sackl. 1997. Golden eagle *Aquila chrysaetos*. In: (W.J.M. Hagemeijer and M.J. Blair, eds.) The EBCC Atlas of European breeding birds, their distribution and abundance. Poyser, London, UK. pp. 170–171.
- Hamel, S. and S.D. Côté. 2009. Maternal defensive behaviour of mountain goats against predation by golden eagles. *West. N. Am. Nat.* 69: 115–118.
- Hartnett, D.C., A.A. Steuter and K.R. Hickman. 1997. Comparative ecology of native and introduced ungulates. In: (F.L. Knopf and F.B. Samson, eds.) Ecology and conservation of great plains vertebrates. Springer, Berlin-Heidelberg-New York, Germany-NY. pp. 72–101.
- Herrero, J., I. Garin, R. Garcia-González and A. Aldezabal. 2002. Grouping patterns in a forest dwelling population of Pyrenean chamois. *Pirineos* 157: 89–101.
- Hunter, L.T.B. and J.D. Skinner. 1998. Vigilance behaviour in Africa ungulates: the role of predation pressure. *Behaviour* 135: 195–211.
- Isvaran, K. 2007. Intraspecific variation in group size in the black-buck antelope: the roles of habitat structure and forage at different spatial scales. *Oecologia* 154: 435–444.
- Jarman, P.J. 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48: 215–267.
- Kie, J.G. 1999. Optimal foraging and risk of predation: effects on behaviour and social structure in ungulates. *J. Mammal.* 80: 1114–1129.
- Knaus, W. and W. Schröder. 1983. Das Gamswind. Paul Parey, Berlin, Germany. pp. 232.
- Krämer, A. 1969. Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gemse-population der Alpen. *Z. Tierpsychol.* 26: 889–964.
- Latham, J., B.W. Staines and M.L. Gorman. 1999. Comparative feeding ecology of red (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in Scottish plantation forests. *J. Zool.* 247: 409–418.
- LeBlanc, M., M. Festa-Bianchet and J.T. Jorgenson. 2001. Sexual size dimorphism in bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of population density. *Can. J. Zool.* 79: 1661–1670.
- Lingle, S., S.M. Pellis and W.F. Wilson. 2005. Interspecific variation in antipredator behaviour leads to differential vulnerability of mule deer and white-tailed deer fawns early in life. *J. Anim. Ecol.* 74: 1140–1149.
- Machlis, L., P.W.D. Dodd and J.C. Fentress. 1985. The pooling fallacy: problems arising when individuals contribute more than one observation to the data set. *Z. Tierpsychol.* 68: 201–214.
- Magee, L. 1990. R² measures based on Wald and likelihood ratio joint significance tests. *Am. Stat.* 44: 250–253.
- Manor, R. and D. Saltz. 2003. Impact of human nuisance disturbance on vigilance and group size of a social ungulate. *Ecol. Appl.* 13: 1830–1834.

- McNamara, J.M. and A.I. Houston. 1987. Starvation and predation as factors limiting population-size. *Ecology* 68: 1515–1519.
- Mishra, C., S.E. Wieren, P. Ketner, I.M.A. Heitkönig and H.H.T. Prins. 2004. Competition between domestic livestock and wild bharal *Pseudois nayaur* in the Indian Trans Himalaya. *J. Appl. Ecol.* 41: 344–454.
- Molvar, E.M. and R.T. Bowyer. 1994. Costs and benefits of group living in a recently social ungulate: the Alaskan moose. *J. Mammal.* 75: 621–630.
- Nebel, D., A. Duquesne and J. Geoffroy. 1996. L'Aigle royal *Aquila chrysaetos* dans la Réserve Domaniale du Mont Vallier (Ariège) 1987-1995. *Alauda* 64: 179–186.
- Pedrin, P., M. Caldonazzi and S. Zanghellini. 2005. Atlante degli Uccelli nidificanti e svernanti in provincia di Trento. Museo Tridentino di Scienze Naturali, Trento. Studi Trentini di Scienze Naturali. *Acta Biol.* 80: 154–157.
- Pépin, D. and J.F. Gerard. 2008. Group dynamics and local population density dependence of group size in the Pyrenean chamois, *Rupicapra pyrenaica*. *Anim. Behav.* 75: 361–369.
- Pérez-Barbería, F.J., L. Robles and C. Nores. 1996. Horn growth pattern in Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*: Influence of sex, location and phenology. *Acta Theriol.* 41: 83–92.
- Pettorelli, N., J.O. Vik, A. Mysterud, J.M. Gaillard, C.J. Tucker and N.C. Stenseth. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends Ecol. Evol.* 20: 503–510.
- Pipia, A., S. Ciuti, S. Grignolio, S. Luchetti, R. Madau and M. Apollonio. 2009. Effect of predation risk on grouping pattern and whistling behaviour in a wild mouflon *Ovis aries* population. *Acta Theriol.* 54: 77–86.
- Pulliam, H.R. 1973. On the advantages of flocking. *J. Theor. Biol.* 38: 419–422.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org/>.
- Raithel, J.D., M.J. Kauffman and D.H. Pletscher. 2007. Impact of spatial and temporal variation in calf survival on the growth of elk populations. *J. Wildl. Manage.* 71: 795–803.
- Reed, B.C., J.F. Brown, D. VanderZee, T.R. Loveland, J.W. Merchant and D.O. Ohlen 1994. Measuring phenological variability from satellite imagery. *J. Veg. Sci.* 5: 703–714.
- Richard-Hansen, C. and R. Campan. 1992. Social environment of isard kids, *Rupicapra pyrenaica p.*, during their ontogeny. *Z. Säugetierk.* 57: 351–363.
- Ruckstuhl, K.E. and P. Ingold. 1999. Aspects of mother-kid behaviour in Alpine chamois, *Rupicapra rupicapra*. *Z. Säugetierk.* 64: 76–84.
- Schröder, W. 1971. Untersuchungen zur Ökologie des Gamswildes (*Rupicapra rupicapra*) in einem Vorkommen des Alpen. *Z. Jagdwiss.* 17: 114–232.
- Shankar Raman, T.R. 1997. Factors influencing seasonal and monthly changes in the group size of chital or axis deer in southern India. *J. Biosci.* 22: 203–218.
- Sokal R.R. and F.J. Rohlf. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research, 3rd ed. Freeman, New York, NY. pp. 887.
- Symonds, M.R.E. and A. Mousalli. 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65: 13–21.
- Vázquez, D.P. 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperated forest. *Biol. Invasions* 4: 175–191.
- Zweifel-Schielly, B., M. Kreurer, K.C. Ewald and W. Suter. 2008. Habitat selection by an Alpine ungulate: the significance of forage characteristics varies with scale and season. *Ecography* 32: 103–113.