

Les recensements au sol permettent-ils de suivre de manière fiable les populations de bouquetins (*Capra ibex*) ?

Can ground counts reliably monitor ibex *Capra ibex* populations?

Emilie Largo, Jean-Michel Gaillard, Marco Festa-Bianchet, Carole Toïgo, Bruno Bassano, Hervé Cortot, Gilles Farny, Benoît Lequette, Dominique Gauthier & Jean-Pierre Martinot

Largo, E., Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Toïgo, C., Bassano, B., Cortot, H., Farny, G., Lequette, B., Gauthier, D. & Martinot, J.-P. 2008: Can ground counts reliably monitor ibex *Capra ibex* populations? - Wildl. Biol. 14: 489-499.

Résumé

Bien que les recensements au sol soient souvent utilisés pour surveiller les populations d'ongulés, plusieurs études montrent que ces recensements présentent une faible précision et sous-estiment souvent la taille des populations. Nous avons évalué la fiabilité des recensements de bouquetins (*Capra ibex*) tels qu'ils sont réalisés dans les parcs nationaux français, en analysant jusqu'à 23 ans de recensements annuels portant sur six populations de bouquetins dont une partie des individus avait été marquée individuellement. Nous avons comparé le taux de croissance démographique obtenu à partir des données de recensement (estimé à l'aide de quatre méthodes différentes) avec le taux de croissance calculé à partir d'un modèle démographique incluant des paramètres estimés par des méthodes de capture-marquage-recapture. Les corrélations entre les estimations basées sur les comptages et le taux de croissance obtenu à partir des modèles démographiques étaient suffisantes pour suggérer que les comptages au sol permettent de suivre les tendances de la taille des populations de bouquetins, à condition que les sous-estimations occasionnelles soient identifiées. Des sous-comptages importants certaines années ont conduit à des valeurs de croissance annuelle de la population biologiquement impossibles ($\lambda > 1,35$) et, dans la plus longue série chronologique disponible, à des autocorrélations marquées dans les comptages. Les gestionnaires devraient répéter les comptages au cours d'une même année afin de vérifier l'absence de sous-estimations. Pour réduire les erreurs, les biologistes de population analysant des séries chronologiques de comptages d'ongulés devraient vérifier la plausibilité des taux de croissance annuels estimés à partir de deux comptages consécutifs.

Mots-clés : *Capra ibex*, capture-marquage-recapture, recensement, démographie, estimation de la densité, bouquetin, suivi, croissance démographique, ongulés

INTRODUCTION

La plupart des populations de grands herbivores font l'objet de plans de conservation ou d'une gestion intensive (Caughley & Sinclair 1994), ce qui nécessite une estimation de la taille de la population. Le suivi quantitatif est essentiel pour comprendre comment les populations réagissent aux variations environnementales et aux différentes mesures de gestion (Yoccoz et al. 2001). **Cependant**, la taille réelle de la population est inconnue pour la plupart des populations sauvages et est souvent difficile à estimer (Gaillard et al. 2003). Pour surveiller les populations, les gestionnaires s'appuient souvent sur des comptages par échantillonnage

(Balmford et al. 2003, Caughley & Sinclair 1994), car il est rarement possible de réaliser des recensements complets (Link & Sauer 1997).

Différentes méthodes permettent d'estimer directement soit la taille, soit la densité de la population, ou encore divers indices corrélés aux tendances des effectifs (Eberhardt 1978). Il existe une corrélation évidente entre la qualité et la quantité des données, d'une part, et l'effort de recensement, d'autre part (Pollock et al. 2002). La plupart des tentatives visant à évaluer les tendances temporelles de la taille des populations au fil du temps ont adopté l'une des deux approches suivantes (mais voir Morellet et al. 2007 pour une alternative possible) : 1) des analyses de séries chronologiques de recensements, qui sont généralement des estimations annuelles de la taille de la population, et 2) des modèles démographiques basés sur des estimations annuelles de paramètres démographiques issues d'un suivi à long terme d'animaux identifiables individuellement à l'aide de méthodes de capture-marquage-recapture (CMR) (Gaillard et al. 2003). Les coûts du suivi par la méthode CMR étant prohibitifs, les recensements d'animaux ou les indices de présence animale constituent généralement le seul moyen de suivre l'évolution de la taille des populations (Link & Sauer 1997).

Que les populations soient suivies à l'aide de séries chronologiques ou de modèles démographiques, le paramètre clé à estimer est le taux de croissance de la population, mesuré soit par le taux de croissance malthusien r , soit par son antilogarithme, le taux naturel d'accroissement λ (Gaillard et al. 2008). Le taux de croissance démographique maximal (r -max au sens de Caughley 1977) est un trait spécifique à chaque espèce qui varie en fonction de la stratégie de cycle de vie (Stearns 1976) et ne se produit que lorsque les ressources sont abondantes et que la population croît à son rythme maximal possible. En fonction des conditions environnementales, le taux de croissance démographique varie considérablement et peut donc être considéré comme un indicateur du bien-être de la population (Morellet et al. 2007). **Par conséquent**, les variations du taux d'accroissement intrinsèque jouent un rôle crucial dans les décisions de gestion (Loison et al. 2002).

Bien que plusieurs méthodes permettent d'estimer le taux de croissance démographique à partir de séries chronologiques de recensements (Lebreton & Millier 1982), la procédure habituelle consiste à effectuer une régression des effectifs annuels, transformés en logarithmes, en fonction du temps : la pente de la régression fournit une mesure directe de λ (Gaillard et al. 2003).

Depuis 20 ans, les parcs nationaux Français ont adopté cette méthode et effectuent des recensements d'ongulés à intervalles réguliers afin de suivre l'évolution de la taille des populations. Comme ce sont des comptages directs d'animaux, et non des comptages d'indices de présence, qui ont été effectués dans ces zones, nous nous concentrerons ci-après sur les comptages directs. **Bien que les comptages semblent raisonnablement fiables pour surveiller les populations d'ongulés en expansion, pour les populations bien établies à des densités intermédiaires ou élevées, la plupart des comptages sous-estiment la taille de la population** (Gaillard et al. 2003, Morellet et al. 2007). Il est donc nécessaire d'évaluer notre capacité à déterminer les tendances démographiques à partir des comptages.

Contrairement à la plupart des autres ongulés Européens, le bouquetin (*Capra ibex*) vit généralement dans des zones montagneuses ouvertes, au-dessus de la limite forestière. Les bouquetins étant considérés comme très visibles, les gestionnaires ont supposé que leur effectif pouvait être estimé avec précision à partir de comptages au sol (Hirzel 2001, Sather et al. 2007). Les gestionnaires s'appuient souvent exclusivement sur un seul comptage annuel au sol pour évaluer l'état de la population de bouquetins (Girard 2000).

Bien qu'il ait été avancé que les estimations fondées sur les recensements au sol des bouquetins sont exactes et précises (Sather et al. 2007), dans la population de Belledonne (France), ces recensements ont systématiquement sous-estimé la taille de la population de 20 à 60% (Toïgo 1998, Gaillard et al. 2003).

Dans cet article, nous examinons la fiabilité des recensements au sol pour estimer la taille de six populations différentes de bouquetins des Alpes. Comme des individus marqués ont été suivis dans toutes ces populations, des estimations fiables des paramètres démographiques spécifiques à l'âge étaient également disponibles. Ainsi, la valeur observée λ , calculée à partir des séries chronologiques de recensements, a été comparée à la valeur attendue λ , calculée à partir de matrices de projection basées sur les estimations des paramètres démographiques.

MATERIEL et METHODES

Populations et zones d'étude

Parc national des Écrins

Le parc national des Écrins, créé en 1973 sur le versant occidental des Alpes, s'étend sur 2700 km² à des altitudes comprises entre 800 et 4 102 m au-dessus du niveau de la mer. Nous avons étudié deux populations de bouquetins dans ce parc (Tableau 1). La **population du Valbonnais** (44°54'N, 5°54'E), située dans le département du Nord-Ouest, a été constituée à la suite de réintroductions effectuées en avril 1989 et avril 1990, au cours desquelles 15 femelles et 24 mâles, marqués individuellement à l'aide de marques auriculaires colorées, ont été relâchés. En juillet 2005, des recensements au sol ont permis d'estimer cette population à 70 individus. La **population du Champsaur** (44°40'N, 6°13'E), située dans la partie sud-ouest du massif des Écrins, a été fondée par des réintroductions en septembre 1994 et avril 1995 de 16 femelles et 14 mâles, marqués individuellement à l'aide de marques auriculaires colorées. Des comptages au sol effectués en 2006 ont permis d'estimer cette population à 172 bouquetins.

Parc national du Mercantour

Le parc national du Mercantour, situé dans les Alpes du Sud à la frontière Italienne, s'étend sur 2 150 km² à des altitudes comprises entre 490 et 3 143 m au-dessus du niveau de la mer. La **population de Nord-Ouest** (44°18'N, 6°43'E) provient de réintroductions de 27 femelles et 22 mâles marqués à l'aide de marques auriculaires colorées entre 1987 et 1994 (voir Tableau 1). D'après des recensements au sol, la population était estimée à 540 individus en 2005, année où elle a été renforcée par 10 femelles provenant du massif de Belledonne, marquées à l'aide de marques auriculaires colorées. La **population de Saint-Ours** (44°30'N, 6°47'E) a été fondée par deux réintroductions en 1995, comprenant 11 femelles et 17 mâles, marqués à l'aide de marques auriculaires colorées ; sa taille a été estimée, d'après des comptages au sol, à environ 156 individus en 2005 (voir Tableau 1). Au sein de cette

population, des bouquetins ont également été réintroduits en 1998 et un individu marqué a été relâché en 1997, 2002 et 2003.

Tableau 1. Caractéristiques des populations de bouquetins étudiées, avec des précisions sur les recensements effectués dans chaque population (A), les données utilisées pour analyser le succès reproductif des femelles dans chaque population (B) et les données utilisées pour analyser la survie des femelles dans chaque population (C)

A: Park	Population	Counting season	Years	Reintroduction
Ecrins	Valbonnais	Summer	1999-2005	1989 & 1990
	Champsaur	Winter	1999-2005	1994 & 1995
Mercantour	Nord-Ouest	Fall	1987-1996	1987-1994
	St-Ours	Fall	1998-2004	1995
Vanoise	Maurienne	Summer	1986-2003	-
	Prariond-Sassière	Summer	1985-2003	-
B: Populations	Years	Years of monitoring of individual females	Number of females	Female age
Ecrins				
Valbonnais	1989-2002	3-14	14	3-19
Champsaur	1995-2005	2-11	16	2-18
Mercantour:				
Nord-Ouest	1987-2005	1-11	22	2-18
St-Ours	1995-2005	1-11	11	2-13
Vanoise				
Maurienne	1997-2005	2-9	44	2-19
Prariond-Sassière	1998-2006	1-7	22	2-17
C: Populations	Period of monitoring	Number of marked females	Age at first capture	
			Minimum	Maximum
Ecrins				
Valbonnais	1989-2005	15	1 year	8 years
Champsaur	1995-2005	16	2 years	8 years
Mercantour				
Nord-Ouest	1987-2005	27	1 year	12 years
St-Ours	1995-2005	11	1 year	10 years
Vanoise				
Maurienne	1981-2004	67	0 year	17 years
Prariond-Sassière	1987-2004	28	0 year	12 years

Parc national de la Vanoise

Situé entre les vallées de la Maurienne et de la Tarentaise, ce parc s'étend sur 2 000 km² à des altitudes comprises entre 1 280 et 3 855 m au-dessus du niveau de la mer. La **population de la Maurienne** (45°20'N, 6°45'E) provient de **deux groupes d'immigrants** issus du parc national Italien du Grand Paradis et était estimée à environ 600 individus (voir **Tableau 1**). Entre 1981 et 2004, 67 femelles et 48 mâles ont été capturés, marqués à l'oreille puis relâchés. La **population de Prariond-Sassière** (45°29'N, 6°59'E) est issue **d'une immigration** en provenance du parc national du Grand Paradis (voir **Tableau 1**). Elle a été estimée, à partir de recensements au sol, à 320 bouquetins en 2003. De 1979 (mâles) et 1987 (femelles) à 2004, 28 femelles et 65 mâles ont été capturés, marqués à l'oreille et relâchés. Aucun transfert n'a été effectué vers les populations de la Vanoise, et tous les bouquetins marqués ont été capturés et relâchés au sein de chaque population. Les captures ont eu lieu tout au long de la période d'étude, généralement entre avril et juillet (en 1981, 1984, 1986-1988, 1990-1992 et 1997-2004 en Maurienne, et en 1988, 1996-1999, 2002-2004 à Prariond-Sassière).

Méthodes

Recensements

Chaque année, des recensements au sol ont été menés afin d'évaluer la taille de la population. Au sein d'un même parc, tous les recensements ont été effectués au cours du même mois, bien que la période de réalisation ait varié d'un parc à l'autre. Chaque parc a été divisé en

secteurs et les observateurs, y compris les gardes forestiers responsables de chaque secteur, ont dénombré les bouquetins à l'aide de jumelles et de longues-vues, soit le long de transects pédestres, soit depuis des points d'observation. Au cours de ces relevés, le nombre total de bouquetins observés a été enregistré, ainsi que la taille des groupes, leur localisation et les classes d'âge et de sexe (Cabris, femelles d'un an, mâles d'un an, femelles ≥ 2 ans, mâles âgés de 2 à 3 ans, de 4 à 8 ans et > 8 ans pour les populations de la Vanoise et des Écrins, et mâles âgés de 2 à 5 ans et > 5 ans pour les populations du Mercantour). Les recensements ont couvert la période 1999-2005 dans le Valbonnais et le Champsaur, 1998-2004 à Saint-Ours, 1987-1996 pour la population du Nord-Ouest, 1986-2003 en Maurienne et 1985-2003 à Prariond-Sassière.

Captures

Les bouquetins ont été capturés à l'aide de la télé-anesthésie, de pièges à lacet à pattes et de cages-pièges, toutes ces méthodes étant autorisées par la législation Française. Chaque bouquetin a été marqué à l'aide d'une combinaison unique de marques auriculaires colorées. Les observations de bouquetins marqués ont été réalisées lors de prospections au sol menées tout au long de l'année.

Estimation des taux de survie des femelles bouquetins à l'aide de modèles CMR

Nous avons supposé que la disponibilité des mâles ne limitait pas la reproduction des femelles et avons utilisé des modèles basés sur les femelles pour estimer les taux de croissance de la population (Caswell 2001). La **fécondité** a été mesurée comme le nombre de femelles produites par femelle (pour un maximum annuel de 0,5, en supposant un rapport des sexes égal à la naissance). Nous avons utilisé des modèles CMR (Lebreton et al. 1992) pour estimer les **taux de survie** des femelles pour différentes classes d'âge (2-7 ans, 8-12 ans et > 13 ans), dont on sait que les taux de survie diffèrent d'après des études menées sur d'autres populations (Toïgo et al. 2007), à l'aide du logiciel M-SURGE (Choquet et al. 2004). Nous avons vérifié la qualité de l'ajustement du modèle de Cormack-Jolly-Seber (modèle CJS avec survie et probabilités de ré-observation dépendantes du temps) à l'aide du logiciel U-CARE (Choquet et al. 2003). Le modèle CJS s'est bien adapté aux données pour les femelles du Valbonnais, de Saint-Ours et de Prariond-Sassière (les χ^2 étaient tous proches de 0 et les valeurs de P proches de 1). **En revanche, le modèle CJS ne s'est pas adapté aux données concernant les femelles du Champsaur, du Nord-Ouest et de la Maurienne, où nous avons détecté une dépendance positive au piégeage** ($Z = -2,069$, $P = 0,0385$ pour le Champsaur, $Z = -3,612$, $P = 0,0003$ pour le Nord-Ouest et $Z = -4,942$, $P < 0,0001$ pour la Maurienne), **de sorte qu'un individu observé au cours d'une année donnée avait plus de chances d'être observé l'année suivante qu'un individu qui n'avait pas été observé**. Ces résultats s'expliquent probablement par le fait que quelques bouquetins marqués, qui fréquentaient la périphérie de chaque zone de recensement, étaient observés moins fréquemment que ceux qui se trouvaient au cœur de la zone. Pour tenir compte de la **dépendance au piège**, nous avons considéré que la probabilité de réobservation suivait un modèle à deux états, avec l'état 1 (observé au cours d'une année donnée) et l'état 2 (non observé au cours d'une année donnée ; Pradel 1993). La probabilité d'observer un individu dans l'état 1 est égale à 1 et celle de l'observer dans l'état 2 est égale à 0. Le modèle à plusieurs états a ensuite estimé la probabilité de transition de l'état 1 vers l'état 2, de l'état 2 vers l'état 1, ainsi que les taux de survie. Les données du CMR couvraient la période 1989-2005 dans le Valbonnais, 1995-2005 dans le

Champsaur, 1987-2005 dans le Nord-Ouest, de 1995 à 2005 à Saint-Ours, de 1981 à 2004 en Maurienne et de 1987 à 2004 à Prariond-Sassière.

Estimation du succès reproductif

Les femelles marquées ont été systématiquement observées par les gardes du parc afin de déterminer si elles mettaient bas chaque été et si leurs petits survivaient jusqu'au mois d'avril suivant. À partir de ces observations, nous avons mesuré le succès reproductif comme étant la probabilité pour chaque femelle d'élever un petit jusqu'à l'âge d'un an. Nous avons ensuite estimé le succès reproductif pour quatre classes d'âge (2 ans, 3 ans, 4 à 10 ans et plus de 10 ans). Notre mesure du succès reproductif était donc le produit de la fécondité et de la survie des petits. Les femelles ayant été observées au cours d'années consécutives, nous avons obtenu des mesures répétées du succès reproductif pour chacune d'entre elles. Nous avons donc ajusté un modèle linéaire généralisé à effets mixtes (glmm, package ML implémenté dans le logiciel R), afin de tenir compte de la pseudo-répétition (sensu Hurlbert 1984).

Comme nous avons effectué des analyses distinctes pour chaque population, le seul effet aléatoire était l'identité de la femelle. Pour les deux populations du Parc national du Mercantour, nous savions si chaque femelle avait mis bas ou non au cours d'une année donnée, mais nous ne disposions pas d'informations sur la survie des petits. Les données de reproduction couvraient la période 1995-2005 dans le Champsaur, 1989-2002 dans le Valbonnais, 1987-2005 dans le Nord-Ouest, 1995-2005 à Saint-Ours, de 1997 à 2005 en Maurienne et de 1998 à 2006 à Prariond-Sassière.

Estimation du taux de croissance démographique à l'aide de modèles démographiques

Pour chaque population, nous avons construit une matrice de Leslie (Leslie 1945), qui est un modèle déterministe, structuré par âge et centré sur les femelles, couramment utilisé pour la gestion des populations d'ongulés (Eberhardt 1991, Gaillard & Yoccoz 2003). Nous avons utilisé les estimations de survie et de succès reproductif en ne prenant en compte que la progéniture féminine pour chaque classe d'âge et pour chaque population. Très peu de femelles ayant été marquées à l'âge d'un an, la survie des jeunes d'un an n'a pas pu être estimée à partir des données de terrain. Une analyse récente de la population de Belledonne ayant montré que la survie des jeunes bouquetins d'un an est proche de 1 (Toïgo et al. 2007), nous avons attribué une valeur de 0,95 à la survie des jeunes d'un an.

En l'absence d'estimations de la survie des cabris jusqu'à un an pour les deux populations du Parc national du Mercantour, nous avons utilisé les valeurs provenant d'autres populations de bouquetins pour lesquelles nous disposions à la fois de données sur la survie des cabris et sur la fécondité. Nous avons ainsi pris en compte des valeurs de survie des cabris variant de 0,66 à 1. Conformément à Caswell (2001), nous avons calculé λ comme étant la plus grande valeur propre positive de la matrice de Leslie qui inclut les estimations moyennes des paramètres démographiques spécifiques à l'âge.

Estimation du taux de croissance démographique à partir des recensements annuels

Dans un premier temps, pour chaque population, nous avons représenté graphiquement les recensements annuels **log-transformés** en fonction du temps afin de vérifier s'ils présentaient des tendances démographiques différentes, avec d'abord une expansion puis une

stabilisation. Dans ce cas, toutes les estimations de λ ont été calculées pour chaque période déterminée sur le graphique.

Pour chaque population, le taux de croissance a été estimé à partir de la série chronologique des effectifs annuels à l'aide de quatre méthodes différentes (Lebreton & Millier 1982). Tout d'abord, le taux intrinsèque d'accroissement démographique, λ_1 a été estimé comme la pente de la régression des effectifs annuels log-transformés sur l'année. **Ensuite**, le taux intrinsèque d'accroissement démographique (λ_2) a été estimé comme le rapport entre la somme des effectifs enregistrés de la deuxième à l'avant-dernière année de recensement et la somme des effectifs enregistrés de la première à l'avant-dernière année de recensement :

$$\lambda_2 = \sum (N_i + 1 \dots + N_j) / \sum (N_i \dots + N_{j-1}) \quad (1).$$

Enfin, le taux intrinsèque d'accroissement démographique (λ_3) correspondait à la moyenne du rapport entre les effectifs de l'année $t + 1$ et ceux de l'année t :

$$\lambda_3 = \sum (N_{i+1}/N_i) / t \quad (2).$$

Lorsque les estimations du taux de croissance démographique obtenues à partir des modèles démographiques et des recensements sur le terrain divergeaient, nous avons examiné plus en détail les séries chronologiques des effectifs de chaque population en représentant graphiquement la distribution des λ_t annuels. **Enfin**, le taux intrinsèque de croissance démographique (λ_4) a été estimé comme la racine t -ième du rapport entre N_t et N_0 :

Dans la population de Prariond-Sassière, pour laquelle une longue série chronologique était disponible, nous avons également testé la présence d'une autocorrélation négative, qui devrait se produire en cas de sous-estimation ou de surestimation de la taille de la population. Pour le Champsaur, des données de comptages sur le terrain étaient disponibles à la fois pour décembre et janvier ; nous avons donc vérifié la concordance entre les séries chronologiques à l'aide d'une analyse de régression.

RESULTATS

Survie des femelles

Le taux de survie annuel des femelles de bouquetin âgées de 2 à 7 ans variait entre 0,89 et 0,97 (**Tableau 2**) et, pour les femelles âgées de 8 à 12 ans, entre 0,78 et 0,97. **La survie a ensuite diminué à partir de 13 ans** ; aucune femelle de plus de 13 ans n'a été recensée à Saint-Ours, et le taux de survie se situait entre 0,69 et 0,86 dans les autres populations.

Succès reproductif

Dans les parcs des Écrins et de la Vanoise, aucune femelle de 2 ans n'a élevé un petit jusqu'à l'âge d'un an (**Fig. 1**). **Aucune femelle de 2 ou 3 ans n'a élevé de petit dans le Champsaur. En Maurienne et dans le Champsaur, le succès de reproduction des femelles bouquetins a atteint son maximum entre 4 et 10 ans, puis a diminué.** À Prariond-Sassière et dans le Valbonnais, le succès de reproduction des femelles a atteint son maximum à l'âge de trois ans, puis a diminué, bien que cette baisse ait été plus marquée après 10 ans.

Dans le parc national du Mercantour, quelques femelles ont mis bas à l'âge de 2 ans (0,17 pour le Nord-Ouest et 0,24 pour Saint-Ours). La fécondité a d'abord augmenté avec l'âge

(Nord-Ouest : 0,68 à trois ans et 0,70 entre quatre et dix ans ; St-Ours : 0,66 et 0,77, respectivement). Elle a ensuite diminué chez les femelles âgées de plus de dix ans dans la population du Nord-Ouest (0,49), mais est restée élevée dans la population de St-Ours (0,89).

Tableau 2. Taux de survie estimé des femelles adultes pour différentes classes d'âge au sein des six populations de bouquetins des trois parcs nationaux Français

Park and populations	Age class		
	2-7 years $\pm$ s.e.	8-12 years $\pm$ s.e.	> 13 years $\pm$ s.e.
Ecrins			
Champsaur	0.92 $\pm$ 0.034	0.97 $\pm$ 0.023	0.86 $\pm$ 0.104
Valbonnais	0.89 $\pm$ 0.044	0.83 $\pm$ 0.057	0.81 $\pm$ 0.11
Mercantour			
Nord-Ouest	0.92 $\pm$ 0.042	0.95 $\pm$ 0.031	0.77 $\pm$ 0.058
St-Ours	0.97 $\pm$ 0.025	0.78 $\pm$ 0.080	0 $\pm$ 0
Vanoise			
Maurienne	0.97 $\pm$ 0.013	0.93 $\pm$ 0.026	0.69 $\pm$ 0.059
Prariond-Sassière	0.91 $\pm$ 0.046	0.91 $\pm$ 0.044	0.76 $\pm$ 0.11

Tableau 3. Estimation de λ à partir des comptages (λ_1 , λ_2 , λ_3 , λ_4 et leur intervalle de confiance à 95% (IC ; voir le texte pour plus d'explications) ou de modèles démographiques (matrice de Leslie) issus des estimations du CMR basées sur des individus marqués dans les six populations de bouquetins des trois parcs nationaux Français. Les données sur la survie des cabris n'étaient pas disponibles pour les populations du Nord-Ouest et de Saint-Ours. Pour calculer le succès reproductif dans ces deux populations, nous avons donc utilisé trois scénarios différents (avec une survie des chevreaux de 0,66, 0,92 et 1, respectivement, et indiqués de gauche à droite sous l'en-tête « Leslie ») basés sur la survie des cabris observée dans d'autres populations

Park and populations	λ_1 ; 95% CI	λ_2	λ_3 ; 95% CI	λ_{3c}	λ_4	Leslie
Mercantour						
Nord-Ouest	1.457 (1.354-1.568)	1.312	1.519 (1.082-1.956)	1.299	1.464	1.07 1.13 1.15
St-Ours	1.240 (1.218-1.263)	1.292	1.243 (1.176-1.312)	1.227	1.241	1.10 1.17 1.19
Ecrins						
Champsaur	1.232 (1.081-1.404)	1.194	1.284 (0.777-1.791)	1.060	1.169	1.073
Valbonnais	1.085 (0.992-1.186)	1.059	1.111 (0.789-1.434)	0.900	1.049	1.019
Vanoise						
Maurienne	1.047 (1.038-1.057)	1.048	1.049 (1.016-1.081)	1.049*	1.036	1.052
Prariond-Sassière	1.055 (1.038-1.072)	1.051	1.047 (0.971-1.123)	1.047*	1.049	1.032
before 1990	1.063 (0.994-1.138)	1.078	1.119 (0.968-1.269)	1.119*	1.059	-
after 1990	1.013 (0.999-1.027)	1.014	1.011 (0.928-1.094)	1.011*	1.010	1.032

λ_1 estimating from counts: $\lambda_1 = \exp(r)$ with r being the slope of $\ln(N_t) = f(t)$; $\lambda_2 = \Sigma(N_i + 1 \dots + N_j) / \Sigma(N_i \dots + N_j - 1)$; $\lambda_3 = \Sigma(N_i + 1/N_i) / t$ and $\lambda_4 = N_t + 1/N_t$; λ_{3c} : λ_3 corrected; $\lambda_4 = t^{\text{th}}$ root of N_t/N_0 ; * indicates the populations in which no corrections had to be performed.

Estimation du taux de croissance démographique à l'aide de modèles démographiques

L'estimation de λ issue de la matrice de Leslie était de 1,052 en Maurienne et de 1,032 à Prariond-Sassière (**Tableau 3**). Dans le parc national des Écrins, les estimations étaient de 1,073 au Champsaur et de 1,019 dans le Valbonnais (voir **Tableau 3**).

Dans le Parc national du Mercantour, nous avons utilisé trois valeurs différentes de survie des cabris jusqu'à un an (0,66, 0,92 et 1 ; **Tableau 4**). Les estimations de λ variaient entre 1,07 et 1,15 pour le Nord-Ouest, et entre 1,10 et 1,18 pour Saint-Ours (voir **Tableau 3**), en fonction de la valeur de la survie des cabris.

Estimation du taux de croissance démographique à partir des recensements annuels

Toutes les populations ont présenté des tendances démographiques stables au cours des périodes de suivi, à l'exception de celle de Prariond-Sassière, où les tendances

démographiques ont augmenté avant 1990 et semblaient s'être stabilisées après 1990 (Fig. 2), bien que ni la méthode de recensement ni la zone couverte n'aient changé avant et après 1990. Dans toutes les populations, les taux de croissance obtenus à partir des quatre méthodes étaient remarquablement similaires.

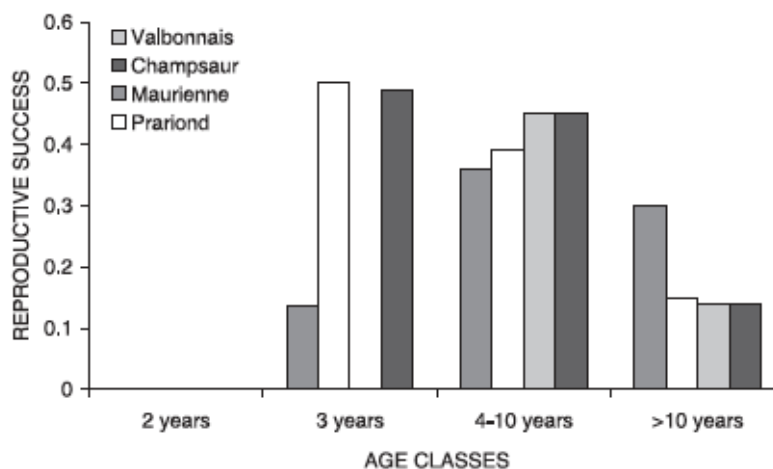


Figure 1. Succès reproductif des femelles estimé pour les quatre classes d'âge différentes au sein des quatre populations de bouquetins des Écrins (Valbonnais et Champsaur) et de la Vanoise (Maurienne et Prariond-Sassière)

Comparaison des estimations de λ obtenues à partir de modèles démographiques et de recensements

À l'exception de la population de la Maurienne et, après 1990, de celle de Prariond-Sassière, les valeurs de λ estimées à partir des modèles démographiques étaient inférieures à celles estimées à partir des comptages annuels (voir Tableau 3). Nous avons d'abord représenté graphiquement les valeurs annuelles de λ_{3t} , obtenues à partir des comptages annuels, afin d'évaluer si les valeurs de λ issues du modèle démographique s'inscrivaient dans la distribution observée des valeurs de λ_{3t} issues des comptages.

Dans la Vanoise, les valeurs annuelles de λ_{3t} , estimées à partir des recensements annuels, variaient entre 0,97 et 1,15 en Maurienne et entre 0,78 et 1,27 à Prariond-Sassière (Fig. 3). Dans les Écrins, le λ_{3t} variait entre 0,59 et 2,42 dans le Champsaur, et entre 0,74 et 1,72 dans le Valbonnais. Dans le Mercantour, pour les populations du Nord-Ouest et de Saint-Ours, le λ_{3t} variait respectivement entre 0,99 et 3,25 et entre 1,11 et 1,46. Les estimations les plus élevées de λ_{3t} , tant pour les populations des Écrins que pour celles du Mercantour, étaient $> 1,35$, ce qui correspond au maximum observé chez le bouquetin. Des études empiriques sur les populations colonisatrices suggèrent que les ongulés monotoques peuvent atteindre un maximum de λ compris entre 1,25 et 1,35 (Gaillard et al. 2000). Loison et al. (2002) ont rapporté une valeur de 1,30 dans la population hautement productive de bouquetins de Belledune au cours des années ayant suivi sa réintroduction. Par conséquent, on peut considérer avec certitude qu'un seuil d'environ 1,35 constitue la limite supérieure de la valeur maximale de λ pour le bouquetin.

Dans les Écrins, les valeurs élevées de λ_{3t} correspondaient aux années 2001 et 2002 au Champsaur, et à 2003 dans le Valbonnais. Si l'on excluait ces années (ce qui réduirait de deux

le nombre de valeurs de λ_{3t} pouvant être calculées), la moyenne de λ_{3t} se rapprocherait davantage de celle estimée à partir des modèles démographiques ($\lambda_3 = 1,06$ pour le Champsaur et $\lambda_3 = 0,90$ pour le Valbonnais).

Tableau 4. Estimations du recrutement (proportion de femelles ayant donné naissance à un chevreau ayant survécu jusqu'en avril), de la productivité (nombre de chevreaux nés par femelle adulte) et du taux de survie des chevreaux (S_j) dans les quatre populations de bouquetins des deux parcs nationaux Français

Park and populations	Recruitment	Productivity	S_j
Ecrins			
Valbonnais	0.402	0.728	0.552
Champsaur	0.496	0.535	0.926
Vanoise			
Maurienne	0.365	0.559	0.654
Prariond	0.344	0.500	0.688

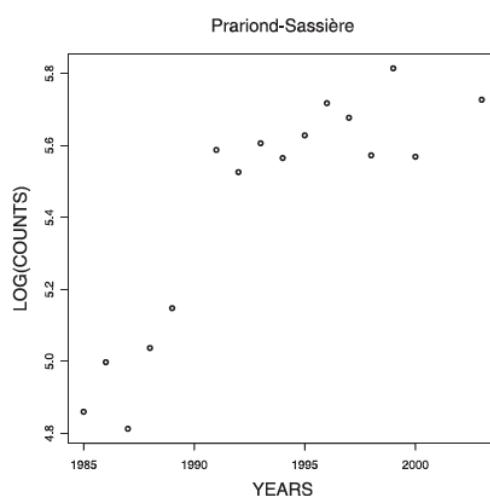


Figure 2. Évolution de la population de bouquetins de Prariond-Sassière entre 1985 et 2003

Dans le **Mercantour**, les valeurs élevées de λ_{3t} correspondaient aux années de réintroduction des bouquetins. Lorsque nous avons pris en compte les réintroductions dans l'estimation de λ_{3t} , la moyenne (λ_3 dans le **Tableau 3**) était de 1,29 pour le Nord-Ouest et de 1,22 à Saint-Ours, **ainsi**, l'estimation de λ_3 issue des recensements est restée supérieure à l'estimation de λ issue des modèles démographiques, quelle que soit la valeur de survie des petits considérée, en raison de surestimations de certains λ_{3t} ($> 1,35$) qui doivent être retirées des données de recensement. Dans le Nord-Ouest, les valeurs de λ estimées à partir du modèle démographique ne s'inscrivaient pas dans la distribution de λ_{3t} , estimée à partir des recensements annuels.

Comme mentionné ci-dessus, pour la population de **Prariond-Sassière**, sur l'ensemble de la période d'étude, les données de recensement ont conduit à un λ légèrement supérieur à λ obtenu à partir des modèles démographiques (voir **Tableau 3**), mais la distribution de λ_{3t} ne comportait aucune valeur douteuse (voir **Fig. 3**). Si l'on considère les deux périodes démographiques, la valeur de λ_{3t} avant 1990 était de 1,12 et, après 1990, celle de λ_{3t} (1,01) était inférieure à la valeur de λ estimée à partir du modèle démographique et se situait en dehors de la distribution de λ_{3t} , estimée à partir des recensements annuels après 1990. **De**

plus, comme prévu, nous avons constaté dans cette population une autocorrélation négative significative de λ_{3t} (test de GM : $P < 0,001$; **Tableau 5**).

Les deux séries chronologiques de recensements de bouquetins dans le Champsaur ont fourni des estimations similaires de λ_1 (1,19 contre 1,21 en décembre et janvier, respectivement) et étaient fortement corrélées (pente de $0,87 \pm 0,22$, $R^2 = 0,73$, $P = 0,0073$).

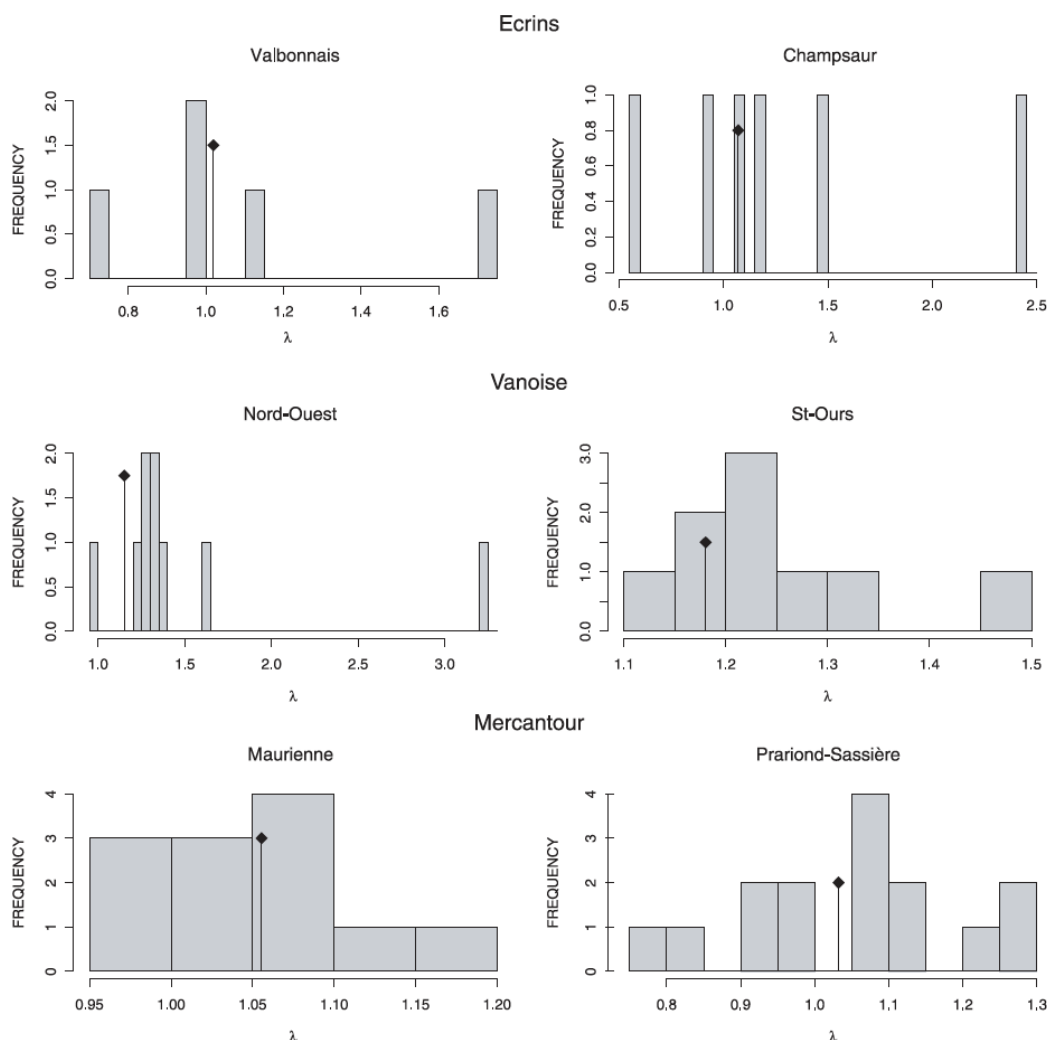


Figure 3. Répartition de la valeur de λ_{3t} estimée à partir des recensements annuels de bouquetins dans les six populations des trois parcs nationaux, la valeur de λ estimée à partir de modèles démographiques étant indiquée par le signe $\blacklozenge$

DISCUSSION

Nos résultats suggèrent que les recensements au sol peuvent, dans certaines circonstances, fournir des estimations satisfaisantes des tendances démographiques du bouquetin, comme on pouvait s'y attendre compte tenu des caractéristiques qui rendent cette espèce adaptée à ce type de recensement : grande taille corporelle, habitat ouvert et comportement grégaire. Dans toutes les populations, les taux de croissance moyens calculés à l'aide de différentes méthodes étaient très similaires. Selon Lebreton & Millier (1982), les méthodes λ_1 et λ_2 donnent de meilleurs résultats lorsque la population est recensée à intervalles réguliers et que les séries de comptages ne comportent pas de valeurs aberrantes. En revanche, les méthodes

λ_2 et λ_4 sont moins sensibles aux comptages manquants et aux erreurs importantes observées certaines années. Les similitudes entre les estimations de λ obtenues dans les présentes analyses reflètent les intervalles réguliers entre les recensements (environ un an) et suggèrent que la qualité des recensements était plutôt constante. La croissance démographique d'une année sur l'autre a toutefois été surestimée certaines années, puisque la valeur de λ était supérieure à ce qui est biologiquement possible pour cette espèce. Des valeurs élevées résultent généralement d'une sous-estimation substantielle de la population au cours d'une année donnée, ce qui donne l'impression d'une augmentation importante l'année suivante. Ces erreurs peuvent être évitées si les estimations de croissance démographique irréalistes (c'est-à-dire $\lambda > \lambda$ du maximum) sont exclues des analyses. La suppression des années présentant un sous-dénombrement important nécessitera l'exclusion de deux valeurs consécutives de λ (la valeur surestimée et celle de l'année précédente). Pour éviter les sous-dénombrements, il convient de prévoir des recensements annuels répétés.

Tableau 5. Estimations annuelles du λ_{3t} au sein de la population d'ibex des Alpes de Prariond-Sassière

Years	λ_{3t}
1985	1.147
1986	0.831
1987	1.252
1988	1.117
1989-1991	1.246
1991	0.940
1992	1.084
1993	0.960
1994	1.065
1995	1.094
1996	0.961
1997	0.901
1998	1.274
1999	0.782
2000-2003	1.054

Pour la population de la **Maurienne**, nous n'avons détecté aucun problème apparent dans les données de recensement, car les résultats obtenus par les deux méthodes étaient similaires : la population augmente actuellement d'environ 3 à 5% par an. À **Prariond-Sassière**, sur l'ensemble de la période d'étude, nous avons constaté une légère surestimation de λ issue des séries chronologiques de comptages par rapport aux modèles démographiques. Ce résultat n'est pas surprenant, car la population a d'abord augmenté puis s'est stabilisée, mais le modèle démographique n'a estimé λ que pendant la période de stabilisation. Dans ces conditions, le modèle démographique ne peut conduire qu'à une estimation de λ légèrement inférieure à celle des séries chronologiques de comptages.

Précision des comptages et autocorrélation

À **Prariond-Sassière**, nous n'avons constaté aucune valeur aberrante manifeste ($\lambda > 1,35$) dans la distribution des λ_t , mais une autocorrélation négative était évidente. Des comptages imprécis peuvent expliquer cette autocorrélation. Considérons une population dont le taux de croissance est égal à λ_a au cours des deux premières années de la période d'étude, et dont la croissance est égale à λ_b au cours des deux années suivantes. Supposons que, la première année, le dénombrement ait été précis, mais que, la deuxième année, il ait sous-estimé la taille de la population. Le taux de croissance estimé λ_a' serait inférieur au taux de croissance réel.

Si, au cours de la troisième année, la taille de la population est estimée avec précision, le taux de croissance de $\lambda b'$ serait supérieur au taux réel, λb . De tels schémas se produisent dans les recensements de bouquetins de cette région, car certaines années, pour des raisons inconnues, plusieurs bouquetins n'ont pas été comptabilisés lors des recensements.

Un autre problème majeur lié aux données de recensement est l'asymétrie dans la détection rétrospective des valeurs erronées. Comme chaque espèce possède une valeur maximale, toutes les valeurs de λ supérieures d'une unité à ce maximum peuvent être considérées comme des valeurs aberrantes. À l'inverse, les valeurs faibles de λ ne seraient pas nécessairement considérées comme des valeurs aberrantes. Dans le Champsaur, les calculs de λ effectués en 2001 et 2004 ont suggéré que la population avait diminué de moitié lors des recensements successifs de décembre, mais pas lors de ceux de janvier. Les recensements de janvier nous ont permis de détecter l'erreur dans les recensements de décembre, soulignant la nécessité de répéter les recensements.

Facteurs non pris en compte

Nos modèles démographiques ont calculé λ à partir d'une matrice de Leslie fondée sur des estimations moyennes des paramètres démographiques. La matrice tient compte de la variation liée à l'âge, mais la variation du cycle de vie provient également de nombreux autres facteurs tels que la dépendance à la densité (Fowler 1987), la variation environnementale et les rapports de sexe, qui n'ont pas été pris en compte. De plus, la matrice était basée sur des individus marqués qui n'étaient pas nécessairement représentatifs de l'ensemble de la population, en particulier lorsque seuls les animaux transloqués étaient marqués. Les performances démographiques des individus réintroduits peuvent s'écarter de la moyenne de la population, en particulier si la structure d'âge de l'échantillon marqué différait de celle de la population totale.

Des différences de structure d'âge entre les bouquetins marqués et non marqués étaient probables dans le Champsaur et le Valbonnais, où l'échantillon de bouquetins marqués suivis a vieilli au fil du temps, aucun nouvel animal n'ayant été marqué. À Prariond-Sassière, où les individus indigènes ont été marqués de manière continue, les résultats ont globalement confirmé notre hypothèse selon laquelle les comptages au sol sous-estimeraient la taille de la population. Un marquage continu et non biaisé des individus au fil du temps est nécessaire pour garantir que l'échantillon d'animaux marqués soit représentatif de la population.

CONCLUSION

Actuellement, les recensements annuels constituent l'outil le plus souvent utilisé pour surveiller les populations de bouquetins (Jacobson et al. 2004, Sather et al. 2002, 2007). Nos analyses suggèrent que les recensements au sol fournissent des estimations acceptables des tendances démographiques, après vérification des valeurs aberrantes. Une telle précaution n'a pas été prise dans les études antérieures sur les bouquetins fondées sur des recensements, de sorte que ces analyses ont probablement été biaisées par une croissance annuelle de la population bien supérieure à ce qui est biologiquement possible pour cette espèce. Comme l'illustre l'apparition de sous-estimations marquées certaines années, sans qu'il soit possible d'identifier le facteur à l'origine de celles-ci, les recensements annuels de bouquetins ne peuvent pas être utilisés pour estimer la taille de la population au cours d'une année donnée.

Il est au contraire nécessaire de disposer d'une série chronologique de recensements soigneusement vérifiés pour détecter les valeurs aberrantes afin de fournir des informations utiles à la gestion. Nous suggérons que des recensements répétés au cours d'une même année fourniraient des informations plus fiables sur la taille et les tendances de la population, en permettant de détecter les anomalies dans les recensements, comme l'illustre bien l'étude de cas du Champsaur. Compte tenu du temps et du coût des recensements au sol, la répétition des recensements pourrait nécessiter une réduction de l'intensité d'échantillonnage.

References

- Balmford, A., Green, R.E. & Jenkins, M. 2003: Measuring the changing state of nature. - *Trends in Ecology & Evolution* 18: 326-330.
- Caswell, H. 2001: Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation. 2nd Edition. - Sinauer Associates, Sunderland, Mass, 727 pp.
- Caughley, G. 1977: Analysis of vertebrate populations. - Wiley, London, 234 pp.
- Caughley, G. & Sinclair, A.R.E. 1994: Wildlife ecology and management. - Blackwell Scientific Publications, Boston, 344 pp.
- Choquet, R., Reboulet, A.M., Pradel, R., Gimenez, O. & Lebreton, J-D. 2003: User's manual for U-CARE. - Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier. Available at: www.cefe.cnrs.fr/biom/logiciels.htm
- Choquet, R., Reboulet, A.M., Pradel, R., Gimenez, O. & Lebreton, J-D. 2004: User's manual for M-SURGE 1.4 (Multistates SURvival Generalized Estimation) - Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier, Available at: www.cefe.cnrs.fr/biom/logiciels.htm
- Eberhardt, L.L. 1978: Appraising Variability in Population Studies. - *Journal of Wildlife Management* 42: 207-238.
- Eberhardt, L.L. 1991: Models of ungulates populations dynamics. - *Rangifer* 7: 24-29.
- Fowler, C.W. 1987: A review of density dependence in populations of large mammals. - *Current Mammalogy* 1: 401-441.
- Gaillard, J-M., Coulson, T. & Festa-Bianchet, M. 2008: Recruitment. - In: Jorgensen, S.E. & Fath, B.D. (Eds.); Population dynamics. Vol 4 of Encyclopedia of ecology, Elsevier, Oxford, pp. 2982-2986.

- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A. & Toïgo, C. 2000: Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 367-393.
- Gaillard, J.-M., Loison, A. & Toïgo, C. 2003: Variation in life history traits and realistic population models for wildlife management: the case of ungulates. - In: Festa-Bianchet, M. & Apollonio, M. (Eds.); *Animal behavior and wildlife conservation*. Island Press, Washington, DC, pp. 115-132.
- Gaillard, J.-M. & Yoccoz, N.G. 2003: Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? - *Ecology* 84: 3294-3306.
- Girard, I. 2000: Dynamique des populations et expansion géographique du bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*, L.) dans le Parc national de la Vanoise. - Unpublished PhD thesis, Université de Savoie, Chambéry, France, 318 pp. (In French).
- Hirzel, A. 2001: When GIS come to life. Linking landscape- and population ecology for large population management modelling: the case of Ibex (*Capra ibex*) in Switzerland. - Unpublished PhD thesis Université de Lausanne, Switzerland, 106 pp.
- Hurlbert, S.H. 1984: Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. - *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- Jacobson, A.R., Provenza, A., von Hardenberg, A., Bassano, B. & Festa-Bianchet, M. 2004: Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. - *Ecology* 85: 1598-1610.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. 1992: Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. - *Ecological monographs* 62: 67-118.
- Lebreton, J.-D. & Millier, C. 1982: *Modèles dynamiques déterministes en biologie*. - Masson, Paris, 208 pp. (In French).
- Leslie, P.H. 1945: On the use of matrices in population mathematics. - *Biometrika* 33: 182-212.
- Link, W.A. & Sauer, J.R. 1997: Estimation of population trajectories from count data. - *Biometrics* 53: 488-497.
- Loison, A., Toïgo, C., Appolinaire, J. & Michallet, J. 2002: Demographic processes in colonizing populations of isard (*Rupicapra pyrenaica*) and ibex (*Capra ibex*). - *Journal of Zoology (London)* 256: 199-205.
- Morellet, N., Gaillard, J.-M., Hewison, A.J.M., Boscardin, Y., Duncan, P., Klein, F. & Maillard, D. 2007: Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. - *Journal of Applied Ecology* 44: 634-643.
- Pradel, R. 1993: Flexibility in survival analysis from capture data: handling trap-dependence. - In: Lebreton, J.-D. & North, M. (Eds); *Marked individuals in the study of bird populations*. Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland, pp. 29-37.
- Pollock, K.H., Nichols, J.D., Simons, T.R., Farnsworth, G.L., Bailey, L.L. & Sauer, J.R. 2002: Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis. - *Environmetrics* 13: 105-119.
- Sæther, B.-E., Engen, S., Filli, F., Aanes, R., Schröder, W. & Andersen, R. 2002: Stochastic population dynamics of an introduced Swiss population of the ibex. - *Ecology* 83: 3457-3465.
- Sæther, B.-E., Lillegård, M., Grotan, V., Filli, F. & Engen, S. 2007: Predicting fluctuations of reintroduced ibex populations: the importance of density dependence, environmental stochasticity and uncertain population estimates. - *Journal of Animal Ecology* 76: 326-336.
- Stearns, S.C. 1976: Life-history tactics: a review of the ideas. - *Quarterly Review of Biology* 51: 3-47.
- Toïgo, C. 1998: *Stratégies biodémographiques et sélection sexuelle chez le bouquetin des Alpes (Capra ibex ibex)*. - Unpublished PhD thesis, Université Claude Bernard-Lyon 1, Lyon, France, 180 pp. (In French).
- Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Largo, E., Michallet, J. & Maillard, D. 2007: Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic Alpine ibex: evidence for a conservative life-history tactic. - *Journal of Animal Ecology* 76: 679-686.
- Yoccoz, N.G., Nichols, J.D. & Boulinier, T. 2001: Monitoring of biological diversity in space and time. - *Trends in Ecology & Evolution* 16: 446-453.