

CONSÉQUENCES DES PATHOLOGIES SUR LA DYNAMIQUE CONSÉQUENCES DES PATHOLOGIES SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'ONGULÉS SAUVAGES : EXEMPLE DU DES POPULATIONS D'ONGULÉS SAUVAGES

Alexandre Garnier

▶ **To cite this version:**

Alexandre Garnier. CONSÉQUENCES DES PATHOLOGIES SUR LA DYNAMIQUE CONSÉQUENCES DES PATHOLOGIES SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'ONGULÉS SAUVAGES : EXEMPLE DU DES POPULATIONS D'ONGULÉS SAUVAGES : EXEMPLE DU BOUQUETIN DES ALPES DANS LE PARC NATIONAL DE LA BOUQUETIN DES ALPES DANS LE PARC NATIONAL DE LA VANOISE VANOISE. Life Sciences [q-bio]. 2013. hal-01365907

HAL Id: hal-01365907

https://ephe.hal.science/hal-01365907

Submitted on 13 Sep 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

MÉMOIRE
présenté
par

Alexandre GARNIER
Pour l'obtention du
Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

CONSÉQUENCES DES PATHOLOGIES SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'ONGULÉS SAUVAGES : EXEMPLE DU BOUQUETIN DES ALPES DANS LE PARC NATIONAL DE LA VANOISE

soutenu le 13 Mai 2013 devant le jury suivant :

M. Claude Miaud - Président
M. Dominique Gauthier - Tuteur scientifique
M. Aurélien Besnard - Tuteur pédagogique
M. Jean-Michel Gaillard - Rapporteur
Mme Véronique Plaige - Examinateur

Mémoire préparé sous la direction de :

M. Dominique Gauthier
dominique.gauthier@cg05.fr
LDVHA des Hautes Alpes 5 rue des Silos - BP 63 - 05002 GAP CEDEX
au Parc national de la Vanoise. Directeur : M. Emmanuel Michaud

et de

M. Aurélien Besnard
Aurelien.BESNARD@cefe.cnrs.fr
BEV-EPHE UMR 5175 CEFE Campus CNRS 1919 route de Mende 34293 Montpellier cedex 5
Laboratoire: Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive. Directeur : M. Philippe Jarne
EPHE (Sciences de la Vie et de la Terre)

CONSÉQUENCES DES PATHOLOGIES SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'ONGULÉS SAUVAGES : EXEMPLE DU BOUQUETIN DES ALPES DANS LE PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Alexandre GARNIER

Soutenance le 13 Mai 2013

RÉSUMÉ :
Le rôle des pathologies dans la dynamique des populations d'ongulés est peu abordé dans la littérature. Les pathologies interviennent pourtant soit directement en diminuant la survie, soit en diminuant le recrutement. Elles ont donc un rôle crucial dans la régulation des populations.
Nous avons étudié deux populations de Bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) du Parc national de la Vanoise. Ces populations ont fait l'objet d'un suivi démographique par suivi individuel d'animaux marqués, et d'un suivi sanitaire. En 2007-2008, ces populations ont été touchées par une épizootie entrainant des infections respiratoires, caractérisées par des pneumonies interstitielles d'évolution chronique. L'objectif de ce travail est d'évaluer les effets immédiats et différés de cette épizootie sur la dynamique de ces populations. Il a également pour objectif d'évaluer l'impact du statut sanitaire de la population sur la survie adulte et le recrutement, ainsi que de tester si les maladies abortives ont un impact sur la reproduction.

Nous avons utilisé des modèles de Capture-Marquage-Recapture avec reprise des animaux morts pour modéliser la survie des adultes. Nous avons estimé les paramètres de reproduction avec des modèles de CMR Multi-évènements prenant en compte un mélange de deux classes de femelles. Ils nous ont permis d'estimer la survie du cabri et la probabilité de mise bas des femelles lors d'une nouvelle reproduction. L'influence de l'état sanitaire de la population, ainsi que des conditions météorologiques et de végétation, a été évaluée. Enfin, un Modèle Linéaire Généralisé Mixte nous a permis de voir si la séropositivité vis-à-vis de germes responsables de maladies abortives affectait la probabilité de mise bas des femelles l'année de leur capture.
L'impact direct de l'épizootie sur la survie adulte a été majeur, avec jusqu'à 90% de mortalité en 18 mois pour les femelles de plus de 8 ans. La survie des mâles adultes après l'épizootie a aussi été diminuée. L'effet sur la survie des cabris a été également très important, et cette survie n'est pas revenue pas au niveau précédent l'épizootie trois ans après celle-ci. Nous n'avons pas mis en évidence de rôle de l'état sanitaire de la population par rapport aux maladies abortives sur la survie.
Nous avons mis en évidence une hétérogénéité de la capacité des femelles à mettre bas, certaines femelles se reproduisant fréquemment alors que d'autres sont la plupart du temps en échec de reproduction. Nous avons montré l'existence d'un coût de la reproduction sur la survie et sur la reproduction suivante, qui affecte à la fois les femelles de bonne et de mauvaise qualité. Le coût de la reproduction sur la survie est masqué par l'effet qualité en dehors de l'épizootie alors qu'il est significatif durant celle-ci. Nous n'avons pas mis en évidence d'impact de l'état sanitaire de la population par rapport aux maladies abortives sur le recrutement.
Nous n'avons pas observé d'influence de la séropositivité vis-à-vis des maladies abortives ni de la densité sur la probabilité de mise bas. Les femelles de trois ans ont une probabilité de mise bas inférieure à celles de plus de quatre ans.
Ces résultats permettent de décrire précisément les paramètres de la dynamique de population affectés par l'épizootie de 2007-2008. Ils montrent l'importance de la prise en compte des différences individuelles dans la dynamique de population lorsqu'on veut mettre en évidence les effets de facteurs environnementaux comme le climat ou les pathologies. Ils réaffirment la nécessité de mettre en place des suivis à long terme sur les populations afin d'identifier d'éventuels problèmes de conservation des espèces.

MOTS-CLÉS : coût de la reproduction, CMR Multi Event, hétérogénéité, ibex, maladies abortives, pathologie, recrutement, survie

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES 1
LISTE DES FIGURES 4
LISTE DES TABLEAUX 6
PRÉAMBULE 7
CHAPITRE I. : LES PATHOLOGIES DANS LA DYNAMIQUE DE POPULATION DES ONGULÉS 9
1. LA PLACE DES PATHOLOGIES DANS LA DYNAMIQUE DE POPULATION 9
1.1. Les conséquences des pathologies 9
1.2. Un rôle régulateur des populations ? 10
2. La dynamique des populations d'ongulés 11
2.1. Les facteurs influençant la survie 11
2.1.1. La prédation 12
2.1.2. Le sexe 12
2.1.3. L'âge 13
2.1.4. La cohorte 13
2.1.5. Le statut reproducteur 14
2.1.6. La condition physique 14
2.1.7. La densité 14
2.1.8. Les conditions météorologiques 15
2.1.9. Les agents pathogènes 15
2.2. Les facteurs influençant le recrutement 16
2.2.1. L'âge 16
2.2.2. La condition physique 16
2.2.3. La cohorte 17
2.2.4. La densité 17
2.2.5. La qualité individuelle 18
2.2.6. Les conditions météorologiques 18
2.2.7. Les agents pathogènes 19
3. CONCLUSION I : LES RÔLES DES PATHOLOGIES DANS LA DYNAMIQUE DE POPULATION DES ONGULÉS 20
CHAPITRE II. : CONTEXTE DE L'ÉTUDE ET BILAN SANITAIRE DE LA POPULATION ÉTUDIÉE 21
1. l'ESPÈCE ÉTUDIÉE : LE BOUQUETIN DES ALPES 21
1.1. Systématique du genre *Capra* 21
1.2. Description et biologie 21
1.3. Historique 22
2. LES POPULATIONS ET SITE D'ÉTUDES 22
2.1. Les populations 23
2.1.1. La population de Haute Maurienne 23
2.1.2. La population de Peisey-Champagny 23
2.1.3. Cohabitation avec la faune domestique 24
2.2. Les méthodes de suivi 24

2.2.1. Comptages 24
2.2.2. Capture, marquage et observation 25
2.2.3. Le suivi sanitaire 25
3. LES PATHOLOGIES ÉTUDIÉES 26
3.1. Les endoparasites 26
3.2. Les maladies infectieuses à expression clinique 27
3.3. Les maladies infectieuses recherchées par les sérologies 27
3.3.1. Les maladies abortives 27
3.3.2. La Paratuberculose 28
3.3.3. Les infections à Pestivirus 29
3.3.4. Les infections à Lentivirus 29
4. Tests sérologiques 29
4.1. Méthode et interprétation 29
4.2. Résultats 30
4.3. Indicateurs sérologiques 30
5. L'ÉPIZOOTIE DE 2007-2008 31
5.1. Description 31
5.2. Diagnostic nécropsique 32
5.3. Etiologie 33
6. CONCLUSION II : CONTEXTE DE L'ÉTUDE 35
7. LES OBJECTIFS DE L'ÉTUDE 35
CHAPITRE III. : IMPACT DES PATHOLOGIES SUR LA SURVIE ADULTE 37
1. MatÉriel et Méthodes 37
1.1. Les données 37
1.1.1. Les individus suivis 37
1.1.2. Les données épidémiologiques 38
1.1.3. Les données liées au climat et à la végétation 39
1.2. Principe de l'estimation de la survie 40
1.3. Construction des modèles 42
2. RÉSULTATS 46
2.1. Survie des femelles de la population de Modane 46
2.2. Survie post-épizootique dans les populations de Modane et de Peisey-Champagny 49
3. Discussion 50
3.1. Survies saisonnières 50
3.2. Impact de l'épizootie sur les femelles de Modane 51
3.3. Impact de l'état sanitaire et des variables environnementales 52
3.4. Survies post-épizootiques des deux populations 52
4. CONCLUSION III : IMPACT DES PATHOLOGIES SUR LA SURVIE ADULTE 54
CHAPITRE IV. : IMPACT DES PATHOLOGIES SUR LE RECRUTEMENT 55
1. MATÉRIEL ET MÉTHODES 55
1.1. Les données 55
1.2. Modèle général : le modèle Multi-événements 55
1.3. Construction et choix des modèles 61
2. RÉSULTATS 63
2.1. Probabilités d'évènements 63
2.2. Survie des femelles 64

2.3. Survie du cabri 66
2.4. Probabilité de mise bas lors d'une nouvelle reproduction 67
2.5. Influence de l'état sanitaire et des conditions climatiques 69
3. DISCUSSION 71
3.1. Variations de la survie des cabris 71
3.2. Hétérogénéité individuelle de la reproduction 72
3.3. Coût de la reproduction 73
3.4. Effet de l'état sanitaire de la population et des variables environnementales 74
4. CONCLUSION IV : FACTEURS INFLUENÇANT LE RECRUTEMENT ET IMPACT DES PATHOLOGIES 76
CHAPITRE V. : STATUT SÉROLOGIQUE INDIVIDUEL D'UNE FEMELLE ET SUCCÈS DE REPRODUCTION 77
1. MATÉRIEL ET MÉTHODES 77
1.1. Les données 77
1.2. Analyse statistique 78
2. RÉSULTATS 79
3. DISCUSSION 81
3.1. Effet de l'âge sur la mise bas 81
3.2. Effet de la densité sur la mise bas 81
3.3. Effet de la présence d'anticorps vis-à-vis des maladies abortives sur la mise bas 82
4. CONCLUSION V : FACTEURS INFLUENÇANT LA FERTILITÉ 83
CHAPITRE VI. : CONCLUSION ET PERSPECTIVES 84
1. IMPACT DES AGENTS PATHOGÈNES 84
2. QUALITÉ INDIVIDUELLE ET COÛT DE LA REPRODUCTION 85
3. IMPLICATIONS 86
4. LIMITES MÉTHODOLOGIQUES 87
5. PERSPECTIVES 88
BIBLIOGRAPHIE 90

PRÉAMBULE

La préservation de la biodiversité et la gestion de la faune sauvage impliquent de bien connaître l'écologie des espèces. Pour les espèces animales, l'étude de la dynamique des populations est une composante essentielle des connaissances à acquérir. Elle permet en effet de connaître le statut de conservation des espèces concernées, mais surtout de comprendre les mécanismes qui régissent les fluctuations des populations au cours du temps (Caughley 1977).

Le suivi des grands mammifères herbivores est bien adapté aux études démographiques parce que ce sont des espèces itéropares et longévives, et qu'elles ont une structure de population complexe (Gaillard *et al.* 1989; Gaillard *et al.* 1998). Ainsi, un individu va en général subir des conditions environnementales variées au cours de son existence. La structure de la population présente à un moment donné est le résultat des processus et événements des dix années précédentes et cette structure affectera la dynamique de population de la décade suivante (Festa-Bianchet & Cote 2008).

Des événements entrainant des changements importants dans l'écosystème (feux de forêts, conditions climatiques extrêmes, apparition de nouveaux prédateurs ou compétiteurs, maladies) peuvent avoir des effets majeurs sur la dynamique de population. Pourtant, ils sont souvent trop rares pour être détectés ou quantifiés par des recherches limitées à quelques années (Festa-Bianchet & Cote 2008). De plus, ces facteurs modifiant la taille des populations agissent rarement de façon isolée. Par exemple, la masse corporelle aura une influence sur la survie seulement dans des conditions de densité importante (Festa-Bianchet et al. 1997) et l'impact démographique d'un hiver difficile variera selon la structure d'âge de la population (Coulson et al. 2000). Les dynamiques des populations sont donc affectées à la fois par un ensemble de variations stochastiques de l'environnement et par la réponse des populations à la densité (Saether 1997). Il faut donc réaliser des études suffisamment longues, en prenant en compte l'ensemble de ces facteurs, pour mettre en évidence leur rôle précis.

Par rapport à la perte d'habitat, la destruction directe ou la pollution, la menace posée par les maladies sur les enjeux de conservation peut sembler à première vue mineure. Pourtant les pathogènes sont connus pour être impliqués dans le déclin ou l'extinction d'espèces de taxons variés comme les grenouilles arboricoles ou les tortues (Cleaveland et al. 2002). L'étude des agents infectieux et des maladies qu'ils provoquent est de ce fait devenue un enjeu majeur pour la conservation des espèces sauvages et dans l'étude des écosystèmes (Daszak et al. 2000).

Les espèces sauvages sont, par leurs interactions avec l'homme, parfois à l'origine de maladies émergentes qui constituent des menaces pour la biodiversité (Smith *et al.* 2009; Gortazar et al. 2010) mais aussi pour la santé humaine (Daszak et al. 2000; Jones et al. 2008). Le franchissement de la barrière spécifique d'un agent pathogène vers une espèce sauvage peut avoir des conséquences dramatiques. Ainsi des épidémies accompagnées d'épisodes de forte mortalité ont été observées suite au passage du Canine Distemper Virus, responsable de la maladie de Carré du chien, chez le lycaon *Lycaon pictus*, conduisant en 1991 à l'extinction de la population de lycaons

du Serengeti (Daszak et al. 2000). Chez le lion *Panthera leo*, ce virus a provoqué la mort de 30% des individus du Serengeti et du Masai Mara (Roelke-Parker et al. 1996). Il a également décimé la population de furets à pied noir *Mustela nigripes* aux Etats-Unis (Roelke-Parker *et al.* 1996; Cleaveland *et al.* 2002).
Les transmissions de maladies infectieuses entre la faune domestique et la faune sauvage ont été récemment bien documentées (Gortázar et al. 2007), notamment pour les ongulés artiodactyles (Martin et al. 2011b). La faune sauvage protégée peut d'une part être exposée aux maladies de la faune domestique, mais peut aussi, en constituant un réservoir de l'agent pathogène, constituer une source de ré-infestation pour la faune domestique (Conner et al. 2008; Naranjo et al. 2008).
Étudier les interactions entre faune domestique et faune sauvage implique de mettre en place sur l'espace concerné à la fois un suivi sanitaire et un suivi démographique des populations sauvages concernées, afin d'identifier et de mesurer les risques. Cela permet d'envisager des mesures de maitrise sanitaire. Par exemple, en Europe, un programme de vaccination des sangliers (*Sus scrofa*) contre la peste porcine classique (PPC) a permis de maitriser l'expansion de la maladie, et ainsi de limiter les risques de transmission aux porcs d'élevage, sans toutefois éradiquer l'agent pathogène (Rossi et al. 2010). Des programmes de vaccination du blaireau (*Meles meles*) contre la tuberculose à *Mycobacterium bovis* ont pour les mêmes raisons débuté récemment au Royaume-Uni et en Espagne (Ballesteros et al. 2011; Corner et al. 2011). Les dernières modélisations statistiques de la transmission et de la progression de cette bactérie, ainsi que de la gravité de la maladie selon le sexe permettront d'améliorer les mesures de gestion afin de réduire l'impact de cette infection zoonotique sur l'industrie de l'élevage au Royaume-Uni (Graham et al. 2013). Des études effectuées aux USA ont montré que le meilleur moyen de réduire le risque de transmission de maladies respiratoires du bétail domestique vers le mouflon canadien (*Ovis canadensis*), qui est une espèce menacée, est d'empêcher une superposition des zones de pâtures entre animaux sauvages et domestiques (Clifford et al. 2009).

Les parcs nationaux de montagne sont des lieux privilégiés pour l'étude des interactions entre activités humaines et diversité biologique. La faune sauvage y est, de par son statut de protection, abondante, et elle cohabite avec un pastoralisme omniprésent. Le travail proposé dans ce mémoire vise à comprendre comment les pathologies s'inscrivent parmi les composantes de la dynamique de population du bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) du Parc national de la Vanoise. Des travaux antérieurs sur cette population ont expliqué certains mécanismes, comme la variation du taux de reproduction des femelles selon le stade démographique de la population, l'effet structurant de l'âge sur les paramètres démographiques que sont la survie et le recrutement, ou le faible impact des fluctuations climatiques (Gauthier et al. 1991; Girard et al. 1998; Girard et al. 1999; Girard 2000; Largo 2009). Cependant les pathologies ont été peu étudiées dans ce cadre et les questions concernant leur impact sur l'évolution des effectifs de Bouquetins n'ont pas été abordées. Connaître précisément quels paramètres démographiques sont affectés par ces pathologies reste une interrogation majeure. Il serait également intéressant de savoir si les agents pathogènes agissent en interaction avec d'autres facteurs.

Le premier chapitre présentera une synthèse des connaissances bibliographiques disponibles à ce jour sur la place des pathologies dans la dynamique

de population des ongulés sauvages. Nous nous intéresserons aux ongulés de la famille des cervidés et des bovidés, avec un intérêt particulier pour les études concernant les ongulés de montagne lorsqu'elles sont disponibles. Les pathologies étudiées dans ce travail seront, avec le contexte et l'objectif de l'étude, présentés dans le second chapitre. Dans le troisième chapitre, nous exposerons les résultats que nous avons obtenus concernant l'impact des pathologies sur la survie des adultes de Bouquetin des Alpes du Parc national de la Vanoise. Les résultats sur les conséquences de ces pathologies sur le recrutement seront présentés dans le quatrième chapitre. Nous verrons dans le chapitre suivant si le statut sérologique individuel des femelles a une influence sur leur succès de reproduction. La discussion générale présentée dans le dernier chapitre ouvrira sur les implications, les limites méthodologiques et les perspectives apportées par les résultats obtenus.

CHAPITRE I. : CHAPITRE I. : LES PATHOLOGIES DANS LA DYNAMIQUE DE POPULATION DES ONGULÉS

Dans ce chapitre, nous rappellerons tout d'abord quelle place occupent les pathologies dans la dynamique des populations d'ongulés. Puis nous verrons quelles sont les principales caractéristiques de cette dynamique, en précisant les données disponibles pour le bouquetin des Alpes.

1. LA PLACE DES PATHOLOGIES DANS LA DYNAMIQUE DE POPULATION

Les écologistes et gestionnaires ont longtemps considéré que les parasites n'influençaient pas la dynamique de leur population hôte (Lack 1954). Les épidémies étaient alors expliquées par la rupture de l'équilibre hôte/parasite due aux conditions environnementales. De nombreux scientifiques ont depuis montré que les pathologies ont des effets significatifs sur les variations des populations d'hôtes (Hudson et al. 2002).

1.1. Les conséquences des pathologies

Les infections parasitaires dans les populations sauvages peuvent se produire soit sous forme d'épidémies (définies comme soudaines, se propageant rapidement, ou augmentant rapidement en prévalence ou en intensité), soit sous forme d'endémies (la prévalence des parasites ne montre pas de grandes fluctuations dans le temps dans un endroit donné). Lors de ces épidémies, on observe des « vagues » d'infections, après lesquelles le pathogène disparaît, les individus étant soit morts, soit immunisés (Tompkins et al. 2002).

Les parasites ont d'abord des effets directs en induisant des dysfonctionnements dans les organismes hôtes. L'infection se traduit par des signes cliniques, qui peuvent aller jusqu'à la mort de l'hôte. Par exemple, le virus de la maladie de Carré a entrainé une très forte mortalité chez les lions (*Panthera leo*) du Serengueti (Roelke-Parker et al. 1996). Ces pathologies peuvent donc menacer la pérennité de populations sauvages.

Le parasite peut aussi entraîner une baisse de la fécondité en provoquant des avortements et de la mortinatalité, comme par exemple avec la salmonellose à *Salmonella AbortusOvis* ou la brucellose bovine à *Brucella abortus (*Cordier 1991*)*. Une étude des parasites du lagopède des saules (*Lagopus lagopus*) a montré que des

macroparasites entrainaient non seulement la baisse de la masse et de la condition corporelle, mais aussi une hausse de la mortalité des nichées (Holmstad et al. 2005).

Les parasites peuvent de plus diminuer la valeur sélective de leur hôte même s'ils n'entrainent pas directement sa mort. En effet, en prélevant ses ressources énergétiques, ils altèrent sa croissance, sa survie ou sa fécondité. Chez le lagopède des saules, la charge parasitaire totale avait un effet additif sur la fitness de l'hôte, bien qu'aucun des parasites n'ait un impact significatif à lui seul (Holmstad et al. 2005).

Il faut y ajouter pour l'hôte le coût énergétique des défenses immunitaires mises en place pour lutter contre le parasite. L'organisme infecté doit alors faire des compromis dans l'allocation des ressources énergétiques aux différentes fonctions physiologiques (Schmid-Hempel 2003). Par exemple chez les oiseaux, l'augmentation de l'effort de reproduction diminue les défenses immunitaires et augmente la prévalence de certains parasites (Nordling et al. 1998) alors que la sollicitation du système immunitaire diminue la capacité de nourrissage des jeunes (Råberg et al. 2000).
Ces effets indirects sont difficiles à démontrer, car ils interagissent avec tous les autres facteurs affectant la survie et la fécondité, surtout en l'absence de manifestations cliniques (Combes 1995).

Les premiers modèles mathématiques montrant comment un parasite peut limiter la taille d'une population ont été élaborés par Anderson et May en 1979 (*in* Tompkins et al. 2002). Cependant montrer que le parasite diminue la survie ou la fécondité d'une population ne suffit pas ; il convient de définir si cette diminution est additive ou compensatoire (Combes 1995).

- Elle est additive si elle ne se serait pas produite en l'absence du parasite. Dans ce cas, le parasite est un facteur densité indépendant limitant de la taille de population
- Elle est compensatoire lorsque le parasite n'augmente pas cette diminution de survie ou de fécondité ; il contribue simplement à réguler la population en orientant la mortalité (ou la baisse de reproduction) vers les animaux malades. Il agit alors comme tout facteur densité dépendant.

Lorsque l'on cherche à déterminer l'effet d'un parasite sur la dynamique de population, il est important de distinguer si le parasite joue un rôle dans la limitation (il détermine la taille de la population et a un effet densité-indépendant), ou/et dans la régulation (il induit un retour à la densité d'équilibre et a un effet densité-dépendant) (Pioz 2006).

1.2. Un rôle régulateur des populations ?

Démontrer en conditions naturelles que les parasites régulent la population hôte est difficile quand cette population est à l'équilibre, c'est-à-dire quand ses effectifs évoluent peu dans le temps (Tompkins et al. 2002). Les interactions entre le rôle des parasites sur la survie ou la reproduction de l'hôte et d'autres facteurs, comme le climat hivernal, la densité ou la disponibilité alimentaire, rendent les phénomènes difficiles à appréhender. Le recours expérimental à des antiparasitaires a montré que cela pouvait dans certains cas améliorer la survie hivernale des individus débarrassés de leurs macroparasites (voir exemple du mouton de Soay *Ovis aries et* du nématode *Teladorsagia circumcincta in* Hudson et al. 2002). Nous nous retrouvons face à des effets confondants de la structure sociale, de la densité de population, et des conditions environnementales, qui sont délicats à séparer.

De plus, le lien entre la prévalence d'une pathologie dans la population étudiée et ses conséquences peut être difficile à percevoir. En effet, si le parasite est le seul facteur densité dépendant régulant la population, la proportion de la population affectée par une morbidité due à l'infection sera proportionnelle au taux de croissance de la population. Si le taux de croissance est faible, le parasite sera perçu comme entrainant une très faible mortalité, alors qu'il régule toujours la population. De plus la prévalence de la pathologie peut être très faible alors que l'impact sur la population est important (Tompkins et al. 2002).

La première étude à avoir mis en évidence l'effet de régulation d'un parasite sur une population naturelle a été celle d'Hudson et al. (1992) sur le lagopède rouge d'Écosse (*Lagopus lagopus scoticus*) et son ver parasite, le nématode *Trichostrongylus tenuis*. Dans ce cas, la mortalité et la baisse de fécondité induits par le parasite sont additifs et densité dépendants (facteur à la fois limitant et régulateur). De plus, le parasite entraine des fluctuations cycliques des populations de lagopèdes de 4 à 7 ans (Hudson et al. 1992; Hudson et al. 1998).

Plus récemment, une expérimentation a permis de quantifier l'impact de la densité sur la propagation des macroparasites gastro-intestinaux du chevreuil (*Capreolus capreolus*), après prise en compte des influences possibles de la date, de l'âge, du sexe, de la masse corporelle et des conditions météorologiques. On observe que le degré d'infestation dépend fortement du sexe et de l'âge des individus, et qu'il y a une corrélation négative entre infestation parasitaire et masse corporelle. Mais plus intéressant, il y a une variation du taux d'exposition des individus aux parasites selon la densité (Body et al. 2011).

2. La dynamique des populations d'ongulés

La dynamique de population peut se définir comme l'étude des variations spatiales et temporelles de l'effectif d'une population (Moss et al. 1982). Ces variations résultent de l'intensité respective des paramètres démographiques de la population, en réponse aux fluctuations environnementales. Les taux de natalité et d'immigration constituent des flux « entrants », tandis que la mortalité et l'émigration constituent des flux « sortants ». La connaissance des facteurs qui influent cette dynamique est essentielle pour comprendre le fonctionnement d'une population et pour prévoir son évolution dans le temps.

Dans notre étude, les populations étudiées sont considérées comme closes, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de migrations vers d'autres populations. En effet, les animaux marqués (n=158) lors de cette étude sont restés dans leur population d'origine. Seul un mâle a effectué des allers-retours entre les deux populations.

Comme cela est classiquement étudié chez les ongulés et le bouquetin en particulier, nous nous intéresserons au recrutement, qui prend en compte à la fois la fécondité et la survie des cabris (Gaillard et al. 1998; Cote & Festa-Bianchet 2001; Largo 2009). Les femelles élevant leur cabri jusqu'à la fin du premier hiver seront donc en « succès d'élevage » ou succès reproducteur.

Nous rappellerons donc d'abord quels sont les facteurs qui influencent la survie, avant de décrire ceux qui influencent le recrutement.

2.1. Les facteurs influençant la survie

Nous décrirons ici les facteurs influençant la survie des animaux de plus de 1 an. En effet, la première année de vie présente une survie aux caractéristiques bien différentes car beaucoup plus variable.

Les principaux facteurs susceptibles d'influencer la survie d'un ongulé peuvent être propres à l'individu (facteur intrinsèque ou individuel) ou dépendant de l'environnement de l'animal (facteur extrinsèque ou environnemental).

2.1.1. La prédation

La prédation peut être une cause de disparition de populations fragmentées et isolées (Festa-Bianchet et al. 2006).

Dans nos régions, les ongulés sont des espèces proies pour le loup (*Canis lupus*) et le lynx boréal (*Lynx lynx*). La présence de ces prédateurs entraine une diminution de la survie des adultes, ainsi qu'une diminution du recrutement par la prédation des jeunes, individus les plus vulnérables (Gaillard et al. 2000b).

Le bouquetin étant une espèce protégée, la chasse, que l'on peut considérer comme une forme de prédation par l'homme, ne le concerne pas.

Le bouquetin possède un système de fuite particulier en utilisant les falaises comme zone de protection ; ceci est d'ailleurs un facteur important de ségrégation sexuelle pour cette espèce (Grignolio et al. 2007a). En effet, afin de mettre à l'abri leur cabri, les femelles utilisent préférentiellement les pentes rocheuses, inaccessibles à un éventuel prédateur (Grignolio et al. 2007b), alors que les mâles s'installent plus facilement dans les pâturages.

Aussi, le bouquetin n'est quasiment pas présent dans le régime alimentaire du loup, par rapport aux autres espèces d'ongulés présentes dans les mêmes zones que sont le chamois (*Rupicapra rupicapra*) et le mouflon (*Ovis gmelini musimon)* (Poulle et al. 1997).

La prédation est donc une cause de mortalité négligeable pour cette espèce en général et dans notre étude en particulier.

2.1.2. Le sexe

Les femelles d'ongulés ont en général une survie supérieure à celle des mâles (Loison et al. 1999a; Festa-Bianchet & Cote 2008). Cette différence est expliquée par le fait que les mâles ont des dépenses énergétiques accrues, de par leur plus grande taille corporelle d'une part et lors du rut d'autre part.

Cependant, une étude comparée des taux de survie adultes de 18 espèces d'ongulés montre que la différence de survie entre mâles et femelles n'est pas corrélée au niveau de polygynie ou au dimorphisme sexuel mais serait plutôt le fait des conditions environnementales (Toïgo & Gaillard 2003). En effet, lors de conditions environnementales difficiles, le coût énergétique supplémentaire lié à la grande taille des mâles entrainerait une détresse physiologique et une baisse de leur survie.

Chez le bouquetin, comme chez le mouflon (Cransac et al. 1997), aucune différence de survie entre mâles et femelles n'a été montrée (Toïgo et al. 1997; Toïgo et al. 2007b; Largo 2009). Dans certaines populations, on a même observé une survie des mâles supérieure à celle des femelles (Largo 2009). Il serait donc une exception au schéma général admis pour les ongulés.

2.1.3. L'âge

Le bouquetin des Alpes présente des patterns de survie typiques des grands vertébrés avec une très forte survie adulte (Gaillard et al. 2000b). Cependant la survie des jeunes et des mâles est plus élevée que celle des autres grands herbivores (Toïgo et al. 2007b).

Le suivi d'individus marqués sur le long terme a permis de démontrer l'existence d'une sénescence dans les populations naturelles de grands mammifères (Loison et al.

1999a; Gaillard & Yoccoz 2003; Gaillard *et al.* 2004). L'analyse de la sénescence montre que la mortalité croit de façon exponentielle avec l'âge suivant le modèle de Gompertz chez les deux sexes (Gaillard et al. 2004).
Chez le bouquetin des Alpes, cette phase de sénescence a été constatée chez les mâles de la population de Belledonne (Toïgo 1998) et ceux de la population de Champagny-Peisey en Vanoise lors de sa phase d'expansion (Girard 2000).
Plus récemment, plusieurs études ont montré que l'âge a un effet structurant sur la survie des bouquetins des deux sexes, permettant de définir quatre classes d'âge : 1-2 ans ; 2-7 ans ; 8-12 ans ; 13 ans et plus (Toïgo et al. 2007b; Largo 2009). Si on analyse les valeurs moyennes de plusieurs populations, les mâles et les femelles ont une très forte survie entre 2 et 8 ans, autour de 91% ; de 8 à 12 ans, la survie est toujours forte puisqu'elle s'élève à 86% ; puis elle diminue après 13 ans à une vitesse variable selon la population considérée, avec une moyenne de 53% pour les mâles et 75% pour les femelles (Largo 2009). Les informations sur la classe d'âge 1-2 ans ne sont pas disponibles car les cabris de bouquetins sont trop peu souvent capturés et marqués.
Une particularité de cette espèce est aussi la forte survie des mâles jusqu'à l'âge de 12 ans, signant une stratégie conservatrice basée sur une maximisation de la survie pour atteindre une grande taille corporelle et de cornes et donc acquérir un meilleur succès reproducteur (Toïgo et al. 2007b).
On trouve donc dans les populations de bouquetins une forte proportion de vieux animaux, notamment quand les populations sont stables ou en déclin. Par conséquent, comme la survie et la reproduction des vieux individus sont plus faibles et plus sensibles aux facteurs environnementaux que celles des jeunes adultes (Gaillard et al. 2000b), l'impact de changements environnementaux (climat par exemple) dépendra de la structure d'âge de la population étudiée (Coulson et al. 2001).

2.1.4. La cohorte

Les animaux sont particulièrement sensibles aux conditions environnementales (climat, densité de population) dans les premiers stades de leur développement. Des difficultés pendant la croissance des premiers mois ont un impact qui perdure toute la vie de ces individus qui ont alors une survie inférieure (Forchhammer et al. 2001). Au final, ces conséquences se traduisent par des effets retards sur les performances de l'ensemble des animaux nés pendant une même année ou une même période (Gaillard et al. 2000b).

Chez le bouquetin des Alpes, ce type d'effet appelé effet « cohorte » affecte à long terme la croissance des mâles mais pas celle des femelles. Celles-ci montrent une croissance compensatoire : les femelles ayant une faible croissance la première année auront une croissance plus importante les années suivantes. Ce n'est pas le cas pour les mâles, probablement à cause de contraintes évolutives qui sélectionnent un développement maximal des cornes chaque année, empêchant une croissance compensatoire (Toïgo et al. 1999).

2.1.5. Le statut reproducteur

La reproduction entraîne chez les ongulés une augmentation des dépenses énergétiques (Sadleir 1969; Festa-Bianchet et al. 1995; Festa-Bianchet & Cote 2008). On peut alors parler de coût de la reproduction (Hamel et al. 2010).

Pour les mâles, il se produit au moment du rut par les poursuites et les combats, qui entraînent une diminution du temps passé à l'alimentation. Pour les femelles, ce sont la gestation et la lactation qui représentent des activités physiologiques couteuses en

énergie qui peuvent se faire au détriment d'autres activités physiologiques comme la croissance ou les défenses immunitaires. Chez le bouquetin des Alpes, les femelles élevant un petit s'alimentent et se déplacent autant que les autres individus, mais sont plus vigilantes et diminuent de fait le temps passé à se reposer (Toïgo 1999).
Durant les épisodes de pneumonie chez le mouflon canadien (*Ovis canadensis*), les femelles qui se sont reproduites dès 2 ans sont plus susceptibles de mourir que les autres. Ceci indiquerait l'existence d'un compromis entre l'effort de reproduction et la capacité à survivre lors d'une épidémie (Festa-Bianchet 1989). Cependant, une reproduction précoce semble peu affecter la croissance et les femelles mettant bas dès 2 ans, qui paraissent compenser le coût énergétique de la reproduction en exploitant le fourrage estival (Festa-Bianchet et al. 1995).

2.1.6. La condition physique

Le poids de l'individu peut être un facteur déterminant pour la survie ; chez le bighorn, la survie augmente avec le poids chez les jeunes et les femelles sénescentes mais le poids n'affecte pas la survie des adultes (Festa-Bianchet et al. 1997). Chez le mouton de Soay, le poids est le principal facteur influençant la survie des agneaux, des juvéniles et des adultes. Les animaux plus lourds disposent de meilleures réserves de graisse pour faire face aux conditions difficiles (Milner et al. 1999). Chez le chevreuil et le mouflon canadien, il existe une corrélation forte entre la masse d'une femelle adulte et la probabilité qu'elle a d'atteindre un âge élevé (Gaillard et al. 2000a).

2.1.7. La densité

La survie des ongulés adultes est stable et reste relativement élevée quand la densité varie (Gaillard et al. 2000b; Loison et al. 2002; Bonenfant et al. 2009).

Pour les populations de bouquetins réintroduites en Suisse, la régulation par la densité était présente dans 53,6% des populations étudiées mais était en général faible (Saether et al. 2007). Dans le Parc National du Grand Paradis, voisin italien du Parc National de la Vanoise, la densité limite la taille de la population, mais elle agit en interaction avec la hauteur de neige en hiver (Jacobson et al. 2004).
Toutefois, il est très important de prendre en compte la structure d'âge dans les études, car de nombreux cas de densité dépendance de la survie des adultes ne sont en fait qu'apparents : ce sont les changements de la structure d'âge de la population qui induisent les variations de la survie (Festa-Bianchet et al. 2003). De plus, les populations de bouquetins montrent une densité dépendance apparemment retardée à cause des interactions entre la structure d'âge et les effets climatiques (Lande et al. 2002; Bjørnstad et al. 2004).

2.1.8. Les conditions météorologiques

Les conditions climatiques peuvent influencer la survie des individus directement, par les coûts énergétiques dus à la thermorégulation, ou indirectement, par l'influence sur la végétation et donc la disponibilité alimentaire. Ces variations peuvent affecter de façon différente les individus selon leur sexe ou leur âge (Milner et al. 1999). La réponse à un changement climatique dépend donc de la structure d'âge de la population (Coulson et al. 2001).

Chez le mouflon des Rocheuses, le climat hivernal n'affecte pas directement la survie des adultes (Jorgenson et al. 1997). Chez les femelles de chamois et d'isard (*Rupicapra pyrenaica*), on n'observe pas non plus d'effet direct d'un hiver rigoureux et neigeux. Par contre, la neige aurait un effet positif sur la survie adulte par son influence sur la phénologie de la végétation, et en augmentant sa qualité. De même, les

précipitations printanières peuvent avoir un effet bénéfique en améliorant la pousse de la végétation (Loison et al. 1999b).
La survie peut être affectée par des évènements climatiques exceptionnels, probablement en interaction avec une forte densité de population. Ainsi, un épisode neigeux exceptionnel dans les Alpes durant l'hiver 2008-2009 a entrainé une mortalité de 43% chez les femelles chamois de 2 à 9 ans du Parc Naturel Alpi Marittime, soit près de cinq fois supérieure à celle rapportée par les études précédentes. Durant cette période, la mortalité des mâles adultes était de 44% dans le Parc Naturel Alpi Marritime tandis qu'elle montait à 81% pour ceux du Parc National du Grand Paradis (Rughetti et al. 2011).

Pour les bouquetins du Parc National du Grand Paradis, la survie adulte a augmenté les années où la hauteur de neige était faible (Jacobson et al. 2004). Outre l'impact direct des avalanches, il est difficile pour les animaux de trouver de la nourriture quand la neige est abondante, et ils peuvent se trouver en état de misère physiologique à la fin de la période hivernale (Von Hardenberg et al. 2000).

Pour les populations réintroduites de bouquetins suisses, le climat hivernal est un facteur limitant de la taille des populations. Lors de cette saison, l'espace disponible pour les animaux est en effet limité et il y a régulation de la population quand la densité est trop importante (Saether et al. 2002). Le climat hivernal, mais aussi les précipitations estivales, affectent l'évolution annuelle de la taille de la plupart des populations de bouquetin si on a préalablement pris en compte les effets de la densité dépendance et la stochasticité démographique. Cette influence s'opère par la perte d'individus l'hiver ou en début d'été (Grotan et al. 2008).
Le bouquetin semble toutefois bien adapté pour amortir la variabilité environnementale induite par le climat, la survie des femelles et des jeunes mâles variant très peu d'une année à l'autre (Loison et al. 2002; Toïgo et al. 2007b; Grotan et al. 2008).

2.1.9. Les agents pathogènes

Dans les populations d'ongulés, les agents pathogènes peuvent affecter la survie lors d'épizooties : kératoconjonctivite chez le chamois de Bauges (Loison et al. 1996) et le mouflon canadien (Jansen et al. 2006); gale sarcoptique chez le mouflon à manchette (*Ammotragus lervia*) (Gonzalez-Candela et al. 2004), le chamois (Rossi et al. 1995) et le bouquetin ibérique (Leon-Vizcaino et al. 1999) ; pneumonie chez le mouflon canadien (Foreyt & Jessup 1982; Jorgenson et al. 1997).

Les études mettent en évidence un impact à court terme de la pathologie sur la survie des ongulés avec une récupération démographique relativement rapide (Loison et al. 1996; Cransac et al. 1997; Jorgenson et al. 1997). L'impact de la maladie peut aussi être indirect : chez le mouflon canadien, la kératoconjonctivite entraine une diminution des déplacements et de l'alimentation, les causes de mortalité des animaux atteints étant alors les prédateurs (50%) et la détresse physiologique (44%) (Jansen et al. 2007).
Pour le bouquetin des Alpes, la kératoconjonctivite peut entrainer une mortalité assez importante, comme celle observée en Suisse entre août 1997 et février 1999 où elle s'élevait à 27% des effectifs globaux (Degiorgis et al. 2000). Toutefois, il faut relativiser cet impact, les tirs « sanitaires » visant à supprimer les animaux malades augmentant souvent artificiellement la mortalité. En Vanoise, l'épizootie de kératoconjonctivite de 1983 a entrainé une mortalité de 10 à 15% (Hars & Gauthier 1994). La récupération démographique a été rapide (1 an), une immunité s'installant dans la population

(Gauthier 1991).
La gale sarcoptique à *Sarcoptes sciabei* est la pathologie dont les conséquences démographiques sont les plus dramatiques chez le bouquetin. Dans une population d'environ 9 000 bouquetins ibériques, une épizootie de gale sarcoptique, survenue en 1988, a laissé un reliquat de moins de 1000 individus survivants (plus de 90 % de mortalité) (Hars & Gauthier 1994). Lors de l'étude d'une petite population de 35 bouquetins ibériques, une épidémie de gale sarcoptique a entrainé la mort de la totalité des individus (Leon-Vizcaino et al. 1999). Cette pathologie touche également le bouquetin des Alpes en Italie, en Slovénie et en Autriche (Rossi et al. 2007).

2.2. Les facteurs influençant le recrutement

Dans les populations d'ongulés, la survie juvénile (survie des individus la première année) est un paramètre clé de la dynamique de population, du fait de sa forte variabilité, et ce malgré un faible impact relatif sur le taux de multiplication (Gaillard et al. 1998). Ceci a été confirmé pour le Bouquetin des Alpes (Toïgo et al. 2007a).

2.2.1. L'âge

Le succès reproducteur peut varier avec l'âge de la femelle. Ainsi, la fertilité de la chèvre des rocheuses décline à partir de l'âge de 12 ans, alors que la survie des jeunes à 1 an est indépendante de l'âge des femelles (Festa-Bianchet & Cote 2008).
Pour le bouquetin des Alpes dans le massif de Belledonne, les femelles de 2 ans et de plus de 10 ans ont un succès de reproduction inférieur aux femelles qui ont de 3 à 10 ans. Cependant pour la population ancienne de Maurienne aucun effet significatif de l'âge sur le succès de reproduction n'est détecté (Toïgo et al. 2002).

2.2.2. La condition physique

On peut s'attendre à ce qu'une bonne condition physique augmente le succès reproducteur (Gaillard et al. 2000a; Gaillard et al. 2000b), en favorisant la production de jeune d'une part, les réserves corporelles permettant à la femelle d'assurer plus facilement les soins maternels d'autre part. De plus, les femelles qui ont un poids plus élevé ont tendance à avoir des jeunes de poids plus élevé qui survivront mieux que les jeunes de faible poids (Gaillard et al. 2000a).

Ceci a été montré pour le mouflon canadien : quand la densité de population est élevée les femelles les plus lourdes ont un meilleur succès d'élevage (Festa-Bianchet et al. 1998). Cependant, pour la chèvre des Rocheuses (*Oreamnos americanus*), il n'y a pas d'élément qui permet de dire qu'une femelle plus lourde est plus susceptible de produire un jeune. Le poids et la condition corporelle de la mère a toutefois un effet positif très faible sur la survie du cabri, toutes les femelles ayant a priori la capacité de fournir des soins maternels suffisants (Festa-Bianchet & Cote 2008).

2.2.3. La cohorte

Comme pour la survie, on peut observer un effet « cohorte » sur les performances reproductrices. Chez le mouton de Soay, les femelles nées dans des populations à forte densité sont plus légères que celle nées à une période où la densité est faible, et ont par conséquent un succès reproducteur plus faible (Forchhammer et al. 2001).

2.2.4. La densité

Pour les onglés, la densité est l'un des principaux facteurs affectant la fécondité des animaux (voir Gaillard et al. 2000b pour une revue). Chez le mouflon canadien, la densité interagit avec les variables météorologiques et affecte la mortalité néonatale (Portier et al. 1998).

Avec l'augmentation de la densité, la survie des jeunes diminue. De plus, l'âge de primiparité tend à être retardé à cause d'une diminution de la condition physique et de ce fait le taux de fécondité baisse (Gaillard et al. 2000b; Loison et al. 2002; Bonenfant et al. 2009).

Dans les populations de bouquetin des Alpes récemment réintroduites qui colonisent un nouvel espace, 43% des femelles mettent bas dès 2 ans et cela pendant plusieurs années après la réintroduction et on observe même des cas de gémellité (Gauthier et al. 1991; Loison et al. 2002). Dans les populations plus anciennes et donc plus denses, la maturité sexuelle est retardée puisque 94% des femelles âgées de deux ans sont immatures ainsi que 15 à 18% de celles âgées de trois et quatre ans. Seul 6% des femelles sont gestantes à deux ans, et 54% à trois ans (Girard et al. 1998). Le succès reproducteur est meilleur dans les populations en phase de colonisation (80% des femelles se reproduisent alors chaque année) que dans les populations bien établies dans lesquelles seulement 45% des femelles se reproduisent (Gauthier & Villaret 1990; Toïgo et al. 2002).

2.2.5. La qualité individuelle

Chez les ongulés, la survie juvénile dépend de la qualité des soins maternels qui sont susceptibles de varier selon les individus, leur âge et leur expérience. Pour la chèvre des Rocheuses par exemple, le rang social apparaît comme un facteur déterminant du succès reproducteur, spécialement chez les jeunes femelles (Cote & Festa-Bianchet 2001).

La qualité individuelle gommerait le coût de la reproduction chez les femelles de Renne (*Rangifer tarandus*). Les femelles ayant élevé leur petit avec succès ont à la fois une meilleure survie et un meilleur succès de reproduction les années suivantes (Weladji et al. 2008).

Une étude a mesuré l'influence de la qualité individuelle des femelles en utilisant une mesure composite basée sur la longévité, la masse, le rang social et le succès reproducteur de l'individu l'année précédant sa mort. L'étude de la qualité individuelle des femelles de trois populations d'ongulés très contrastées a montré que les femelles de haute qualité ont une probabilité plus élevée de se reproduire, quelque soit leur statut reproductif précédent (Hamel et al. 2009a). Pour la chèvre des Rocheuses, la probabilité de mettre bas était inférieure pour les femelles de faible qualité ayant élevé un cabri l'année précédente par rapport à celles n'ayant pas eu de cabri. De même, la progéniture des femelles du mouflon des Rocheuses de faible qualité a une survie inférieure les années suivant l'élevage d'un jeune. Ceci démontre un coût de la reproduction seulement pour les femelles de faible qualité (Hamel et al. 2009a).

Dans plusieurs populations de bouquetins, on n'a pas observé de coût de la reproduction mais deux catégories de femelles : certaines se reproduisent souvent deux années de suite tandis que d'autres se reproduisent rarement deux années de suite (Largo 2009). On peut donc penser qu'il y a un effet qualité des femelles lié à la reproduction.

Cette hétérogénéité des femelles peut être due aux conditions environnementales des premières années de vie comme nous l'avons déjà décrit précédemment pour la survie. La qualité individuelle est en effet réduite par de mauvaises conditions environnementales (climat défavorable, faible disponibilité alimentaire, haute densité de population) l'année de la naissance (Hamel et al. 2009b).

2.2.6. Les conditions météorologiques

Les effets des conditions météorologiques sont régulièrement démontrés dans la littérature, avec des effets variables et parfois contradictoires selon les sites.

La sécheresse estivale diminue la survie des agneaux d'une population de mouflon (Garel et al. 2004). Chez le chamois, la neige aurait un effet négatif sur la survie des cabris à cause des dépenses énergétiques liées à la thermorégulation et à la locomotion (Crampe et al. 2002), contrairement au mouflon canadien pour qui la rigueur de l'hiver (neige et températures) n'affecte pas directement la survie des agneaux le premier hiver (Portier et al. 1998).

Les paramètres de reproduction du bouquetin des Alpes semblent peu sensibles aux fluctuations climatiques, y compris en interaction avec la densité, ce qui confirme que cette espèce est bien adaptée à la stochasticité environnementale du milieu montagnard (Girard 2000; Largo 2009). Les précipitations estivales pourraient toutefois avoir un effet sur les changements de taille de population à travers les conséquences sur la fécondité (proportion de jeunes femelles se reproduisant) et la mortalité néonatale (Grotan et al. 2008).

Les impacts indirects des conditions climatiques sur la survie des cabris par effet sur la végétation ont été plusieurs fois avancés, par exemple pour le mouflon canadien où la survie durant les premiers mois est positivement corrélée aux températures et précipitations printanières (Portier et al. 1998). Il a également été montré que les variations annuelles dans l'apparition de la végétation au printemps influencent négativement la croissance et la survie des jeunes pour le mouflon canadien, la chèvre des Rocheuses, et le bouquetin du parc national du Grand Paradis (Pettorelli et al. 2007). Cette étude suggère que des pousses rapides de végétation, même si elles augmentent la productivité de la plante, entrainent une période plus courte de disponibilité d'un fourrage de haute qualité à grande échelle pour les mères et leurs petits.

2.2.7. Les agents pathogènes

Peu d'études ont montré l'impact des pathologies ou du parasitisme sur la fécondité et la survie des jeunes.

Une étude expérimentale chez le renne du Svalbard montre qu'un nématode gastro-intestinal *Ostertagia gruehneri* a un impact suffisant sur la population pour réguler la densité de celle-ci en diminuant la probabilité d'une femelle d'avoir un jeune l'année suivante (Albon et al. 2002).

Chez le chamois, une étude a montré la corrélation entre le succès reproducteur et la prévalence moyenne en anticorps contre trois maladies abortives : la salmonellose ovine due à *Salmonella enterica* serovar AbortusOvis, la fièvre Q causée par *Coxiella burnetii* et la chlamydiose provoquée par *Chlamydophila abortus*. Elle met en évidence une diminution du succès reproducteur des femelles quand la prévalence moyenne aux maladies abortives est élevée dans la population. Après prise en compte de la densité, la prévalence en anticorps contre les maladies abortives explique 36% de la variation annuelle du succès reproducteur (Pioz et al. 2008a). De plus, les femelles avec un titre sérologique (concentration en anticorps) élevé vis-à-vis de *Salmonella* une année donnée ont un succès reproducteur diminué cette année là (Pioz et al. 2008b). Par exemple une femelle avec un titre nul a un succès reproducteur de 0,95 alors qu'il est de 0,46 pour un titre de 320 et de 0,0019 pour un titre de 640.

Une infection à Pestivirus circulant de façon endémique dans une population d'isards entrainerait une baisse de la reproduction et de la survie des jeunes, sans que des

signes cliniques ou une mortalité de masse soit observée (Pioz et al. 2007).

CONCLUSION I : LES RÔLES DES PATHOLOGIES DANS LA DYNAMIQUE DE POPULATION DES ONGULÉS

_ Le rôle des pathologies dans la dynamique des populations de faune sauvage commence à émerger dans le focus scientifique. Les études sur les ongulés de montagne restent peu nombreuses.

_ Les pathologies interviennent soit directement en diminuant la survie ou en diminuant le recrutement (naissance et survie des jeunes), soit indirectement en diminuant la fitness des individus.

_ Les pathologies ont un rôle additif (limitation de la population) et/ou un rôle compensatoire (participation à la régulation)

_ Pour mettre en évidence un effet des pathologies, il convient donc de prendre en compte les autres facteurs déterminants de la dynamique de population qui sont nombreux chez les ongulés, comme la densité ou les conditions météorologiques.

BIBLIOGRAPHIE

Akaike H., (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *2nd international symposium on information theory*. B.N. Petrov and F. Csaki (Eds), Akademiai, Budapest.

Albon S.D., Stien A., Irvine R.J., Langvatn R., Ropstad E. & Halvorsen O., (2002). The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences,* 269, 1625-1632.

Anderson R.M. & Trewhella W., (1985). Population-dynamics of the badger (*Meles meles*) and the epidemiology of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences,* 310, 327-381.

Ballesteros C., Vicente J., Carrasco-García R., Mateo R., Fuente J. & Gortázar C., (2011). Specificity and success of oral-bait delivery to Eurasian wild boar in Mediterranean woodland habitats. *European Journal of Wildlife Research,* 57, 749-757.

Bassano B., Gauthier D., Jocolle L. & Peracino V., (2004). Capture d'Ongulés de montagne par téléanesthésie. Parc National de la Vanoise- Parco Nazionale Gran Paradiso.

Belloy L., Janovsky M., Vilei E.M., Pilo P., Giacometti M. & Frey J., (2003). Molecular epidemiology of Mycoplasma conjunctivae in Caprinae: Transmission across species in natural outbreaks. *Applied and Environmental Microbiology,* 69, 1913-1919.

Beniston M., (1997). Variations of snow depth and duration in the Swiss Alps over the last 50 years: Links to changes in large-scale climatic forcings. *Climatic Change,* 36, 281-300.

Bergeron P., Grignolio S., Apollonio M., Shipley B. & Festa-Bianchet M., (2010). Secondary sexual characters signal fighting ability and determine social rank in Alpine ibex (Capra ibex). *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 64, 1299-1307.

Bjørnstad O.N., Nisbet R.M. & Fromentin J.-M., (2004). Trends and cohort resonant effects in age-structured populations. *Journal of Animal Ecology,* 73, 1157-1167.

Blancou J. & Barrat J., (1983). Pathologie de la faune sauvage: le point sur les dernières equêtes sérologiques réalisées en France sur des animaux vivants en liberté. *Bull. Lab. Vét.,* 10, 1-9.

Body G., Ferte H., Gaillard J.M., Delorme D., Klein F. & Gilot-Fromont E., (2011). Population density and phenotypic attributes influence the level of nematode parasitism in roe deer. *Oecologia,* 167, 635-646.

Bonenfant C., Gaillard J.M., Coulson T., Festa-Bianchet M., Loison A., Garel M., Loe L.E., Blanchard P., Pettorelli N., Owen-Smith N., Du Toit J. & Duncan P., (2009). Empirical Evidence of Density-Dependence in Populations of Large Herbivores. In "Advances in Ecological Research, Vol 41", (eds), Elsevier Academic Press Inc, San Diego, 313-357.

Bonenfant C., Gaillard J.M., Klein F. & Loison A., (2002). Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer Cervus elaphus in a temperate forest. *Ecography,* 25, 446-458.

Burnham K.P. & Anderson D.R., (2004). Multimodel inference - understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research,* 33, 261-304.

Calenge C., (2011). Home range estimation in R: the adehabitatHR package. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.

Cam E., Link W.A., Cooch E.G., Monnat J.Y. & Danchin E., (2002). Individual covariation

in life-history traits: Seeing the trees despite the forest. *American Naturalist,* 159, 96-105.
Caughley G., (1977). Analysis of vertebrate populations. John Wiley & Sons, London and New York.
Choquet R., Rouan L. & Pradel R., (2009). Program E-SURGE: A Software Application for Fitting Multievent Models. *Environmental and Ecological Statistics,* 845-865.
Cleaveland S., Hess G.R., Dobson A., Laurenson M.K., McCallum H.I., Roberts M. & Woodroffe R., (2002). The role of pathogens in biological conservation. In "The Ecology of Wildlife Diseases", P.J. Hudson, A. Rizzoli, B.T. Grenfell, H. Heesterbeek & A.P. Dobson (eds), Oxford University Press, Oxford, U.K., 139-150.
Clifford D.L., Schumaker B.A., Stephenson T.R., Bleich V.C., Cahn M.L., Gonzales B.J., Boyce W.M. & Mazet J.A.K., (2009). Assessing disease risk at the wildlife–livestock interface: A study of Sierra Nevada bighorn sheep. *Biological Conservation,* 142, 2559-2568.
Clutton–Brock T.H. & Coulson T., (2002). Comparative ungulate dynamics: the devil is in the detail. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences,* 357, 1285-1298.
Combes C., (1995). Interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme*,* Masson edn.
Conner M.M., Ebinger M.R., Blanchong J.A. & Cross P.C., (2008). Infectious Disease in Cervids of North America. *Annals of the New York Academy of Sciences,* 1134, 146-172.
Cordier F., (1991). Pathologies infectieuses des ongulés sauvages de montagne. Thèse de Doctorat Vétérinaire, Université Claude Bernard-Lyon I, p.
Cormack R.M., (1964). Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika,* 51, 429-438.
Corner L.A.L., Murphy D. & Gormley E., (2011). Mycobacterium bovis Infection in the Eurasian Badger (Meles meles): the Disease, Pathogenesis, Epidemiology and Control. *Journal of Comparative Pathology,* 144, 1-24.
Cote S.D. & Festa-Bianchet M., (2001). Reproductive success in female montain goats: the influence of age and social rank. *Animal Behaviour,* 62, 173-181.
Coulson T., Catchpole E.A., Albon S.D., Morgan B.J.T., Pemberton J.M., Clutton-Brock T.H., Crawley M.J. & Grenfell B.T., (2001). Age, Sex, Density, Winter Weather, and Population Crashes in Soay Sheep. *Science,* 292, 1528-1531.
Coulson T., Milner–Gulland E.J. & Clutton–Brock T., (2000). The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences,* 267, 1771-1779.
Couturier M.A.J., (1962). Le bouquetin des Alpes. Imp. Allier, Grenoble.
Crampe J.P., Gaillard J.M. & Loison A., (2002). Winter snowfall: A variable factor in recruitment by isard populations (Rupicapra pyrenaics pyrenaica). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie,* 80, 1306-1312.
Cransac M., Hewison A.J.R., Gaillard J.M., Cugnasse J.M. & Maublanc M.L., (1997). Patterns of mouflon (Ovis gmelini) survival under moderate environmental conditions: effects of sex, age, end epizootics. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie,* 75, 1867-1875.
Crespin L., Choquet R., Lima M., Merritt J. & Pradel R., (2008). Is heterogeneity of catchability in capture–recapture studies a mere sampling artifact or a biologically relevant feature of the population? *Population Ecology,* 50, 247-256.
Darinot F. & Martinot J.P., (1994). Les populations de Bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex* L.) dans le Parc National de la Vanoise: bilan de trente années de protection. *Trav. sci. Parc national de la Vanoise,* XVIII, 177-204.
Daszak P., Cunningham A.A. & Hyatt A.D., (2000). Wildlife ecology - Emerging infectious

diseases of wildlife - Threats to biodiversity and human health. *Science,* 287, 443-449.
Degiorgis M.P., Frey J., Nicolet J., Abdo E.M., Fatzer R., Schlatter Y., Reist S., Janovsky M. & Giacometti M., (2000). An outbreak of infectious keratocunctivitis in Alpine chamois (Rupicapra r. rupicapra) in Simmental-Gruyères, Switzerland. *Schweizer Archiv Fur Tierheilkunde,* 142, 520-527.
Douglas C.L. & Leslie D.M., (1986). Influence of weather and density on lamb survival of desert mountain sheep. *Journal of Wildlife Management,* 50, 153-156.
Erhouma E., Guiguen F., Cheblounе Y., Gauthier D., Lakhal L.M., Greenland T., Mornex J.F., Leroux C. & Alogninouwa T., (2008). Small ruminant lentivirus proviral sequences from wild ibexes in contact with domestic goats. *Journal of General Virology,* 89, 1478-1484.
Escos J., Alados C.L. & Emlen J.M., (1994). Application of the stage-projection model with density-dependent fecundity to the population-dynamics of Spanish Ibex. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie,* 72, 731-737.
Fernández-Sirera L., Cabezón O., Allepuz A., Rosell R., Riquelme C., Serrano E., Lavín S. & Marco I., (2012a). Two Different Epidemiological Scenarios of Border Disease in the Populations of Pyrenean chamois (*Rupicapra p. pyrenaica*) after the First Disease Outbreaks. *PLoS One,* 7, e51031.
Fernández-Sirera L., Riba L., Cabezon O., Rosell R., Serrano E., Lavin S. & Marco I., (2012b). Surveillance of border disease in wild ungulates and an outbreak in Pyrenean chamois (Rupicapra pyrenaica pyrenaica) in Andorra. *J Wildl Dis,* 48, 1021-1029.
Ferroglio E., Nebbia P., Robino P., Rossi L. & Rosati S., (2000). Mycobacterium paratuberculosis infection in two free-ranging Alpine ibex. *Rev Sci Tech,* 19, 859-862.
Ferroglio E., Tolari F., Bollo E. & Bassano B., (1998). Isolation of Brucella melitensis from Alpine ibex. *Journal of Wildlife Diseases,* 34, 400-402.
Festa-Bianchet M., (1989). Individual Differences, Parasites, and the Costs of Reproduction for Bighorn Ewes (Ovis canadensis). *Journal of Animal Ecology,* 58, 785-795.
Festa-Bianchet M. & Cote S.D., (2008). Moutain Goats: Ecology, Behavior, and Conservation of an Alpine Ungulate*,* Island Press edn.
Festa-Bianchet M., Coulson T., Gaillard J.M., Hogg J.T. & Pelletier F., (2006). Stochastic predation events and population persistence in bighorn sheep. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences,* 273, 1537-1543.
Festa-Bianchet M., Gaillard J.M. & Cote S.D., (2003). Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology,* 72, 640-649.
Festa-Bianchet M., Gaillard J.M. & Jorgenson J.T., (1998). Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *American Naturalist,* 152, 367-379.
Festa-Bianchet M., Jorgenson J.T., Bérubé C.H., Portier C. & Wishart W.D., (1997). Body mass and survival of bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology,* 75, 1372-1379.
Festa-Bianchet M., Jorgenson J.T., Lucherini M. & Wishart W.D., (1995). Life history consequences of variation in age primiparity in Bighorn ewes. *Ecology,* 76, 871-881.
Forchhammer M.C., Clutton-Brock T.H., Lindstrom J. & Albon S.D., (2001). Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology,* 70, 721-729.
Foreyt W. & Jessup D., (1982). Fatal pneumonia of bighorn sheep following association with domestic sheep. *Journal of Wildlife Diseases,* 18, 163-168.
Fouchet D., Guitton J.S., Marchandeau S. & Pontier D., (2008). Impact of myxomatosis in relation to local persistence in wild rabbit populations: The role of waning immunity and the reproductive period. *Journal of Theoretical Biology,* 250, 593-605.

Fromont E., Pontier D. & Langlais M., (1998). Dynamics of a feline retrovirus (FeLV) in host populations with variable spatial structure. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences,* 265, 1097-1104.
Gaillard J.-M., Festa-Bianchet M. & Yoccoz N.G., (1998). Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution,* 13, 58-63.
Gaillard J.-M. & Yoccoz N.G., (2003). Temporal variation in Survival of Mammals: a case of environmental canalization? *Ecology,* 84, 3294-3306.
Gaillard J.M., Festa-Bianchet M., Delorme D. & Jorgenson J., (2000a). Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences,* 267, 471-477.
Gaillard J.M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N.G., Loison A. & Toigo C., (2000b). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 31, 367-393.
Gaillard J.M., Pontier D., Allaine D., Lebreton J.D., Trouvilliez J. & Clobert J., (1989). An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos,* 56, 59-76.
Gaillard J.M., Viallefont A., Loison A. & Festa-Bianchet M., (2004). Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation,* 27, 47-58.
Garel M., Loison A., Gaillard J.M., Cugnasse J.M. & Maillard D., (2004). The effects of a severe drought on mouflon lamb survival. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences,* 271, S471-S473.
Gauthier D., (1991). La kératoconjonctivite infectieuse du chamois. Etude épidémiologique dans le département de la Savoie (1983-1990). Thèse de Doctorat Vétérinaire, Université Claude Bernard, 107 p.
Gauthier D., (2002). Compte-rendu de mission du programme "Etude des maladies abortives non réglementées des ongulés sauvages des réserves ONCFS". AFSSA, Sophia-Antipolis, 11 p.
Gauthier D., Martinot J.P., Choisy J.P., Michallet J., Villaret J.C. & Faure E., (1991). Le Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre et Vie),* Suppl. 6, 233-275.
Gauthier D., Prud'homme C. & Garnier F., (1994). Normes sanguines chez le bouquetin des Alpes: hématologie et diagnostic de gestation. *Trav. sci. Parc national de la Vanoise,* XVIII, 47-52.
Gauthier D. & Villaret J.C., (1990). La réintroduction en France du Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre et Vie),* Suppl. 5, 97-120.
Giangaspero M., Orusa R., Nicholas R.A.J., Harasawa R., Ayling R.D., Churchward C.P., Whatmore A., Bradley D., Robetto S., Sacchi L. & Domenis L., (2010). Characterization of Mycoplasma isolated from an ibex (*Capra ibex*) suffering from keratoconjunctivitis in northern Italy. *Journal of Wildlife Diseases,* 46, 1070-1078.
Girard I., (2000). Dynamique des populations et expansion géographique du bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex,* L.) dans le Parc national de la Vanoise. Ph.D. Thesis, Université de Savoie, 208 p.
Girard I., (2006). Statut des populations de bouquetin des Alpes dans le Parc national de la Vanoise après 40 ans de protection. *Trav. sci. Parc national de la Vanoise,* XXIII, 95-116.
Girard I., Gauthier D. & Martinot J.P., (1998). Evolution démographique des populations de bouquetin des Alpes (Capra ibex ibex) présentes dans le Parc national de la Vanoise ou réintroduites à partir de celui-ci. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife,* 15 (Hors série Tome 2), 417-431.
Girard I., Toigo C., Gaillard J.M., Gauthier D. & Martinot J.P., (1999). Survival patterns of Alpine ibex (Capra ibex ibex) in the Vanoise National Park. *Rev. Ecol. (Terre et Vie),* 54,

235-251.
Gonzalez-Candela M., Leon-Vizcaino L. & Cubero-Pablo M.J., (2004). Population effects of sarcoptic mange in Barbary sheep (Ammotragus lervia) from Sierra Espuna Regional Park, Spain. *Journal of Wildlife Diseases,* 40, 456-465.
Gonzalez G. & Crampe J.P., (2001). Mortality patterns in a protected population of isards (Rupicapra pyrenaica). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie,* 79, 2072-2079.
Gortázar C., Ferroglio E., Höfle U., Frölich K. & Vicente J., (2007). Diseases shared between wildlife and livestock: a European perspective. *European Journal of Wildlife Research,* 53, 241-256.
Gortazar C., Ferroglio E., Lutton C.E. & Acevedo P., (2010). Disease-related conflicts in mammal conservation. *Wildlife Research,* 37, 668-675.
Graciet H., (1985). Les maladies abortives dans le plan ovin des Pyrénées Atlantiques. Thèse de Doctorat Vétérinaire, Université Paul Sabatier, 213 p.
Graham J., Smith G.C., Delahay R.J., Bailey T., McDonald R.A. & Hodgson D., (2013). Multi-state modelling reveals sex-dependent transmission, progression and severity of tuberculosis in wild badgers. *Epidemiology & Infection,* FirstView, 1-8.
Grignolio S., Parrini F., Bassano B., Luccarini S. & Apollonio M., (2003). Habitat selection in adult males of Alpine ibex, Capra ibex ibex. *Folia Zoologica,* 52, 113-120.
Grignolio S., Rossi I., Bassano B. & Apollonio M., (2007a). Predation risk as a factor affecting sexual segregation in Alpine ibex. *Journal of Mammalogy,* 88, 1488-1497.
Grignolio S., Rossi I., Bassano B., Parrini F. & Apollonio M., (2004). Seasonal variations of spatial behaviour in female Alpine ibex (Capra ibex ibex) in relation to climatic conditions and age. *Ethology Ecology & Evolution,* 16, 255-264.
Grignolio S., Rossi I.V.A., Bertolotto E., Bassano B. & Apollonio M., (2007b). Influence of the Kid on Space Use and Habitat Selection of Female Alpine Ibex. *The Journal of Wildlife Management,* 71, 713-719.
Grosbois V., Gimenez O., Gaillard J.M., Pradel R., Barbraud C., Clobert J., Moller A.P. & Weimerskirch H., (2008). Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews,* 83, 357-399.
Grotan V., Saether B.E., Filli F. & Engen S., (2008). Effects of climate on population fluctuations of ibex. *Global Change Biology,* 14, 218-228.
Hamel S., Cote S.D., Gaillard J.M. & Festa-Bianchet M., (2009a). Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology,* 78, 143-151.
Hamel S., Gaillard J.M., Festa-Bianchet M. & Cote S.D., (2009b). Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology,* 90, 1981-1995.
Hamel S., Gaillard J.M., Yoccoz N.G., Loison A., Bonenfant C. & Descamps S., (2010). Fitness costs of reproduction depend on life speed: empirical evidence from mammalian populations. *Ecology Letters,* 13, 915-935.
Hars J. & Gauthier D., (1994). Pathologie du bouquetin des Alpes: Bilan sanitaire des populations françaises. *Trav. sci. Parc national de la Vanoise,* XVIII, 53-98.
Holmstad P.R., Hudson P.J. & Skorping A., (2005). The influence of a parasite community on the dynamics of a host population: a longitudinal study on willow ptarmigan and their parasites. *Oikos,* 111, 377-391.
Holzwarth N., Pospischil A., Marreros N., Ryser-Degiorgis M.P., Mavrot F., Frey J., Thoma R. & Borel N., (2011). Alpine ibex (Capra i. ibex) is not a reservoir for chlamydial infections of domestic ruminants and humans. *European Journal of Wildlife Research,* 57, 233-240.
Houe H., (1999). Epidemiological features and economical importance of bovine virus

diarrhoea virus (BVDV) infections. *Veterinary Microbiology,* 64, 89-107.
Hudson P.J., Dobson A.P. & Newborn D., (1998). Prevention of population cycles by parasite removal. *Science,* 282, 2256-2258.
Hudson P.J., Newborn D. & Dobson A.P., (1992). Regulation and stability of a free-living host-parasite System, *Trichostrongylus tenuis* in red grouse. I. Monitoring and parasite reduction experiments. *Journal of Animal Ecology,* 61, 477-486.
Hudson P.J., Rizzoli A., Grenfell B.T., Heesterbeek H. & Dobson A.P., (2002). The Ecology of Wildlife Diseases. Oxford University Press, Oxford.
Hurrell J.W., (1995). Decadal trends in the North Atlantic Oscillation- regional temperatures and precipitation. *Science,* 269, 676-679.
Jacobson A.R., Provenzale A., Von Hardenberg A., Bassano B. & Festa-Bianchet M., (2004). Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology,* 85, 1598-1610.
Jansen B.D., Heffelfinger J.R., Noon T.H., Krausman P.R. & deVos J.C., (2006). Infectious keratoconjunctivitis in bighorn sheep, Silver Bell Mountains, Arizona, USA. *Journal of Wildlife Diseases,* 42, 407-411.
Jansen B.D., Krausnlaln P.R., Heffelfinger J.R., Noon T.H. & Devos J.C., (2007). Population dynamics and behavior of bighorn sheep with infectious keratoconjunctivitis. *Journal of Wildlife Management,* 71, 571-575.
Jones K.E., Patel N.G., Levy M.A., Storeygard A., Balk D., Gittleman J.L. & Daszak P., (2008). Global trends in emerging infectious diseases. *Nature,* 451, 990-993.
Jönsson T., (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos,* 78, 57-66.
Jorgenson J.T., Festa-Bianchet M., Gaillard J.-M. & Wishart W.D., (1997). Effects of age, sex, disease, and density on survival of Bighorn sheep. *Ecology,* 78, 1019-1032.
Jourdain E., (1999). Etat sanitaire des ongulés sauvages de montagne de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage des Bauges. Résultats du suivi de 1989 à 1998. E.N.V., Lyon, *Rapport de stage*, 86 p.
Kery M., Madsen J. & Lebreton J.D., (2006). Survival of Svalbard pink-footed geese Anser brachyrhynchus in relation to winter climate, density and land-use. *Journal of Animal Ecology,* 75, 1172-1181.
Lack D.L., (1954). The natural regulation of animal numbers. Claredon Press, Oxford.
Lailvaux S.P. & Kasumovic M.M., (2011). Defining individual quality over lifetimes and selective contexts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* 278, 321-328.
Lande R., Engen S., Saether B.E., Filli F., Matthysen E. & Weimerskirch H., (2002). Estimating density dependence from population time series using demographic theory and life-history data. *American Naturalist,* 159, 321-337.
Largo E., (2009). Dynamique comparée des populations de bouquetins des alpes (*Capra ibex ibex*) et implication pour le suivi de ces populations. Ph.D. Thesis, Université Claude Bernard, 156 p.
Largo E., Gaillard J.M., Festa-Bianchet M., Toigo C., Bassano B., Cortot H., Farny G., Lequette B., Gauthier D. & Martinot J.P., (2008). Can ground counts reliably monitor ibex Capra ibex populations? *Wildlife Biology,* 14, 489-499.
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.
Lena F., (2002). Le pastoralisme et la faune sauvage : Relations spatiales et sanitaires. Thèse de Doctorat Vétérinaire, Université Claude Bernard-Lyon I, p.
Leon-Vizcaino L., de Ybanez M.R.R., Cubero M.J., Ortiz J.M., Espinosa J., Perez L., Simon M.A. & Alonso F., (1999). Sarcoptic mange in Spanish ibex from Spain. *Journal of*

Wildlife Diseases, 35, 647-659.
Lescroel A., Dugger K.M., Ballard G. & Ainley D.G., (2009). Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology,* 78, 798-806.
Loison A., Festa-Bianchet M., Gaillard J.-M., Jorgenson J.T. & Jullien J.-M., (1999a). Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology,* 80, 2539-2554.
Loison A., Gaillard J.M. & Jullien J.M., (1996). Demographic patterns after an epizootic of keratoconjunctivitis in a chamois population. *Journal of Wildlife Management,* 60, 517-527.
Loison A., Jullien J.M. & Menaut P., (1999b). Relationship between chamois and isard survival and variation in global and local climate regimes: contrasting examples from the Alps and Pyrenees. *Ecological Bulletins,* 47, 126-136.
Loison A., Toigo C., Appolinaire J. & Michallet J., (2002). Demographic processes in colonizing populations of isard (Rupicapra pyrenaica) and ibex (Capra ibex). *Journal of Zoology,* 256, 199-205.
Ludwig C., (1971). La fièvre Q. In "Traité des maladies à virus des animaux", H. Röhrer (eds), Vigot Frères Editeur, 1048-1057.
Mallet L., (2009). Etude de la variabilité individuelle de la reproduction au sein d'une population originelle de bouquetins des Alpes dans le Parc National de la Vanoise. Thèse de Doctorat Vétérinaire, Université Claude Bernard, p.
Marreros N., Frey C.F., Willisch C.S., Signer C. & Ryser-Degiorgis M.P., (2012). Coprological analyses on apparently healthy Alpine ibex (Capra ibex ibex) from two Swiss colonies. *Veterinary Parasitology,* 186, 382-389.
Marreros N., Friess M., Origgi F.C., Robert N., Engels M., Hüssy D., Vilei E.M., Frey C.F. & Ryser-Degiorgis M.P., (2010). Caprine Lymphotrophic herpesvirus infection associated with broncho-interstitial pneumoniae in alpine ibex. *Conference 'Healthy wildlife, healthy people'*. EWDA, Vlieland, The Netherlands.
Martin C., Letellier C., Caij B., Gauthier D., Jean N., Shaffii A. & Saegerman C., (2011a). Epidemiology of Pestivirus infection in wild ungulates of the French South Alps. *Veterinary Microbiology,* 147, 320-328.
Martin C., Pastoret P.P., Brochier B., Humblet M.F. & Saegerman C., (2011b). A survey of the transmission of infectious diseases/infections between wild and domestic ungulates in Europe. *Veterinary Research,* 42.
Mavrot F., Vilei E.M., Marreros N., Signer C., Frey J. & Ryser-Degiorgis M.-P., (2012). Occurence, quantification, and genotyping of *Mycoplasma conjunctivae* in wild Caprinae with and without infectious keratoconjunctivitis. *Journal of Wildlife Diseases,* 48, 619-631.
Mayer D., Degiorgis M.P., Meier W., Nicolet J. & Giacometti M., (1997). Lesions associated with infectious keratoconjunctivitis in Alpine ibex. *Journal of Wildlife Diseases,* 33, 413-419.
Meschy F., (2007). Alimentation minérale et vitaminique des ruminants:actualisation des connaissances. *INRA Prod. Anim.,* 20(2), 119-128.
Mignatti A., Casagrandi R., Provenzale A., von Hardenberg A. & Gatto M., (2012). Sex- and age-structured models for Alpine ibex Capra ibex ibex population dynamics. *Wildlife Biology,* 18, 318-332.
Milner J.M., Elston D.A. & Albon S.D., (1999). Estimating the contributions of population density and climatic fluctuations to interannual variation in survival of Soay sheep. *Journal of Animal Ecology,* 68, 1235-1247.
Montagut G. & Gauthier D., (1981). Observations sur la pathologie des ruminants sauvages de montagne (chamois, bouquetins, mouflons) dans le département de la Savoie du 1er juillet 1977 au 30 juin 1980. *Trav. sci. Parc national de la Vanoise,* XI, 202-

225.
Moss R., Watson A. & Ollason J., (1982). Animal population dynamics. Chapman and Hall, London and New York.
Moyes K., Coulson T., Morgan B.J.T., Donald A., Morris S.J. & Clutton-Brock T.H., (2006). Cumulative reproduction and survival costs in female red deer. *Oikos,* 115, 241-252.
Moyes K., Morgan B., Morris A., Morris S., Clutton-Brock T. & Coulson T., (2011). Individual differences in reproductive costs examined using multi-state methods. *Journal of Animal Ecology,* 80, 456-465.
Naranjo V., Gortazar C., Vicente J. & de la Fuente J., (2008). Evidence of the role of European wild boar as a reservoir of Mycobacterium tuberculosis complex. *Veterinary Microbiology,* 127, 1-9.
Nebbia P., Robino P., Ferroglio E., Rossi L., Meneguz G. & Rosati S., (2000). Paratuberculosis in Red Deer (Cervus elaphus hippelaphus) in the Western Alps. *Veterinary Research Communications,* 24, 435-443.
Nordling D., Andersson M., Zohari S. & Lars G., (1998). Reproductive effort reduces specific immune response and parasite resistance. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences,* 265, 1291-1298.
Peron G., Crochet P.A., Choquet R., Pradel R., Lebreton J.D. & Gimenez O., (2010). Capture-recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos,* 119, 524-532.
Pettorelli N., Pelletier F., von Hardenberg A., Festa-Bianchet M. & Cote S.D., (2007). Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: Impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology,* 88, 381-390.
Pettorelli N., Vik J.O., Mysterud A., Gaillard J.M., Tucker C.J. & Stenseth N.C., (2005). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution,* 20, 503-510.
Pioz M., (2006). Conséquences du parasitisme sur la dynamique des populations d'hotes: Exemples d'agents abortifs dans les populations de chamois (*Rupicapra rupicapra*) et d'isards (*Rupicapra pyrenaïca*). PhD. Thesis, Université de Lyon 1, 203 p.
Pioz M., Loison A., Gauthier D., Gibert P., Jullien J.-M., Artois M. & Gilot-Fromont E., (2008a). Diseases and reproductive success in a wild mammal: example in the alpine chamois. *Oecologia,* 155, 691-704.
Pioz M., Loison A., Gibert P., Dubray D., Menaut P., Le Tallec B., Artois M. & Gilot-Fromont E., (2007). Transmission of a pestivirus infection in a population of Pyrenean chamois. *Veterinary Microbiology,* 119, 19-30.
Pioz M., Loison A., Gibert P., Jullien J.M., Artois M. & Gilot-Fromont E., (2008b). Antibodies against Salmonella is associated with reduced reproductive success in female alpine chamois (Rupicapra rupicapra). *Canadian Journal of Zoology,* 86, 1111-1120.
Pledger S., Pollock K.H. & Norris J.L., (2003). Open capture-recapture models with heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber model. *Biometrics,* 59, 786-794.
Pollock K.H., Nichols J.D., Brownie C. & Hines J.E., (1990). Statistical inference for Capture-Recapture Experiments. The Wildlife Society.
Poncelet J.L., (1992). Pathologies ovines: du poumon au système nerveux. *La dépêche vétérinaire n°278*.
Portier C., Festa-Bianchet M., Gaillard J.M., Jorgenson J.T. & Yoccoz N.G., (1998). Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (Ovis canadensis). *Journal of Zoology,* 245, 271-278.
Poulle M.L., Carles L. & Lequette B., (1997). Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (southeastern France). *Rev. Ecol. (Terre et Vie),* 52, 357-368.

Pradel R., (2009). The Stakes of Capture–Recapture Models with State Uncertainty. In "Modeling Demographic Processes In Marked Populations", D. Thomson, E. Cooch & M. Conroy (eds), Springer US, 781-795.
Pradel R., Maurin-Bernier L., Gimenez O., Genovart M., Choquet R. & Oro D., (2008). Estimation of sex-specific survival with uncertainty in sex assessment. *Canadian Journal of Statistics-Revue Canadienne De Statistique,* 36, 29-42.
Råberg L., Nilsson J.Å., Ilmonen P., Stjernman M. & Hasselquist D., (2000). The cost of an immune response: vaccination reduces parental effort. *Ecology Letters,* 3, 382-386.
Raye G., (1994). L'utilisation de l'espace en hiver par le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) dans le Parc National de la Vanoise. *Trav. sci. Parc national de la Vanoise,* XVIII, 205-238.
Rekiki A. & Rodolakis A., (2004). Diagnostic des avortements chez les petits ruminants. *Le Point Vet.,* 243, 24-31.
Roelke-Parker M.E., Munson L., Packer C., Kock R., Cleaveland S., Carpenter M., O'Brien S.J., Pospischil A., Hofmann-Lehmann R., Lutz H., Mwamengele G.L.M., Mgasa M.N., Machange G.A., Summers B.A. & Appel M.J.G., (1996). A canine distemper virus epidemic in Serengeti lions (Panthera leo). *Nature,* 379, 441-445.
Rossi L., Fraquelli C., Vesco U., Permunian R., Sommavilla G.M., Carmignola G., Pozzo R. & Meneguz P.G., (2007). Descriptive epidemiology of a scabies epidemic in chamois in the Dolomite Alps, Italy. *European Journal of Wildlife Research,* 53, 131-141.
Rossi L., Meneguz P.G., De Martin P. & Rodolfi M., (1995). The epizootiology of sarcoptic mange in chamois, Rupicapra rupicapra, from the Italian eastern Alps. *Parassitologia,* 37, 233-240.
Rossi S., Pol F., Forot B., Masse-provin N., Rigaux S., Bronner A. & Le Potier M.F., (2010). Preventive vaccination contributes to control classical swine fever in wild boar (Sus scrofa sp.). *Veterinary Microbiology,* 142, 99-107.
Rughetti M., Toigo C., Von Hardenberg A., Rocchia E. & Festa-Bianchet M., (2011). Effects of an exceptionally snowy winter on chamois survival. *Acta Theriologica,* 56, 329-333.
Ryser-Degiorgis M.P., Bischof D.F., Marreros N., Willisch C., Signer C., Filli F., Brosi G., Frey J. & Vilei E.M., (2009). Detection of Mycoplasma conjunctivae in the eyes of healthy, free-ranging Alpine ibex: Possible involvement of Alpine ibex as carriers for the main causing agent of infectious keratoconjunctivitis in wild Caprinae. *Veterinary Microbiology,* 134, 368-374.
Sadleir R.M.F.S., (1969). The ecology of reproduction in wild and domestic animals. Methuen, London.
Saether B.E., (1997). Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: A search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution,* 12, 143-149.
Saether B.E., Engen S., Filli F., Aanes R., Schroder W. & Andersen R., (2002). Stochastic population dynamics of an introduced Swiss population of the ibex. *Ecology,* 83, 3457-3465.
Saether B.E., Lillegard 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.
Salinas J., Caro M.R., Vicente J., Cuello F., Reyes-Garcia A.R., Buendia A.J., Rodolakis A. & Gortazar C., (2009). High prevalence of antibodies against Chlamydiaceae and Chlamydophila abortus in wild ungulates using two "in house" blocking-ELISA tests. *Veterinary Microbiology,* 135, 46-53.
Schaller G.B., (1977). Mountain monarchs, Wild sheep and goats of the Himalaya. University of Chicago Press.

Schmid-Hempel P., (2003). Variation in immune defence as a question of evolutionary ecology. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences,* 270, 357-366.
Seaman D.E. & Powell R.A., (1996). An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology,* 77, 2075-2085.
Smith K.F., Acevedo-Whitehouse K. & Pedersen A.B., (2009). The role of infectious diseases in biological conservation. *Animal Conservation,* 12, 1-12.
Stearns S.C., (1992). The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
Tardy F., Baranowski E., Nouvel L.X., V. M., Manso-Silvàn L., Thiaucourt F., Thébault P., Breton M., Sirand-Pugnet P., Blanchard A., Garnier A., Gibert P., Game Y., Poumarat F. & Citti C., (2012). Emergence of Atypical *Mycoplasma agalactiae* Strains Harboring a New Prophage and Associated with an Alpine Wild Ungulate Mortality Episode. *Applied and Environmental Microbiology,* 78, 4659-4668.
Tardy F. & Poumarat F., (2011). Bilan du projet de recherche intégré Rôle des Mycoplasmes dans la mortalité des bouquetins des Alpes (*Capra ibex*). Anses, Laboratoire de Lyon, UMR Mycoplasmoses des Ruminants, 7 p.
Tavecchia G., Coulson T., Morgan B.J.T., Pemberton J.M., Pilkington J.C., Gulland F.M.D. & Clutton-Brock T.H., (2005). Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology,* 74, 201-213.
Toïgo C., (1998). Stratégies biodémographiques et sélection sexuelle chez le bouquetin des Alpes (Capra ibex ibex). Ph. D. Thesis, Université de Lyon 1, 180 p.
Toïgo C., (1999). Vigilance behavior in lactating female Alpine ibex. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie,* 77, 1060-1063.
Toïgo C., Blanc D., Michallet J. & Couilloud F., (2007a). La survie juvénile comme moteur des fluctuations des populations de grands herbivores: l'exemple du bouquetin des Alpes. ONCFS Rapport scientifique 2007, 11-14.
Toïgo C., Gaillard J.-M. & Michallet J., (1997). Adult survival pattern of the sexually dimorphic Alpine ibex (Capra ibex ibex). *Canadian Journal of Zoology,* 75, 75-79.
Toïgo C. & Gaillard J.M., (2003). Causes of sex-biased adult survival in ungulates: sexual size dimorphism, mating tactic or environment harshness? *Oikos,* 101, 376-384.
Toïgo C., Gaillard J.M., Festa-Bianchet M., Largo E., Michallet J. & Maillard D., (2007b). 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.
Toïgo C., Gaillard J.M., Gauthier D., Girard I., Martinot J.P. & Michallet J., (2002). Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Ecoscience,* 9, 427-433.
Toïgo C., Gaillard J.M. & Michallet J., (1999). Cohort affects growth of males but not females in alpine ibex (Capra ibex ibex). *Journal of Mammalogy,* 80, 1021-1027.
Tompkins D.M., Dobson A., Arneberg P., Begon M.E., Cattadori I.M., Greenman J.V., Heesterbeek J.A.P., Hudson P.J., Newborn D., Rizzoli A., Rosà R., Rosso F. & Wilson K., (2002). Parasites and host population dynamics. In "The Ecology of Wildlife Diseases", P.J. Hudson, A. Rizzoli, B.T. Grenfell, H. Heesterbeek & A.P. Dobson (eds), Oxford University Press, Oxford, U.K., 45-62.
Venables W.N. & Smith D.M., (2012). An introduction to R - Version 2.15.2 (2012-10-26).
Vialard J., (1975). Paratuberculose des ruminants: épidémiologie, diagnostic et prophylaxie. Ph.D. Thesis, Université Claude Bernard, 204 p.
Von Hardenberg A. & Bassano B., (2009). Rapporto sull'andamento della popolazione di stambecco alpino nel Parco Nazionale Gran Paradiso.
Von Hardenberg A., Bassano B., Peracino A., Jacobson A.R., Von Hardenberg J. & Provenzale A., (2000). Preliminary analysis of the temporal variability of the alpine ibex population in the Gran Paradiso national park. *Journal of Moutain Ecology,* 5, 195-204.

Weladji R.B., Loison A., Gaillard J.M., Holand O., Mysterud A., Yoccoz N.G., Nieminen M. & Stenseth N.C., (2008). Heterogeneity in individual quality overrides costs of reproduction in female reindeer. *Oecologia,* 156, 237-247.
Wilson A.J. & Nussey D.H., (2010). What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution,* 25, 207-214.
Worton B.J., (1989). Kernel methods for estimating the utilisation distribution in home-range studies. *Ecology,* 70, 164-168.
Worton B.J., (1995). Using Monte Carlo simulation to evaluate Kernel-based home range estimators. *Journal of Wildlife Management,* 59(4), 794-800.
Zuur A., Ieno E.N., Walker M., Saveliev A.A. & Smith G.M., (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York.