Modèles d'installation spécifiques à l'âge et au sexe des petits de chamois (*Rupicapra rupicapra*)

NOTE / NOTE

Age- and sex-specific settlement patterns of chamois (*Rupicapra rupicapra*) offspring

A. Loison, G. Darmon, S. Cassar, J.-M. Jullien, and D. Maillard

Received 18 September 2007. Accepted 4 March 2008. Published on the NRC Research Press Web site at cjz.nrc.ca on 16 May 2008.

A. Loison,[1,2] G. Darmon, and S. Cassar. Université de Lyon, université Lyon 1, Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Unité Mixte de Recherche (UMR) 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, 43 boulevard du 11 novembre 1918, Villeurbanne F-69622, France.
J. Jullien and D. Maillard. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS), Centre National d'Etude et de Recherche Appliquée (CNERA) Faune de Montagne, 95 rue Pierre Flourens, BP74267, 34098 Montpellier CEDEX 05, France.

[1]Corresponding author (e-mail: anne.loison@univ-savoie.fr).
[2]Present address: Université de Savoie, CNRS–UMR 5553 Laboratoire d'Ecologie Alpine, 73376 Le Bourget du Lac, France.

Can. J. Zool. 86: 588–593 (2008) doi:10.1139/Z08-031

Résumé

Les structures sociales, spatiales et génétiques des populations dépendent du lieu où les rejetons vont s'installer et se reproduire par rapport au domaine vital de leur parents. **Cependant**, les patrons d'installation dans les populations sauvages de grands mammifères sont souvent peu décrits car il est difficile de suivre les couples mères-jeunes sur une période longue. Ici, nous avons étudié les patrons d'installation chez le chamois (*Rupicapra rupicapra* (L., 1758)) en fonction de leur sexe chez 31 couples mères-jeunes. Nous avons calculé la distance entre le centre du domaine vital de la mère et le centre de celui de son jeune et testé si la distance différait quand le jeune était immature (jeune de 1 an) et avait atteint la maturité sexuelle (>2 ans). Nous n'avons pas trouvé d'effet du sexe sur la distance entre les centres des domaines de la mère et du jeune pour les jeunes immatures. **Cependant**, les fils adultes sont partis s'installer plus loin de leur mère que les filles adultes. La distance à laquelle une fille s'installe par rapport au domaine vital de sa mère semble déterminée avant l'âge de 2 ans. **Au contraire**, la distance entre les centres des localisations des mâles de 1 an et le centre des localisations de la mère ne permet pas de prédire la distance d'installation du fils lorsqu'il est adulte. Nous discutons de l'implication de ces patrons dans l'émergence des structures sociales femelles et des structures spatiale et génétique des populations.

INTRODUCTION

Les petits des mammifères sont obligés de rester près de leur mère jusqu'à la fin de la période d'allaitement, et souvent plus longtemps, car les soins parentaux s'étendent généralement au-delà de l'allaitement (Clutton-Brock 1991). **Cependant**, lorsque les petits grandissent, l'intensité des conflits entre parents et petits augmente en raison de la concurrence pour la nourriture et la reproduction, ou de la présence de nouveaux frères et sœurs (mais pour les mammifères coopératifs, voir Solomon et French 1997). Les petits sont alors confrontés au choix de rester près de leur lieu de naissance (philopatrie) ou de partir (dispersion). L'équilibre

entre les coûts et les avantages des tactiques de philopatrie et de dispersion peut être influencé par le système d'accouplement, le sexe ou la structure sociale, le contexte méta-populationnel ou la densité de la population locale, ainsi que par un large éventail de caractéristiques individuelles telles que la condition physique ou le phénotype (Greenwood 1980, Matthysen 2005). Chez les espèces polygames où les mères investissent beaucoup dans leur progéniture, les femelles sont généralement plus philopatriques que les mâles, un phénomène qui s'explique normalement par trois hypothèses non exclusives : (**1**) l'hypothèse de la compétition pour les ressources, selon laquelle les femelles devraient être plus philopatriques en raison des coûts plus élevés de la dispersion pour les femelles par rapport aux mâles (Greenwood 1980) ; (**2**) l'hypothèse de la compétition locale pour les partenaires, selon laquelle les mâles devraient se disperser davantage que les femelles en raison de la forte compétition entre mâles pour l'accès aux femelles (Johnson et Gaines 1990) ; et (**3**) l'hypothèse de l'évitement de la consanguinité, qui conduirait le sexe présentant la plus grande variance dans le succès reproductif à se disperser, c'est-à-dire les mâles dans les espèces polygames (Moore et Ali 1984 ; Pusey 1987). La philopatrie des femelles peut conduire à des **structures matrilinéaires**, dans lesquelles les femelles restent au sein du groupe social ou de la sous-population de leur mère (cerf élaphe (*Cervus elaphus* L., 1758) : Albon et al. 1992 ; Conradt et al. 1999 ; mouton Say (*Ovis aries* L., 1758) : Coulson et al. 1999 ; mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis* Shaw, 1804) : Festa-Bianchet 1986 ; cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780)) : Nelson et Mech 1987). L'étude des schémas de peuplement spécifiques au sexe constitue donc une étape importante vers la compréhension des structures sociales, spatiales et génétiques d'une population.

Des méthodes indirectes basées sur la génétique ont permis d'étudier la structure spatiale génétique et les conséquences d'une dispersion effective (par exemple, Coltman et al. 2003). **Cependant**, des observations directes du comportement spatial et social sont nécessaires pour déterminer le moment de la dispersion et les conséquences à petite échelle de la philopatrie sur les structures sociales et les densités locales (Byers 1997 ; Coulson et al. 1999), ainsi que pour améliorer notre compréhension du processus de dispersion, qui est souvent complexe et long. Il existe toutefois peu d'études observationnelles sur les grands mammifères dans la littérature en raison de la rareté des populations sauvages dont le lieu de naissance des individus et les liens de parenté sont connus (mais voir Festa-Bianchet 1986, 1991 ; Byers 1997 ; Coulson et al. 1999 ; Clutton-Brock et Pemberton 2004). Nous avons cherché à déterminer si les petits mâles et femelles s'installent près de leur mère dans une population de chamois (*Rupicapra rupicapra* (L., 1758)) en suivant des paires mère-petit marquées individuellement. Nous nous sommes intéressés au moment des déplacements et aux distances entre le centre d'activité des mères et celui des petits en fonction du sexe. Dans une espèce dimorphe et polygyne telle que le chamois (Loison et al. 1999*b*), nous nous attendions à ce que les fils s'installent plus loin de leur mère que les filles, conformément aux hypothèses d'évitement de la consanguinité ou de compétition locale pour les mâles (Johnson et Gaines 1990).

Cependant, la plus grande distance entre les centres d'activité des mères et ceux de leurs petits ne devrait être apparente que lorsque les mâles sont matures (Dobson 1982). Si la dispersion est causée par la compétition pour les ressources, nous devrions nous attendre soit à l'absence de différence entre les sexes dans les schémas d'établissement, soit à une plus grande distance entre les mères et les petits du sexe le plus susceptible de rivaliser pour les

ressources. Dans le cas des chamois, il s'agirait des femelles, qui vivent dans des groupes sociaux labiles (Boschi et Nievergelt 2003 ; Crampe et al. 2007). Après avoir testé les effets de l'âge et du sexe sur la distance à laquelle les petits s'installent par rapport à leurs mères, nous discutons des conséquences à petite échelle de la philopatrie par rapport à la dispersion en termes de sous-population et de structure spatiale du groupe.

MATERIEL et METHODES

Site d'étude

Le site d'étude était la Réserve nationale de chasse (RNC) - Les Bauges, dans le nord des Alpes (45°40'N, 6°13'E), en France. La RNC - Les Bauges s'étend sur 5 205 ha et fait partie d'un massif pré-alpin typique couvrant une superficie totale de 15 600 ha, séparé des autres massifs montagneux par de grandes vallées et le lac d'Annecy. La RNC - Les Bauges s'articule autour de sommets principaux séparés par des vallées escarpées (Fig. 1) et constitue une unité géographique isolée. Les altitudes varient entre 700 et 2 200 m, avec environ 2% au-dessus de 2 000 m. La moitié de la zone est couverte de forêts. La limite forestière se situe à environ 1 500 m. La population comptait au moins 1 250 chamois alpins (Houssin et al. 1994 ; Loison et al. 2006).

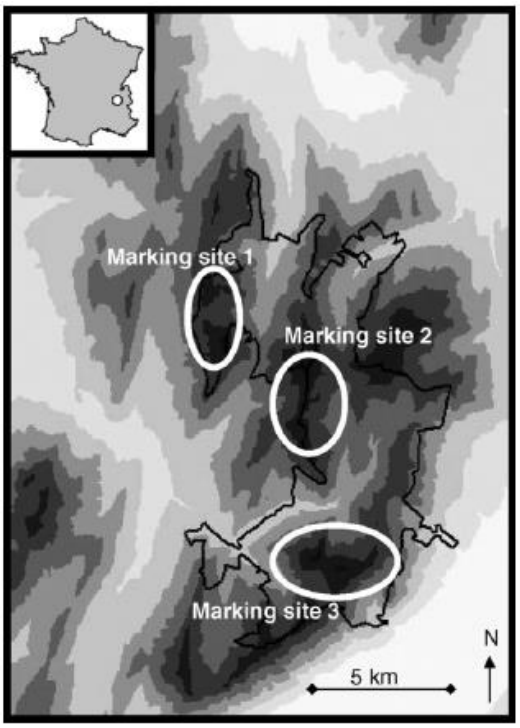


Fig. 1. Carte de la zone d'étude, avec l'emplacement des trois sites de marquage. La limite de la réserve animalière est indiquée en noir. Plus la teinte est foncée, plus l'altitude est élevée (300 m par nuance de gris)

Depuis 1985, des chamois ont été capturés chaque année sur trois sites de marquage (Fig. 1) à l'aide de cages-pièges et de filets suspendus, ces derniers depuis 1991. Depuis 1985, plus de 1 300 chamois ont été capturés, dont 650 ont été marqués avec des colliers visuels, puis relâchés, tandis que les autres ont été exportés à des fins de réintroduction en dehors de la zone d'étude. La combinaison de couleurs et de signes de chaque collier permet d'identifier les individus. Les pièges et les filets suspendus étaient appâtés avec du sel. Les chevreaux ont été équipés de colliers extensibles, tandis que les adultes ont été équipés de colliers à longueur fixe (Richard-Hansen 1992 ; Loison et al. 1999*c*, 2006 ; Crampe et al. 2002). L'âge de chaque individu a été déterminé à l'aide du comptage des anneaux cornéens (Koubek et Hrabe 1983 ;

Schröder et Von Elsner-Schack 1985) et son poids a été mesuré. Les filets coulissants ont permis de capturer des groupes entiers, ce qui a permis d'attraper les mères avec leurs petits. La relation mère-petit a été évaluée après la capture et le marquage à partir de l'observation de l'allaitement et des soins prodigués par les mères à leurs petits. La surveillance de la zone d'étude était basée sur l'étude de sept sentiers à pied. Aussi souvent que possible, de mai à septembre et lorsque le temps le permettait, une ou deux équipes d'observateurs parcouraient un sentier, identifiant les animaux marqués et enregistrant leur position sur une carte à l'aide des coordonnées Lambert 2 avec une grille de 100 m × 100 m. Ces observations ont été enregistrées dans les zones ouvertes du site d'étude (50% du site d'étude).

Analyses statistiques

De 1985 à 2004, 39 couples mère-petit ont été marqués individuellement. Ces couples ont été capturés sur les sites de marquage 2 et 3 (Fig. 1), qui sont séparés par une vallée boisée. Parmi les 39 couples, nous n'avons pris en compte que ceux dont les petits ont été revus au moins une fois à l'âge d'un an et (ou) plus. Nous n'avons pas pris en compte les petits âgés de moins d'un an, car ceux-ci restent généralement avec leur mère jusqu'à leur premier anniversaire (Richard-Hansen et Campan 1992 ; Ruckstuhl 1999).

Par conséquent, l'emplacement du petit ne donnerait aucune information sur l'endroit où il a choisi de s'installer par rapport au territoire de sa mère une fois que le lien mère-petit s'est relâché (Richard-Hansen et Campan 1992). Nous avons donc exclu huit couples dont les petits n'ont été observés qu'à l'âge de 1 an. Parmi les 31 couples restants, 13 étaient des couples mère-fille et 18 des couples mère-fils. Nous disposions d'un total de 412 emplacements pour les descendants femelles (le nombre moyen d'emplacements par descendant était de 31,7, avec une médiane de 7) et de 137 pour les descendants mâles (le nombre moyen d'emplacements par descendant était de 7,6, avec une médiane de 4). La plupart des femelles de cette population ont donné naissance pour la première fois à l'âge de 2 ou 3 ans (Houssin et al. 1994 ; Loison 1995). Nous avons donc distingué les emplacements où la fille était âgée d'un an de ceux où elle était âgée ≥ 2 ans. L'âge de dispersion des mâles n'est pas bien connu. Selon l'hypothèse d'évitement de la consanguinité (voir Introduction), elle devrait avoir lieu avant la participation effective à la reproduction, ce qui est peu probable avant l'âge de 3 ou 4 ans chez les chamois (Von Hardenberg et al. 2000 ; A. Loison, G. Darmon et J.-M. Jullien, observations personnelles). Des preuves indirectes issues d'estimations de la survie des mâles par capture-marquage-recapture (Loison et al. 1999*a*) indiquent que la dispersion est plus susceptible de se produire à l'âge de 2 et 3 ans. Nous avons donc également comparé la distance entre les fils âgés d'un an et leur mère avant l'âge présumé de dispersion à la distance entre les fils âgés de ≥ 2 ans et leur mère. Par souci de simplicité, nous avons utilisé le terme « progéniture âgée d'un an » pour désigner le stade de l'âge d'un an, et « progéniture mature » pour désigner le stade ≥ 2 ans.

Nous avons calculé la **distance moyenne** entre le centre de la localisation de la mère et le centre de la localisation de sa progéniture lorsque celle-ci était âgée d'un an et lorsqu'elle était mature. Le centre des localisations de la mère a été obtenu en calculant le **centroïde** de toutes les localisations de la mère et le centre de l'aire de répartition de la progéniture a été calculé de la même manière comme le centroïde des localisations de la progéniture, pour chaque classe d'âge. Le nombre de localisations pour la plupart des descendants était trop faible

(médiane de 7 et 4 pour les filles et les fils, respectivement ; voir ci-dessus) pour permettre d'estimer la taille individuelle du domaine vital et, par conséquent, d'estimer par exemple le chevauchement entre le domaine de la mère et celui de ses descendants ou d'explorer les différences saisonnières dans les distances entre le centre des localisations de la mère et celui des localisations des descendants. Afin de tenir compte des différences dans le nombre de localisations par progéniture, nous avons effectué les analyses statistiques (voir ci-dessous) en pondérant la distance estimée entre le centre des localisations de la mère et le centre des localisations de la progéniture par le nombre de localisations par progéniture (Burnham et al. 1987). **En effet**, la distance au carré calculée à partir d'un point de référence (ici considéré comme le centroïde de la mère par rapport au centroïde d'un échantillon de localisations) est distribuée comme un χ^2, et la variance de la distance estimée devrait être inversement proportionnelle au nombre de localisations. Nous avons vérifié cela sur la base des descendants pour lesquels nous disposions de plus de 10 emplacements (pour une classe d'âge donnée) à l'aide d'une méthode bootstrap et avons constaté que c'était effectivement le cas. Cela nous a permis de reprendre les analyses en tenant compte des différences dans le nombre d'emplacements pour chaque descendant (Burnham et al. 1987).

Nous avons testé les effets du sexe et du stade sur la distance entre le centre des emplacements de la mère et le centre des emplacements de la progéniture à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes. Nous avons utilisé des modèles mixtes pour tenir compte du fait que la même progéniture pouvait être incluse dans l'analyse à l'âge d'un an et à l'âge adulte, et parce que nous nous attendons à une variabilité individuelle dans la tendance à s'éloigner de leur mère. Nous avons transformé les distances en logarithmes pour tenir compte de la distribution asymétrique des distances, et nous avons pondéré la distance mère-progeniture par le nombre de localisations dont nous disposions pour chaque progéniture (voir ci-dessus). Nous avons donc ajusté 5 modèles (sexe × stade, sexe + stade, sexe seul, stade seul et constant) avec l'identité de la progéniture comme facteur aléatoire. Les paramètres des effets fixes (sexe et stade) ont été estimés à l'aide de la méthode du maximum de vraisemblance restreint (REML). Nous avons utilisé le critère d'information d'Akaike (AIC) pour sélectionner le « meilleur » modèle selon le principe de parcimonie (Lindsey 1999 ; Burnham et Anderson 2002), en utilisant l'estimation du maximum de vraisemblance (et non REML) pour obtenir des valeurs comparables pour l'AIC. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Development Core Team 2005).

Nous avons ensuite comparé la distance entre les centres de localisation de la mère et de ses petits avec le diamètre moyen du domaine vital d'une femelle. Le domaine vital d'un chamois femelle est estimé à environ 100 ha dans cette région (Loison 1995), ce qui correspond à un cercle de 1 130 m de diamètre.

RESULTATS

La distance moyenne (± SD) pondérée entre les centres de localisation de la mère et de la progéniture était de 160,1 ± 216,2 m (fourchette de 20,9 à 1312,7 m) pour les filles d'un an, de 220,7 ± 255,6 m (intervalle de 63,3 à 1715,6 m) pour les fils âgés d'un an, de **562,7** ± 788,1 m (intervalle de 73,7 à 3340,8 m) pour les filles adultes et de **1519,1** ± 970,9 (intervalle de 44,2 à 4581,4 m) pour les fils adultes. Le modèle sélectionné incluait les effets interactifs du sexe et de l'âge (Tableau 1), ce qui indique que les effets du sexe différaient pour les petits

d'un an et les petits adultes. Les distances mère-descendant ne différaient pas selon le sexe pour les descendants d'un an ($F_{[1,29]} = 0{,}3$, $p = 0{,}586$), mais différaient pour les descendants adultes. **En effet**, le centre des emplacements des fils adultes était significativement plus éloigné du centre des emplacements de leurs mères que le centre des emplacements des filles adultes ($F_{[1,16]} = 4{,}5$, $p = 0{,}049$). **De plus**, les filles étaient significativement plus éloignées de leurs mères à l'âge adulte qu'à l'âge d'un an ($F_{[1,16]} = 29{,}96$, $p < 0{,}001$).

Tableau 1. Modèles et sélection de modèles pour expliquer la distance mère-petit chez le chamois (*Rupicapra rupicapra*)

Model	df	AIC	ΔAIC
Sex + stage + sex × stage + (ID)	6	697.48	0
Sex + stage + (ID)	5	717.22	19.74
Sex + (ID)	4	992.84	295.36
Stage + (ID)	4	711.17	13.69
Constant + (ID)	3	992.17	224.69
Sex + stage + sex × stage	5	1571.14	873.66

Note: Sex and stage (yearling vs. mature offspring) are factors. ID refers to the offspring's identity and was accounted for as a random factor. AIC denotes Akaike's information criterion used for model selection. ΔAIC compared models with the selected models (i.e., the models with the lowest AIC values).

Lorsqu'elles ont été calculées au niveau intra-individuel, les différences moyennes pondérées en termes de distance entre les centres de localisation des descendants d'un an et des descendants matures étaient de 36,7 ± 119,5 m pour les filles (calculées sur 7 paires avec des valeurs à la fois pour les descendants d'un an et les descendants matures) et de 818,2 ± 1093,2 m pour les fils (calculées sur 11 paires avec des valeurs à la fois pour les descendants d'un an et les descendants matures). La distance entre les centres de localisation de la mère et des fils lorsque les fils étaient immatures n'était pas corrélée à la distance calculée lorsque les fils étaient matures ($R^2 = 0{,}02$, $t = 0{,}47$, $p = 0{,}650$, N = 11) (Fig. 2). **Au contraire**, la distance entre la mère et la fille mature était significativement corrélée à la distance entre la mère et la fille immature ($R^2 = 0{,}96$, $t = 10{,}61$, $p < 0{,}001$, N = 7) (Fig. 2).

Seule 1 fille sur 13 (8%) surveillées a été observée à une distance supérieure au diamètre moyen du domaine vital d'une femelle, tant lorsqu'elle était âgée d'un an que lorsqu'elle était adulte (paire mère-fille n° 7 ; Fig. 2). Dans le cas des fils, 2 des 14 fils âgés d'un an (14%) et 8 des 15 fils adultes (53%) se trouvaient plus loin que le diamètre moyen du domaine vital d'une femelle.

DISCUSSION

Sur la base d'un suivi à long terme de couples mère-petits, nous avons constaté que les schémas de sédentarisation des petits dépendent du sexe et de l'âge chez les chamois. Le chamois est un mammifère polygame (Loison et al. 1999*b*) dont la dispersion est généralement plus importante chez les mâles (Greenwood 1980). Les schémas présentés ici confirment que les mâles ont tendance à s'éloigner davantage de leur mère que les femelles après le stade immature (Levet et al. 1995 ; Loison et al. 1999*b*). D'après nos données, l'évitement de la consanguinité et la compétition locale pour les partenaires pourraient être en cause ; **cependant**, la compétition pour les ressources peut être exclue, car les femelles sont très philopatriques, alors que dans cette espèce sociale, les femelles auraient dû être les plus sensibles à la compétition locale pour la nourriture (voir l'introduction).

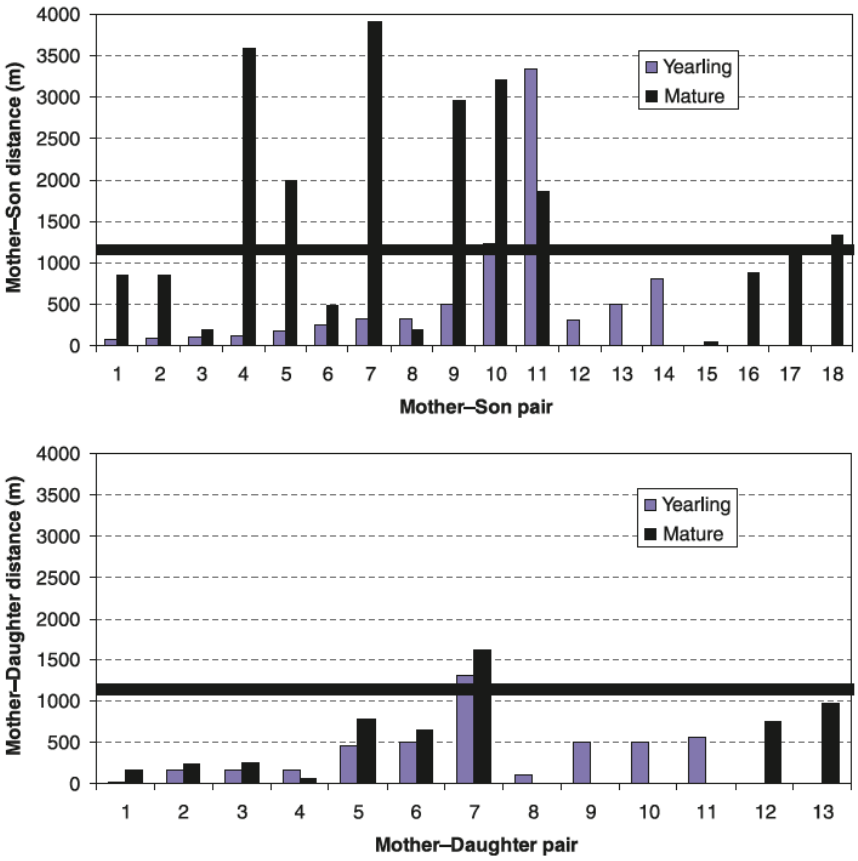


Fig. 2. Histogramme de la distance entre les mères et leurs fils (en haut) et entre les mères et leurs filles (en bas) lorsque les petits des chamois (*Rupicapra rupicapra*) étaient âgés d'un an (barres ombrées) et adultes (barres pleines). Pour les fils, la distance était disponible pour les fils âgés d'un an et les fils adultes dans 11 paires, uniquement pour les fils âgés d'un an dans 3 paires et uniquement pour les fils adultes dans 4 paires. Pour les filles, la distance était disponible à la fois pour les filles âgées d'un an et les filles matures dans 7 paires, uniquement pour les filles âgées d'un an dans 4 paires, et uniquement pour les fils matures dans 2 paires. La ligne horizontale épaisse correspond au diamètre d'un domaine vital moyen pour une femelle adulte (1130 m)

Pour la plupart des filles, les domaines vitaux étaient susceptibles de chevaucher celui de leur mère. Ces schémas spatiaux peuvent favoriser l'émergence de **structures matrilinéaires**, c'est-à-dire de groupes de femelles apparentées. **Cependant**, l'échelle spatiale à laquelle ces structures peuvent se former n'est pas encore claire. **En effet**, des études antérieures sur cette population (Loison 1995) et d'autres (Richard-Hansen 1992 ; Richard-Hansen et Campan 1992) n'ont pas montré d'association préférentielle entre des paires de femelles marquées, c'est-à-dire souvent observées dans le même groupe social, où un groupe est défini comme des individus séparés de moins de 50 m (Richard-Hansen 1992). Cela s'est également vérifié pour les paires mère-progéniture après l'indépendance de la progéniture (Richard-Hansen 1992). **Ainsi**, les études sur les chamois marqués révèlent une structure sociale plus lâche que celle souvent décrite pour cette espèce (par exemple, Locati et Lovari 1991), du moins dans les populations à forte densité (Richard-Hansen 1992 ; Loison 1995).

Cependant, la philopatrie des filles, observée ici (voir également Loison et al. 1999*c*) implique que des structures matrilinéaires pourraient être observées à une échelle spatiale plus grande que celle du groupe social (Loison 1995). Une telle organisation (**groupes labiles** associés à des structures stables à une échelle socio-spatiale plus élevée) a également été observée chez d'autres ongulés sociaux dont les associations et les habitudes spatiales ont été étudiées à l'aide d'individus marqués (par exemple, l'antilope d'Amérique (*Antilocapra americana* Ord, 1815) : Byers 1997 ; le mouflon d'Amérique : Coulson et al. 1999 ; Coltman et

al. 2003 ; Clutton-Brock et Pemberton 2004 ; mouflon d'Amérique : Festa-Bianchet 1986, 1991 ; L'Heureux et al. 1995). Des études longitudinales récentes sur les ongulés suggèrent que les femelles peuvent améliorer leur succès reproductif à mesure qu'elles vieillissent, probablement en partie grâce à leur expérience accrue (Weladji et al. 2006). Cette expérience est certainement acquise en partie grâce à une meilleure connaissance du domaine vital et peut être acquise dès le début de l'ontogenèse (Richard Hansen 1992). L'importance de **l'expérience** dans l'amélioration du succès reproductif, et donc de la condition physique, contribue certainement à empêcher la dispersion chez les femelles (Conradt et al. 1999). Bien que les observations des mâles adultes suggèrent qu'ils ont un domaine vital plus vaste que les femelles sur notre site d'étude (Loison 1995), nous ne disposons pas d'une estimation fiable de la taille de leur domaine vital. **Par conséquent**, la comparaison de la distance entre les centres de localisation de la mère et de sa progéniture avec le diamètre moyen du domaine vital des femelles ne peut être interprétée de manière fiable en termes de chevauchement entre les domaines vitaux de la mère et du fils. **Cependant**, nos données ont clairement confirmé une tendance plus marquée chez les mâles à quitter leur domaine natal, en particulier après l'âge de 2 ans, ce qui corrobore l'hypothèse de l'évitement de la consanguinité (Pusey 1987), mais pourrait également s'expliquer par l'hypothèse de la compétition locale pour les partenaires.

Les comportements sociaux des mères et des fils n'ont jamais été étudiés auparavant chez les chamois à l'aide d'individus marqués. Les mâles semblent choisir leur lieu d'établissement plus tardivement que les femelles. L'âge auquel ils s'établissent devrait faire l'objet d'études plus approfondies en relation avec l'âge réel de la participation des mâles à la période du rut. **En outre**, il convient également d'étudier si les mâles utilisent des territoires différents pendant la saison des amours par rapport au reste de l'année afin de mieux comprendre le lien entre les schémas d'établissement et l'évitement de la consanguinité. Les études devraient donc s'étendre au-delà de la période estivale afin d'évaluer les variations saisonnières dans l'utilisation des territoires. Les différences entre les sexes dans le moment de l'établissement ont rarement été étudiées chez les ongulés sauvages, mais les différences entre les sexes en termes de distances et de schémas d'association entre la mère et sa progéniture pourraient commencer dès les premières semaines de vie (Schwede et al. 1994).

Une ségrégation sexuelle se produit au niveau de la population, les mâles adultes étant rarement observés au sein des groupes de femelles (Loison 1995 ; Bonenfant et al. 2007). Les groupes familiaux sont souvent composés de femelles, de chevreaux, de jeunes d'un an et de mâles immatures (Gérard et Richard-Hansen 1992 ; Bonenfant et al. 2007). Outre cette ségrégation sociale, qui ne nécessite pas de dispersion sexospécifique, nos données suggèrent que les mâles d'une zone donnée sont moins susceptibles d'être étroitement apparentés aux femelles que les femelles ne le sont entre elles (pour des schémas similaires chez les moutons de Soay, voir Coltman et al. 2003). Nous manquons encore de données sur les grands mammifères pour mieux comprendre pourquoi les individus choisissent de s'installer là où ils le font et ce qui déclenche leur dispersion (Matthysen 2005). Pour démêler ces processus, il est nécessaire de mener un suivi à long terme des couples mère-petit connus, qui devrait être complété par des études sur les structures génétiques (Rousset 2001).

References

Albon, S.D., Staines, H.J., Guinness, F.E., and Clutton-Brock, T.H. 1992. Density-dependent changes in the spacing behaviour of female kin in red deer. J. Anim. Ecol. **61**: 131–137. doi:10.2307/5516.

Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Dray, S., Loison, A., Royer, M., and Chessel, D. 2007. Testing sexual segregation and aggregation: old ways are best. Ecology, **88**: 3202–3208. doi:10.1890/07-0129.1. PMID:18229854.

Boschi, C., and Nievergelt, B. 2003. The spatial patterns of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra rupicapra*) and their influence on populations dynamics in the Swiss National Park. Mamm. Biol. **68**: 16–30. doi:10.1078/1616-5047-1610058.

Burnham, K.P., and Anderson, D.R. 2002. Model selection and inference: a practical information–theoretic approach. 2nd ed. Springer-Verlag, New York.

Burnham, K.P., Anderson, D.R., White, G.C., Brownie, C., and Pollock, K.H. 1987. Design and analysis methods for fish survival experiments based on release–capture. Am. Fish. Soc. Monogr. No. 5.

Byers, J.A. 1997. American pronghorn. University of Chicago Press, Chicago.

Clutton-Brock, T. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Clutton-Brock, T., and Pemberton, J. 2004. Soay sheep: dynamics and selection in an island population. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Coltman, D.W., Pilkington, J., and Pemberton, J.M. 2003. Fine-scale genetic structure in a free-living ungulate population. Mol. Ecol. **12**: 733–742. doi:10.1046/j.1365-294X.2003.01762.x. PMID:12675828.

Conradt, L., Clutton-Brock, T.H., and Guinness, F.E. 1999. The relationship between habitat choice and lifetime reproductive success in female red deer. Oecologia (Berl.), **120**: 218–224. doi:10.1007/s004420050851.

Coulson, T., Albon, S., Pilkington, J., and Clutton-Brock, T. 1999. Small-scale spatial dynamics in a fluctuating ungulate population. J. Anim. Ecol. **68**: 658–671. doi:10.1046/j.1365-2656.1999.00298.x.

Crampe, J.P., Gaillard, J.-M., and Loison, A. 2002. L'enneigement hivernal : un facteur de variation du recrutement chez l'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). Can. J. Zool. **80**: 1306–1312. doi:10.1139/z02-092.

Crampe, J.P., Bon, R., Gérard, J.F., Serrano, E., Caens, P., Florence, E., and Gonzalez, G. 2007. Site fidelity, migratory behaviour and spatial organisation of female izards (*Rupicapra pyrenaica*) in the Pyrenees National Park, France. Can. J. Zool. **85**: 16–25. doi:10.1139/Z06-185.

Dobson, F.S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile dispersal in mammals. Anim. Behav. **30**: 1183–1192. doi:10.1016/S0003-3472(82)80209-1.

Festa-Bianchet, M. 1986. Seasonal dispersion of overlapping mountain sheep ewe groups. J. Wildl. Manag. **50**: 325–330. doi:10.2307/3801922.

Festa-Bianchet, M. 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. Anim. Behav. **42**: 71–82. doi:10.1016/S0003-3472(05)80607-4.

Gérard, J.F., and Richard-Hansen, C. 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. doi:10.1016/0376-6357(92)90053-G.

Greenwood, P.J. 1980. Mating system, philopatry and dispersal in birds and mammals. Anim. Behav. **28**: 1140–1162. doi:10.1016/S0003-3472(80)80103-5.

Houssin, H., Loison, A., Gaillard, J.-M., and Jullien, J.-M. 1994. Validité d'une méthode d'estimation des effectifs de chamois dans un massif des Préalpes du nord. Gibier Faune Sauvage, **11**: 287–298.

Johnson, M.L., and Gaines, M.S. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals.

Annu. Rev. Ecol. Syst. **21**: 449–480. doi:10.1146/annurev.es.21.110190.002313.

Koubek, P., and Hrabe, V. 1983. Dynamics of horn growth in the Jesenik mountain populations of chamois, *Rupicapra rupicapra rupicapra*. Folia Zool. (Brno), **32**: 97–111.

Levet, M., Appolinaire, J., Catusse, M., and Thion, N. 1995. Eléments démographiques, comportement spatial et dispersion d'une population d'isards (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) en phase de colonisation. Mammalia, **59**: 489–500.

L'Heureux, N., Lucherini, M., Festa-Bianchet, M., and Jorgenson, J.T. 1995. Density-dependent mother–yearling association in bighorn sheep. Anim. Behav. **49**: 901–910. doi:10.1006/anbe.1995.0122.

Lindsey, J.K. 1999. Models for repeated measurements. Oxford University Press, Oxford.

Locati, M., and Lovari, S. 1991. Clues for dominance in female chamois: age, weight or horn size. Aggress. Behav. **17**: 11–15.

Loison, A. 1995. Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations : l'exemple du chamois. Ph.D. thesis, University of Lyon I, Lyon, France.

Loison, A., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., and Jorgenson, J.T. 1999*a*. Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence for senescence. Ecology, **80**: 2539–2554.

Loison, A., Gaillard, J.-M., Pélabon, C., and Yoccoz, N.-G. 1999*b*. What factors shape sexual size dimorphism in ruminants? Evol. Ecol. Res. **1**: 611–633.

Loison, A., Jullien, J.M., and Menaut, P. 1999*c*. Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois (*Rupicapra* sp.). J. Mammal. **80**: 620–632. doi:10.2307/1383306.

Loison, A., Appolinaire, J., Jullien, J.M., and Dubray, D. 2006. How reliable are population counts to detect trends in population size of chamois? Wildl. Biol. **12**: 77–88. doi:10.2981/0909-6396(2006)12[77:HRATCT]2.0.CO;2.

Matthysen, E. 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals. Ecography, **28**: 403–416. doi:10.1111/j.0906-7590.2005.04073.x.

Moore, J., and Ali, R. 1984. Are dispersal and inbreeding avoidance related? Behaviour, **32**: 94–112.

Nelson, M.E., and Mech, L.D. 1987. Demes within a northeastern Minnesota deer population. *In* Mammalian dispersal patterns. *Edited by* B.D. Chepko-Sade and Z.T. Halpin. University of Chicago Press, Chicago. pp. 27–40.

Pusey, A.E. 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. Trends Ecol. Evol. **2**: 295–299. doi:10.1016/0169-5347(87)90081-4.

R Development Core Team. 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Richard-Hansen, C. 1992. Associations between individually marked isards (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*): seasonal and inter-annual variations. *In* Ongulés – Ungulates 91. SFEPM–IRGM, Paris, Toulouse, France. pp. 299–304.

Richard-Hansen, C., and Campan, R. 1992. Social environment of isard kids, *Rupicapra pyrenaica p*., during their ontogeny. Z. Saeugetierkd. **57**: 351–363.

Rousset, F. 2001. Genetic approaches to the estimation of dispersal rates. *In* Dispersal. Oxford University Press, New York. pp. 18–28.

Ruckstuhl, K.E., and Ingold, P. 1999. Aspects of mother–kid behavior in Alpine chamois, *Rupicapra rupicapra*. Z. Saeugetierkd. **64**: 76–84.

Schröder, W., and Von Elsner-Schack, I. 1985. Correct age determination in chamois. *In* The biology and management of mountain ungulates. Croom Helm, London. pp. 65–70.

Schwede, G., Hendrichs, H., and Wemmer, C. 1994. Early mother–young relations in white tailed deer. J. Mammal. **75**: 438–445. doi:10.2307/1382565.

Solomon, N.G., and French, J.A. 1997. Cooperative breeding in mammals. University of Cambridge Press, Cambridge, UK.

Von Hardenberg, A., Bassano, B., Peracino, A., and Lovari, S. 2000. Male alpine chamois occupy territories at hotspots before the mating season. Ethology, **106**: 617–630. doi:10.1046/j.1439-0310.2000.00579.x.

Weladji, R., Gaillard, J.-M., Yoccoz, N.G., Holand, O., Mysterud, A., Loison, A., Nieminen, M., and Stenseth, N.C. 2006. Good reindeer mothers live longer and become better in raising offspring. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. **273**: 1239–1244. doi:10.1098/rspb.2005.3393.