

La Vanoise
Parc National

ISSN 0180-961 X

Travaux Scientifiques du Parc National de la Vanoise

Recueillis et publiés sous la direction de
Emmanuel de GUILLEBON
Directeur du Parc national

Ce tome a été préparé sous la responsabilité de
Jean-Pierre MARTINOT,
Mission scientifique du Parc national
et Dominique GAUTHIER
Laboratoire départemental d'analyses vétérinaires de la Savoie

Avec la collaboration de
Sophie CHEVALLIER-JOUTY

Ministère de l'Environnement

Direction de la Nature et des Paysages

Cahiers du Parc National de la Vanoise

135 rue du Docteur Julliard
Boîte Postale 705
F-73007 Chambéry cedex

Tome XVIII

1994

Spécial bouquetins

SOMMAIRE

INDICE	5
CONTENTS	7
COMPOSITION DU COMITÉ SCIENTIFIQUE	9
COMPOSITION DU COMITÉ DE LECTURE	10
AVANT-PROPOS	11
PALÉONTOLOGIE	
L. CHAIX et J. DESSE. - Les bouquetins fossiles du sud-est de la France	17-30
GÉNÉTIQUE	
M. STÜWE, K. SCRIBNER et D. GAUTHIER. - Caractéristiques génétiques des populations françaises de Bouquetins des Alpes (<i>Capra ibex ibex</i>) et conséquences pour leur gestion	33-44
PHYSIOLOGIE ET ÉCOPATHOLOGIE	
D. GAUTHIER, C. PRUD'HOMME et F. GARNIER. - Normes sanguines chez le Bouquetin des Alpes : hématologie et diagnostic de gestation	47-52
J. HARS et D. GAUTHIER. - Pathologie du Bouquetin des Alpes : bilan sanitaire des populations françaises	53-98
ÉTHOLOGIE	
D. GAUTHIER et <i>al.</i> - Taille et composition des groupes sociaux dans six populations de Bouquetins des Alpes	101-124
C. MONGAZON et D. GAUTHIER. - Relations de dominance-subordination chez le Bouquetin des Alpes (<i>Capra i. ibex</i> L.)	125-150
G. GONZALEZ. - Variations saisonnières dans l'utilisation du milieu par le Bouquetin ibérique selon l'âge et le sexe	151-174

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

EFFECTIFS ET UTILISATION DE L'ESPACE

F. DARINOT et J.-P. MARTINOT. - Les populations de Bouquetins des Alpes (<i>Capra ibex ibex</i> L.) dans le Parc national de la Vanoise: bilan de trente années de protection	177-204
G. RAYE. - L'utilisation de l'espace en hiver par le Bouquetin des Alpes (<i>Capra ibex ibex</i>) dans le Parc national de la Vanoise	205-238
J. MICHALLET. - Domaines vitaux et déplacements de Bouquetins des Alpes (<i>Capra ibex</i> L.) dans le massif de Belledonne-Sept-Laux: bilan de deux années de suivi télémétrique	239-248
G. TERRIER et <i>al.</i> - Approche comparative des modalités d'occupation de l'espace par les populations de Bouquetins des Alpes françaises (<i>Capra ibex</i> L.)	249-270
G. TERRIER et P. ROSSI. - Le Bouquetin (<i>Capra ibex ibex</i>) dans les Alpes-Maritimes franco-italiennes : occupation de l'espace, colonisation et régulation naturelles	271-288

RÉINTRODUCTION

L. TRON et <i>al.</i> - Déplacements de Bouquetins des Alpes au cours des douze premiers mois après leur lâcher dans les parcs des Ecrins, du Mercantour et du Vercors	291-320
J.-P. CRAMPE. - Projet de réintroduction du Bouquetin ibérique au versant nord des Pyrénées occidentales	321-334

INDICE

COMITATO SCIENTIFICO	9
COMITATO DI LETTURA	10
ELENCO DEI COLLABORATORI	10
PREMESSA	11
PALEONTOLOGIA	
L. CHAIX e J. DESSE. - Gli stambecchi fossili del sud-ovest della Francia	17-30
GENETICA	
M. STÜWE, K. SCRIBNER e D. GAUTHIER. - Caratteristiche genetiche delle popolazioni francesi di Stambecchi delle Alpi (<i>Capra i. ibex</i>) e conseguenze per la loro gestione	33-44
FISIOLOGIA E ECOPATOLOGIA	
D. GAUTHIER, C. PRUD'HOMME e F. GARNIER. - Parametri sanguigni di base nello stambecco: ematologia e diagnosi di gravidanza	47-52
J. HARS e D. GAUTHIER. - Patologia dello stambecco dell'arco alpino: bilancio sanitario delle popolazioni francesi	53-98
ETOLOGIA	
D. GAUTHIER e <i>al.</i> - Importanza e composizione dei gruppi sociali in sei popolazioni di Stambecchi delle Alpi	101-124
C. MONGAZON e D. GAUTHIER. - Rapporti di dominanza-subordinazione dallo Stambecco delle Alpi (<i>Capra i. ibex</i> L.)	125-150
G. GONZALEZ. - Variazioni stagionali nell'uso dell'ambiente dallo Stambecco iberico secondo l'età ed il sesso	151-174

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

EFFETTIVI E OCCUPAZIONE SPAZIALE

- F. DARINOT e J.-P. MARTINOT. - Le popolazioni di stambecchi (*Capra ibex ibex* L.) del Parco nazionale della Vanoise: bilancio di trent'anni di tutela 177-204
- G. RAYE. - L'occupazione spaziale in inverno dallo stambecco (*Capra ibex ibex*) nel Parco nazionale della Vanoise 205-238
- J. MICHALET. - Spazi vitali e spostamenti di Stambecchi delle Alpi (*Capra ibex* L.) nel massiccio di Belledonne-Sept-Laux: bilancio di due anni di controllo telemetrico 239-248
- G. TERRIER e *al.* - Approccio comparativo delle modalità di occupazione dello spazio dalle popolazioni di Stambecchi delle Alpi francesi (*Capra ibex* L.) 249-270
- G. TERRIER e P. ROSSI. - Occupazione spaziale e auto-regolazione della popolazione degli stambecchi nell'Argentera-Mercantour (Alpi marittime franco-italiane) 271-288

REINTRODUZIONE

- L. TRON e *al.* - Spostamenti di Stambecchi delle Alpi durante i primi 12 mesi dopo il loro lancio nei parchi nazionali des Ecrins, du Mercantour e nel parco regionale du Vercors 291-320
- J.-P. CRAMPE. - Progetto di reintroduzione di Stambecco iberico sul versante nord delle Pirenee occidentali 321-334

CONTENTS

MEMBERS OF THE SCIENTIFIC COMMITTEE	9
MEMBERS OF THE READING COMMITTEE	10
LIST OF CONTRIBUTORS	10
PREFACE	11
PALEONTOLOGY	
L. CHAIX and J. DESSE. - Fossil ibex from south-eastern France	17-30
GENETIC	
M. STÜWE, K. SCRIBNER and D. GAUTHIER. - A Genetic comparison of French Alpine ibex populations (<i>Capra i. ibex</i>) and implications for their management	33-44
PHYSIOLOGY AND ECOPATHOLOGY	
D. GAUTHIER, C. PRUD'HOMME and F. GARNIER. - Hematologic and pregnancy diagnosis values for Alpine ibex	47-52
J. HARS and D. GAUTHIER. - Alpine ibex pathology: sanitary overview of French populations	53-98
ETHOLOGY	
D. GAUTHIER and <i>al.</i> - Size and composition of social groups in six Alpine ibex populations	101-124
C. MONGAZON and D. GAUTHIER. - Dominance-subordination relationships in Alpine ibex (<i>Capra i. ibex</i> L.)	125-150
G. GONZALEZ. - Seasonal variations in the use of environment by Spanish ibex according to age and sex	151-174

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

POPULATIONS AND SPACE USE

F. DARINOT and J.-P. MARTINOT. - The Alpine ibex (*Capra ibex ibex* L.) populations of the Vanoise national Park : overview of thirty years of protection 177-204

G. RAYE. - Winter space using by *Capra ibex ibex* in the national Park of Vanoise 205-238

J. MICHALET. - Vital places and removals of Alpine ibex (*Capra ibex* L.) in Belledonne - Sept-Laux : overview of two years of telemetric control 239-248

G. TERRIER and *al.* - Comparative approach of space use modalities by french Alpine ibex (*Capra ibex* L.) 249-270

G. TERRIER and P. ROSSI. - Space use and natural regulation of Argentera-Mercantour ibex population (Franco-italian Maritime Alps) 271-288

REINTRODUCTION

L. TRON and *al.* - Alpine ibex removals during the first 12 months after their release in French parks of Ecrins, Mercantour and Vercors 291-320

J.-P. CRAMPE. - Spanish ibex reintroduction scheme in the north side of occidental Pyrenees 321-334

COMPOSITION DU COMITÉ SCIENTIFIQUE DU PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Président :

M. H. TOURNIER, Maître de Conférences à l'Université de Savoie, Chambéry.

Vice-Présidents :

M. Gérard NICOUD, Maître Assistant à l'Université de Savoie, Chambéry.
Mme Françoise BALLEZ, Conservateur au Musée savoisien, Chambéry.

Membres du Comité :

SCIENCES DE LA TERRE

M. Alain MARNEZY, Maître de Conférences à l'Université de Savoie, Chambéry.
M. Louis REYNAUD, Directeur de recherche au C.N.R.S. et Maître de Conférences à l'Université Joseph Fourier, Grenoble.
M. Marc TARDY, Professeur à l'Université de Savoie, Chambéry.
M. Philippe YVRANDE, Directeur du Centre départemental de Savoie de météorologie, Voglans.

BIOLOGIE

M. André CHARPIN, Conservateur du Jardin botanique de Genève.
M. Charles DEGRANGE, Professeur émérite à l'Université Joseph Fourier, Grenoble.
M. Dominique GAUTHIER, Vétérinaire, Directeur du Laboratoire vétérinaire départemental de la Savoie, Chambéry.
M. Philippe LEBRETON, Professeur à l'Université Claude Bernard, Lyon 1.

SCIENCES HUMAINES

M. Louis Jean GACHET, Conservateur, Mairie de Chambéry.
M. Jean-Pierre HARDY, Directeur du Centre d'architecture, urbanisme et environnement (C.A.U.E.), Chambéry.
Abbé Marius HUDRY (†), Secrétaire permanent de l'Académie de la Val d'Isère.
M. André PALLUEL-GUILLARD, Maître Assistant à l'Université de Savoie, Chambéry.

COMPOSITION DU COMITÉ DE LECTURE

R. BON, Castanet-Tolosan.
R. CAMPAN, Castanet-Tolosan.
D. GAUTHIER, Chambéry.
G. GONZALEZ, Castanet-Tolosan.
J.-P. MARTINOT, Chambéry.
G. MONTAGUT, Périgueux.

LISTE DES COLLABORATEURS DU VOLUME

BRET E. – Parc naturel régional du Vercors, Lans-en-Vercors.
CHAIX L. – Muséum d'Histoire naturelle. Département d'archéozoologie, Genève.
CHOISY J.-P. – Parc naturel régional du Vercors, Lans-en-Vercors.
COLOMBINI P. – Parc naturel régional du Vercors, Lans-en-Vercors.
CRAMPE J.-P. – Parc national des Pyrénées, Tarbes.
DARINOT F. – Parc national de la Vanoise, Chambéry.
DESSE J. – CRA/CNRS. Laboratoire d'Archéozoologie, Valbonne.
FAURE E. – Parc national de la Vanoise, Chambéry.
FOLLIER P. – Mission communication, Parc national de la Vanoise, Chambéry.
GARNIER F. – Ecole nationale vétérinaire de Lyon.
GAUTHIER D. – Directeur du Laboratoire départemental d'analyses vétérinaires de la Savoie, Chambéry.
GONZALEZ G. – Institut de recherche sur les grands mammifères, INRA, Castanet-Tolosan.
HARS J. – Vétérinaire, Termignon.
MARTINOT J.-P. – Chargé de mission scientifique au Parc national de la Vanoise, Chambéry.
MICHALLET J. – Office national de la chasse, CNERA. Faune de montagne, Eybens.
MONGAZON C. – Laboratoire vétérinaire départemental de la Savoie, Chambéry.
PRUD'HOMME Ch. – Laboratoire vétérinaire départemental de la Savoie, Chambéry.
RAYE G. – Agrégé de biologie, Enseignant, Savoie.
RIVET A. – Thermodata, INPG-CNRS, Saint-Martin d'Hères.
ROSSI P. – Parco naturale regionale dell'Argentera, Valdieri (CN), Italie.
SCRIBNER K. – University of Georgia, Department of Zoology, Etats-Unis.
STÜWE M. – Conservation and Research Center, National Zoological Park, Etats-Unis.
TERRIER G. – Parc national du Mercantour, Nice.
TRON L. – Parc national des Ecrins, Gap.
VILLARET J.-C. – Agence pour l'étude et la gestion de l'environnement, Annecy.

Rédactrice:

CHEVALLIER-JOUTY S. – Chambéry.

AVANT-PROPOS

Je suis souvent troublé par la réaction de personnes passionnées de montagne, émues par des paysages à la beauté incontestable mais souvent exempts de formes de vie proches de nous, les grandes espèces de mammifères. Ce que les initiés percevront comme une pâle représentation de la nature pourra satisfaire la plupart. Nous sommes devenus en fait des consommateurs de paysages, car ce sont ces clichés faciles que les médias véhiculent (à la floraison printanière qui nous enchante s'ajoute à présent une «fructification de revues vertes» présentant des panoramas aux couleurs bien contrastées et à la sémantique bien établie). Pourtant, nous contentons-nous de visiter des musées à l'architecture grandiose mais vides d'œuvres d'art ?

Ce préambule provoquant a pour but d'introduire une exception à la règle: les espaces protégés, et parmi ceux-ci, les parcs nationaux plus connus du public. Issus d'une longue tradition alimentée par les grands précurseurs américains et africains, ils transmettent l'image d'une nature dont les paysages, cette fois habités par des formes de vies plus ou moins discrètes, sont bien une représentation concrète de la diversité biologique si souvent invoquée. Ces parcs, dont l'intégrité doit être absolument respectée, contiennent le ferment d'où pourra émerger cette conscience de la vie que le tourbillon urbain a réduit à sa plus simple et égoïste expression : nous-même, et que l'on tend à nous vendre, à profit bien sûr, dans une version erronée d'être trop simplifiée.

Or, dans un nombre croissant de lieux, les crêtes, les parois, les prairies s'animent pour le randonneur attentif. De grandes cornes surmontent des corps suspendus dans des mouvements si lents qu'on les dirait immobiles ; des silhouettes qu'on avait presque oubliées. Relégué au monde minéral des sommets, couloirs, vires où il trouva refuge, face à la ténacité vitale des communautés montagnardes cherchant à utiliser le moindre espace favorable des versants et des cols, on avait même renoncé à le chasser, ce bouquetin des cimes. Depuis les périlleuses traques du paléolithique jusqu'à la redoutable efficacité des armes à feu dont on abusa face à sa confiance atavique dans les escarpements, le «bouc estaing» dont l'agonie sensibilisa quelques têtes couronnées, est toujours présent. Pour preuve, ce recueil de travaux qui le concerne et qui décrit en particulier ses recolonisations réussies. Lancées en 1986 par un programme national de recherches piloté par le Parc national de la Vanoise et impliquant la plupart des personnes concernées en France par le bouquetin, ces études ont alimenté la rédaction d'une charte de réintroduction de l'espèce adoptée définitivement en 1993, un groupe de réflexion sur ce thème s'est par la suite mis en place.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Dans ce panel de recherches, le thème de l'occupation de l'espace a été logiquement le plus développé. Information essentielle en matière de gestion rapprochée, elle peut faire l'objet d'un suivi par les agents de terrain qui, par leur présence constante, fournissent la matière indispensable au suivi des réintroductions. En consultant ces travaux, j'ai surtout été frappé par l'amplitude des migrations de certains animaux et par une relative sédentarité en d'autres sites, ce qui repose à mon sens la question de la diversité des comportements individuels..., et de notre capacité à les comprendre. Autre aspect intéressant, la fidélité aux zones d'hivernage, d'estive ou de mise-bas, comportement voisin de la philopatrie, pourrait être interprété comme un indicateur de la qualité de l'environnement des bouquetins. Toute modification de cette tendance devrait ainsi alerter les gestionnaires sur l'existence de conditions négatives (proximité de la capacité d'accueil, perturbations d'origine humaine, etc). Nombreuses et bien documentées, ces données décrivent les variations de l'aire planimétrique et altitudinale occupée par les bouquetins au cours de différentes expériences de réintroduction. J'aurai pour ma part, au-delà de ces données de base, souhaité connaître plus en détail la structure des groupes, leur stabilité spatio-temporelle, leur relation au milieu, notamment à partir des individus marqués. L'utilisation des habitats constitue, par exemple, une information précieuse pour des projets de réimplantation dans des espaces que le bouquetin n'occupe plus depuis des millénaires.

Mais, à partir de cette somme de connaissances, il importe de réfléchir sur la façon dont elles s'organisent, sur la représentation des différentes disciplines, pour y déceler les lacunes ouvrant sur de nouveaux axes de recherche. Nous sommes dans un domaine que les anglo-saxons, colonisateurs par tradition, ont depuis longtemps défriché et baptisé: la biologie de la conservation. Cette matière, nouvelle, est en fait une abstraction dans la mesure où elle regroupe et rationalise des concepts tirés des sciences traditionnelles: écologie, génétique, éthologie, biogéographie, dynamique des populations, ... Une telle démarche permet, d'une part au plan théorique de déduire des lois générales caractérisant les processus liés à la raréfaction et à l'extinction, et d'autre part, au plan technique, l'application dans des actions visant à la restauration des espèces et des milieux.

S'agissant de gestion justement, les textes présentés mettent en avant certains aspects. Parmi ceux-ci, on retiendra l'importance de l'espace utilisé en été-automne par les mâles dans les populations en phase d'installation ou encore la fidélité des femelles au site de mise-bas, trait utilisable pour fidéliser les animaux au site de lâcher. Quant à l'amplitude altitudinale, elle apparaît, par la diversité des milieux qu'elle peut offrir, comme un des facteurs primordiaux dans le développement des populations. Mais cette quantification des faits nous entraîne presque irrémédiablement vers une autre approche: la modélisation, et son cortège de questions et d'insatisfactions, ce qui témoigne probablement de notre immaturité dans ce domaine.

Contrairement à ce qui motiva les regrets formulés par V. Geist dans son introduction au colloque «Ongulés-Ungulates 91»⁽¹⁾, la taxonomie est bien présente dans ce recueil, et je m'associe à lui pour souligner l'importance grandissante de cette dis-

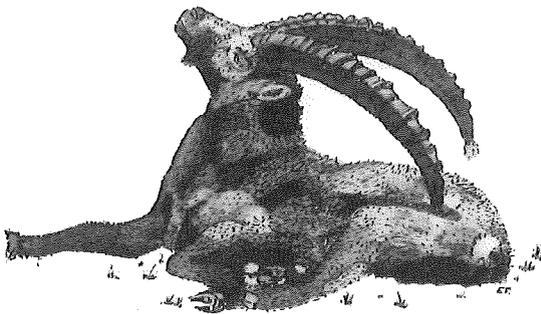
(1) SPITZ F., JANEAU G., GONZALEZ G. and AULAGNIER S. - Ongulés/Ungulates 91. - Paris-Toulouse: S.F.E.P.M.- I.R.G.M., 1992. - 661 p.

cipline considérée par certains comme désuète. Au-delà de son importance dans l'étude des phénomènes évolutifs, la classification relève à présent du domaine juridique et intéresse le législateur, du fait des moyens financiers et humains impliqués dans les programmes de sauvegarde des nombreuses espèces et sous-espèces menacées. On prendra conscience de ces aspects en parcourant l'article consacré à la réintroduction du Bouquetin ibérique.

Le lecteur remarquera sans doute dans cet exposé des connaissances la faible représentation de travaux sur le comportement au sens strict, peu utilisé en France dans les pratiques de gestion. J'y décèlerais moins un retard théorique qu'une expression des difficultés rencontrées dans l'étude rapprochée d'espèces vivant dans un milieu aux conditions souvent limites pour l'homme, ce qui confère d'autant plus de valeur aux travaux présentés. Autre laissée-pour-compte dans les enjeux actuels, la paléontologie figure dans ce recueil et c'est heureux. Cette science du passé devient très actuelle en livrant, notamment grâce à des technologies de pointe, des informations précieuses dans le cas d'espèces devenues très rares ou disparues localement depuis fort longtemps. La paléoécologie peut ainsi éclairer sur l'utilisation du milieu pour des époques où l'homme ne s'était pas encore approprié la plupart des espaces. Saurions-nous, sinon, que le cerf était à l'origine un habitant des formations steppiques boisées ou aurait-on pu imaginer sans ce type de données que le bouquetin occupait la presque totalité d'une aire correspondant à la France actuelle, notamment dans les zones côtières? Une contribution sur ce thème évoque également les espoirs placés dans une nouvelle discipline, l'archéozoologie, issue du défi que représente la définition des caractéristiques d'un animal fossile dont on ne possède que quelques fragments osseux.

Ainsi, loin d'être remplies ou satisfaites, nos connaissances en appellent d'autres. Des domaines parmi lesquels la génétique, la paléontologie ou le comportement gardent des zones obscures qui sont autant d'invites à notre curiosité. Mais au-delà du défi scientifique, c'est de gestion qu'il s'agit. Si la maîtrise naît de la connaissance, le savoir apporte la conscience. La nature a besoin d'adultes éclairés pour réparer les dégâts des enfants turbulents que nous avons été. Bientôt, des silhouettes encornées animeront les crêtes désespérément vides des reliefs que jadis elles parcouraient.

G. GONZALEZ





Paléontologie

LES BOUQUETINS FOSSILES DU SUD-EST DE LA FRANCE

par Louis CHAIX⁽¹⁾ et Jean DESSE⁽²⁾

I. — Paléontologie	18
II. — Apport de l'archéozoologie	22
Conclusion	26
Bibliographie	29

Résumé. — La répartition géographique des bouquetins, durant le Pléistocène, s'étend à presque tout le territoire de la France actuelle. Les auteurs présentent les principales découvertes du sud-est de la France dans leur contexte stratigraphique et évoquent les méthodes d'exploitation des données métriques relevées sur les ossements actuels ou fossiles.

Mots-clés. — Bouquetins, Paléontologie, Archéozoologie, Ostéométrie, France (Sud-Est).

Summary. — Fossil ibex from south-eastern France. During the Pleistocene, the Ibex distribution extended almost to the whole present French territory. The authors present the main discoveries from south-eastern France in their stratigraphic context and the methods of exploitation of present or fossil bone measurements.

Key-words. — Ibex, Palaeontology, Archaeozoology, Osteometry, France (South-East).

(1) Département d'archéozoologie, Muséum d'histoire naturelle, 1 route de Malagnou, GENÈVE (SUISSE).

(2) Laboratoire d'Archéozoologie, CRA/CNRS, rue Albert Einstein, F-06560 VALBONNE.

I. - PALÉONTOLOGIE

A) ORIGINES

Les origines du bouquetin sont encore obscures. Il semble cependant que les ancêtres de la sous-famille des Caprinés dont il fait partie soient originaires d'Asie, et probablement de Chine. On trouve en effet des genres comme *Tossunaria* dès le Pliocène inférieur (-10 millions d'années) dans cette région (BOHLIN, 1937). La fin du Tertiaire et le Pléistocène inférieur et moyen n'apportent pas d'éléments utilisables à la paléontologie du bouquetin (DUBOIS et STEHLIN, 1933 ; KOPY, 1958 ; KURTEN, 1968). Ce n'est qu'avec le début de la dernière période glaciaire (Würm) que les trouvailles attestent clairement l'existence de cette espèce soit dans les Alpes, soit dans les Pyrénées (KOPY, 1958). Cependant, des dépôts datés de la fin de la glaciation précédente (Riss), en Allemagne centrale, vers -120000 ans, ont livré les restes d'un capriné, *Capra camburgensis*. Ce dernier est intéressant, car il combine les caractères du Bouquetin alpin (*Capra ibex ibex*) et de celui d'Espagne (*Capra ibex pyrenaica*). Cette forme pourrait être à l'origine des deux sous-espèces qui auraient divergé à cette époque (TOEPFER, 1934).

Actuellement, la différence la plus marquée entre les deux sous-espèces réside dans la morphologie des chevilles osseuses, celles de *C. ibex pyrenaica* présentant une double flexure absente chez l'autre forme (Fig. 1). Les autres critères de distinction sont beaucoup moins nets et nécessiteraient de vastes séries comparatives (KOPY, 1958 ; DELPECH, 1983). On peut cependant noter que dans le sud-ouest de la France, riche en sites paléolithiques, et particulièrement magdaléniens, on observe la présence des deux formes, soit dans le matériel osseux, soit dans les figurations pariétales (DELPECH, 1983 ; SONNEVILLE-BORDES et LAURENT, 1968 ; COUTURIER, 1962). Dans les sites pyrénéens, également datés du Paléolithique supérieur, les restes d'ibex sont tous attribués à la sous-espèce *pyrenaica* (ALTUNA, 1972). Le problème de la divergence à partir d'une souche commune n'est donc pas résolu, aussi bien en ce qui concerne la zone géographique que la chronologie de ce phénomène.

Dès le Pléistocène supérieur, le bouquetin va devenir abondant, et ses restes seront fréquemment mis au jour dans les sites préhistoriques du Moustérien au Magdalénien. Il se raréfie ensuite pour n'être plus représenté que sporadiquement dans les habitats mésolithiques et néolithiques.

B) DONNÉES RÉGIONALES

Dans le sud-est de la France qui nous occupe ici, plusieurs sites d'âge différent ont livré des ossements de bouquetin. Ce matériel provient essentiellement de deux types de gisements.

D'une part, des gouffres ayant fonctionné comme pièges naturels et qui recèlent des restes osseux de nombreuses espèces. Ces derniers ont pour caractéristique de présenter l'ensemble des éléments du squelette, le plus souvent en connexion anatomique plus ou moins étroite. Les ossements ne portent que des traces d'origine naturelle comme les morsures de petits carnivores ou de rongeurs ou éventuellement de gastéropodes carnivores.

Ce riche matériel pose cependant le problème crucial de son attribution chro-

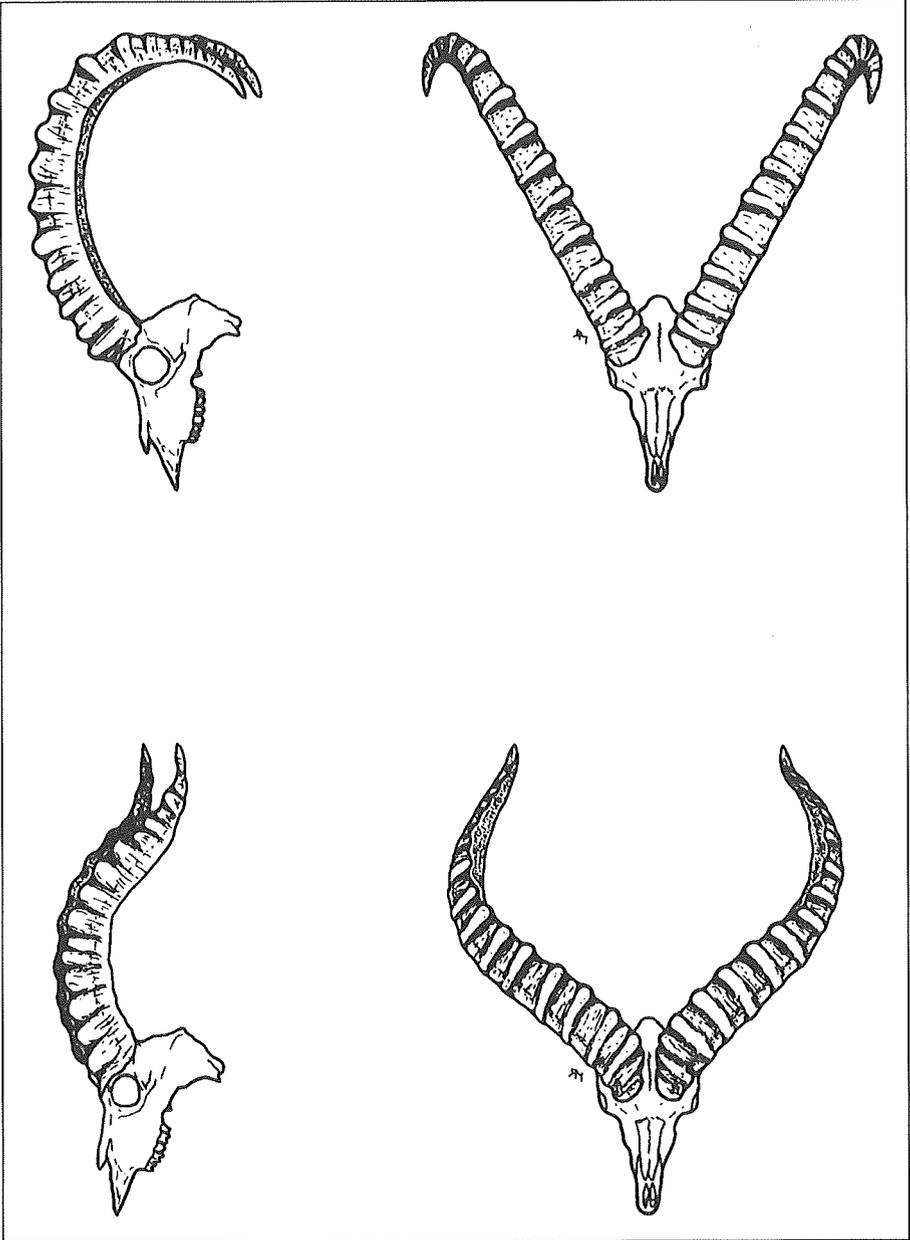


FIG. 1 - Cornage de Bouquetin alpin (en haut) et pyrénéen (en bas).
(Dessin de M. ROCHETEAU CRA/CNRS).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

nologique. Les accumulations trouvées au fond des gouffres se sont souvent faites durant de longues périodes, et seule la datation absolue des pièces (radiocarbone ou autres) permet de les replacer dans la chronologie du Quaternaire.

D'autre part, les sites préhistoriques occupés par l'homme. Ces derniers, le plus souvent en grotte dans la région qui nous intéresse ici, livrent de nombreux restes osseux qui témoignent de la consommation des espèces animales par les préhistoriques. Les ossements sont en effet le plus souvent cassés et présentent des traces de découpe de boucherie allant du dépeçage à la décarnisation. Ce matériel présente l'avantage d'être bien daté par le contexte archéologique, mais les activités anthropiques l'ont rendu fragmentaire et donc peu utilisable pour des études morphologiques. Seuls les petits os compacts (carpiens, tarsiens et phalanges) sont peu affectés par le bris systématique.

Le tableau I présente divers sites archéologiques ou naturels ayant livré des restes de bouquetin dans cette région du Sud-Est.

Nous ne citerons pas ici toutes les références bibliographiques utilisées. Les travaux de COUTURIER (1962), de DESBROSSE (1976), de BINTZ (1976) et de BINTZ et DESBROSSE (1979) sont à la base de cette compilation. Nous y avons ajouté quelques données nouvelles provenant de nos propres travaux (CHAIX et DESSE, 1983; DESSE et CHAIX, 1984; CHAIX, 1988a).

C) SIGNIFICATION DU BOUQUETIN FOSSILE

Le bouquetin fossile montre une vaste répartition aussi bien géographique qu'altitudinaire. Les trouvailles, en effet, ont été faites tant dans la zone alpine, au-dessus de 1500 mètres, que dans les régions de basse altitude comme les Charentes (gisements cités par F. PRAT, in LAVOCAT, 1966) ou dans des sites proches du littoral méditerranéen comme Le Lazaret ou les grottes de Monaco, à une altitude inférieure à 300 mètres (BOULE, 1906; LUMLEY, 1969).

On peut observer aussi sa présence dès le Riss, c'est-à-dire il y a plus de 200000 ans, jusqu'à l'époque actuelle dans les Alpes. Tous ces facteurs montrent que le bouquetin est avant tout une espèce «rupicole»: la présence d'un substrat rocheux lui est nécessaire alors qu'il s'adapte fort bien à des altitudes et à des climats très différents. Tous les sites des zones non montagneuses évoqués précédemment présentent en effet des escarpements rocheux dans leur proche environnement.

Malgré sa remarquable adaptation aux rochers, le bouquetin ne peut pas être considéré comme une espèce alpine typique. La structure anatomique de ses pieds témoigne, comme l'a bien montré COUTURIER (1958), d'une aptitude de grimpeur inférieure à celle du chamois. En ce sens, la présence de restes de bouquetin dans un site préhistorique ne permet pas une interprétation d'ordre climatique.

Comme le tableau I le montre, de nombreuses grottes occupées par l'Homme recèlent des vestiges osseux de bouquetin. Dans le sud-est de la France et dans les régions proches (Suisse et Italie), cette espèce a joué un rôle certain dans l'économie alimentaire des préhistoriques. Il semble d'après quelques études récentes que les plus forts pourcentages s'observent à la fin du Pléistocène supérieur, avec l'extension de la culture magdalénienne, pour perdurer ensuite à l'Azilien et au Mésolithique, vers 6500 BP. Le Néolithique et les Ages des Métaux voient l'ibex devenir fort rare dans les restes culinaires (CHAIX, 1980, 1988a, 1988b).

DÉPARTEMENT	SITE	DATATION
Valais (Suisse)	Vionnaz Rarogne Saint-Léonard Collombey-Barnaz Vex-le-Château Saint-Triphon Martigny	Mésolithique Néolithique Néolithique Néolithique Néolithique La Tène Romain
Haute-Savoie	Onion Les Douattes La Balme-de-Thuy Trou du Renard	Riss final - Würm Magdalénien Mésolithique, Néolithique, etc. Holocène
Savoie	Moulin de Bozel Saint-Thibaud-de-Couz La Fru Isère Balme de Glos Grotte des Deux Sœurs Grotte Orcel-Vial Grotte Bonnet Saint-Romans-de-Beauvoir Balme de Voreppe Grotte de la Passagère Grotte Colomb Choranche Balme-Rousse Pas de la Charmate	Néolithique Paléolithique à Néolithique Paléolithique à Néolithique Magdalénien ? ? ? Magdalénien Holocène Paléolithique supérieur Paléolithique supérieur Mésolithique Mésolithique Mésolithique-Néolithique
Drôme	Abri de Bobache Grotte des Freydières Grotte du Tai Abri du Campalou Laval	Magdalénien final Azilien? Magdalénien Magdalénien ?
Ain	Grotte des Hoteaux La Bonne Femme Abri Gay Pierre-Châtel	Magdalénien final Magdalénien Magdalénien Magdalénien
Basses-Alpes	Abri de la Baume-Bonne	Paléolithique
Monaco	Grotte de l'Observatoire	Riss et Würm
Alpes-Maritimes	Grotte Lympia Grotte d'Albaréa Grotte des Baumas Grotte du Lazaret	Paléolithique Paléolithique Holocène Riss final
Vaucluse	Grotte d'Aiguebrun Grotte de la Vallescure Abri Soubeyras Unang	Paléolithique Paléolithique Magdalénien Mésolithique
Var	Vallon des Cèdres	Paléolithique
Gard	Grotte de Mialet Grotte d'Oullins Baume-Latrone Baume-Longue Grotte de Chabot Grotte Bayol Grotte de Pâques La vigne sauvage	Paléolithique Magdalénien Paléolithique Paléolithique Paléolithique supérieur Paléolithique Paléolithique Paléolithique
Boûches du Rhône	L'Adaouste	Magdalénien
Ligurie (Italie)	Grotte du Prince Grotte des Enfants Grotte du Cavillon	Riss final / Würm ancien Würm ancien Würm ancien

Nous avons volontairement éliminé plusieurs sites ne présentant pas de déterminations sûres. Il est évident que de nombreux autres gouffres ou grottes ont livré des vestiges de bouquetin dans cette zone, mais rien n'a été publié à leur sujet.

TABLEAU I - Principaux sites archéologiques de la région du sud-est et des zones limitrophes ayant livré des restes osseux de bouquetin.

Quelques études faites sur des sites romains attestent une chasse au bouquetin, pour un but non économique, celui de la recherche des trophées (OLIVE, 1986).

Malgré sa présence quasi constante dans la zone alpine, le bouquetin n'a jamais été qu'un gibier. Les études récentes tant morphologiques que génétiques montrent que cette espèce ne peut être considérée comme la forme ancestrale de nos chèvres domestiques, bien que des croisements puissent se produire. L'ancêtre de la chèvre est la chèvre sauvage, *Capra aegagrus Erxleben*, originaire des zones montagneuses du Proche-Orient (MASON, 1984; VIGNE, 1988). Il existe cependant, au niveau ostéologique, de difficiles problèmes de discrimination entre ces divers caprinés, et la distinction entre un gros bouc domestique et une femelle de bouquetin est fort ardue.

II. – APPORT DE L'ARCHÉOZOOLOGIE

A) DÉMARCHE DE L'ARCHÉOZOOLOGIE: LES RÉFÉRENTIELS

Pour parvenir à la diagnose du sexe, à la reconstitution de la taille ou de l'âge des animaux à partir des fragments d'os archéologiques, tout comme pour mettre en évidence les inter-relations entre l'homme et l'animal et les premières traces de la domestication, une nouvelle discipline, l'archéozoologie, est issue de la paléontologie. Comme cette dernière, elle utilise les méthodes de l'anatomie comparée pour parvenir à la diagnose des espèces à partir des ossements fossiles et recherche la filiation entre les espèces.

Tout comme en paléontologie, la première étape de la recherche est celle de l'identification anatomique et spécifique à partir des ossements. Mais l'archéozoologue doit aller au-delà de ces résultats bruts et fournir des arguments utilisables par les archéologues pour l'interprétation des sites. Les mesures prises sur les os jouent alors un rôle très important: comparées à celles qui sont établies sur des corpus de référence d'animaux actuels de sexe, d'âge et de provenance géographique connus, elles permettent d'obtenir des résultats allant très au-delà de la seule identité spécifique.

La réalisation de tels référentiels est cependant des plus délicates, même pour des espèces communes, et le cas du bouquetin est bien révélateur des très grandes difficultés rencontrées dans la constitution de ces référentiels ostéométriques, indispensables pour effectuer des analyses quelque peu poussées.

Les Bouquetins, alpins ou pyrénéens, semblent bien connus et ont fait l'objet de nombreux travaux scientifiques; en raison de leur attrait cynégétique, ils sont représentés par de très nombreux trophées dans les musées et collections. Les auteurs de ces lignes ont toutefois eu de grandes difficultés à rassembler un corpus statistiquement exploitable de squelettes de Bouquetins alpins de sexe, âge et provenance connus. En effet, si des centaines, voire des milliers de crânes peuvent aisément être répertoriés, les collections des muséums – même des mieux pourvus – ne comportent que très peu de squelettes complets. De plus, tout comme les crânes isolés, les spécimens conservés entiers appartiennent en général à des individus adultes mâles. Cela découle bien évidemment de l'intérêt du «trophée» recherché en tous temps par tous les chasseurs. Aussi, malgré la consultation des réserves des

principales collections ouest-européennes, n'avons-nous pu trouver que sept squelettes complets exploitables de *Capra ibex ibex* femelles (parmi lesquels seulement quatre spécimens d'adultes !) pour une centaine de squelettes d'individus de sexe mâle. La réalisation de corpus concernant des espèces communes jusqu'à l'Holocène, mais désormais disparues de notre territoire (loup, bison, aurochs...), pose donc des problèmes quasi insolubles.

Les os des spécimens de référence font l'objet de séries de mesures qui consistent tant en mesures traditionnelles (plus grande longueur, diamètres transverses maximaux des ossements, etc...) qu'en mesures prises sur les portions des os les mieux à même de se fossiliser, donc bien appropriées aux vestiges fragmentés des gisements. Un squelette complet requiert alors environ 200 mesures, désormais normalisées dans le cadre de l'ICAZ (International Council for Archaeozoology), selon les tableaux de l'école de Munich (A. von den DRIESCH, 1976).

B) EXPLOITATION DES MESURES OSSEUSES DE *CAPRA IBEX*

1. Reconstitution de la taille

La première application offerte par la mesure est la reconstitution de la taille au garrot à partir des os longs (et souvent du talus). On utilise pour ce faire les tables de corrélation mises au point à partir de séries actuelles (TEICHERT, 1975). L'étude des spécimens provenant des sites archéologiques montre que les Bouquetins alpins contemporains sont bien plus graciles que ceux des sites anté-holocènes, les mâles fournissant des mesures qui entrent dans la marge de variation des femelles des sites datés du Würm (Tableau II).

Métacarpiens d'adultes : longueur maximale, paramètres statistiques.

	N	m	w	Ecart-type
Fossiles	185	146,7	127,0-167,6	9,82
Mâles actuels	26	134,8	124,7-141,0	4,72
Femelles actuelles	6	115,0	105,8-124,8	6,39

Métatarsiens d'adultes : longueur maximale, paramètres statistiques.

	N	m	w	Ecart-type
Fossiles	163	160,4	137,8-181,3	9,98
Mâles actuels	30	143,3	133,0-158,0	4,98
Femelles actuelles	15	126,3	119,3-133,0	4,13

TABLEAU II - Longueurs des métapodes de bouquetins fossiles et actuels montrant la décroissance diachronique de la taille.

N : nombre de pièces m : moyenne w : marges de variations

La différence de taille observée, en valeur absolue, sur les métacarpiens des sites de Grimaldi et de l'Observatoire par rapport au référentiel actuel est de 14,7 mm pour la longueur totale de l'os, ce qui est considérable (DESSE et CHAIX, 1984). Dans certains cas, les mesures minimales relevées sur les échantillons fossiles sont supérieures à celles des plus robustes individus actuels; il en est ainsi de nombreuses mesures cranio mandibulaires (Fig. 2). Cette diminution de la taille est probablement à mettre en relation avec la disparition progressive du bouquetin et la régression de son espace territorial, l'espèce fournissant une réponse biologique comparable à celle des isolats insulaires.

2. Mise en évidence du sexe

S'il est aisé, dans le cas de *Capra ibex*, de séparer immédiatement les crânes des mâles de ceux des femelles au seul vu du diamètre ou de la morphologie des chevilles osseuses, les os du reste du squelette ne permettent pas de procéder aussi simplement à la diagnose des sexes. La plus forte robustesse des ossements des mâles donne cependant généralement le sexe du spécimen concerné à partir de diamètres transverses, souvent par l'emploi de deux mesures prises sur un même os long (par calcul d'un indice ou, plus simplement encore, sous forme de nuage de points). Il convient toutefois de traiter séparément les ossements de trop jeunes spécimens, les mesures prises sur les mâles juvéniles recoupant alors celles des femelles les plus graciles (en écartant les os longs non épiphysés). Dans certains cas, l'absence de marge de recouvrement des mesures permet immédiatement la diagnose du sexe; il en est ainsi pour les canons antérieurs et postérieurs (métacarpes et métatarses III + IV), os parmi les plus fréquemment mis au jour dans les gisements paléontologiques ou archéologiques (Fig. 3). La diagnose du sexe est très importante: elle permet d'apprécier d'éventuelles stratégies de chasse (chasse sélective ou autre), surtout lorsqu'elle est associée à des observations portant sur les classes d'âge.

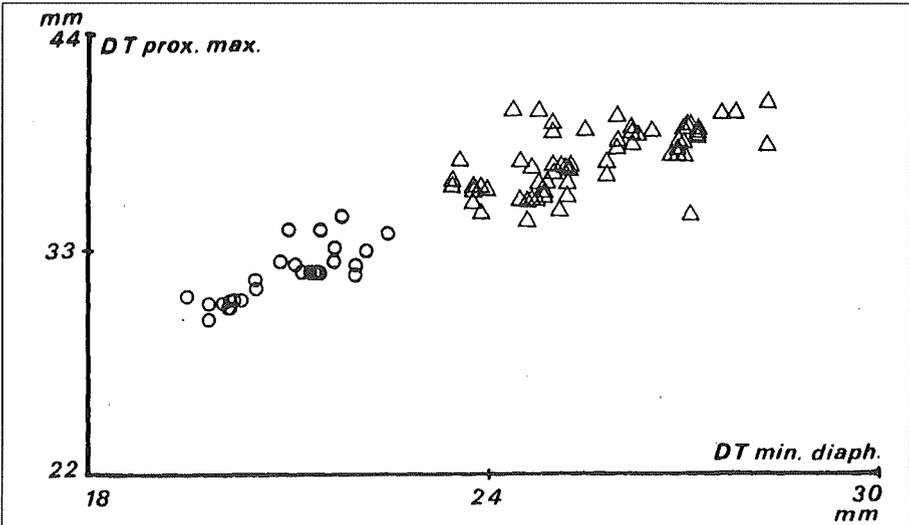


FIG. 3 - Diagnose du sexe à l'aide du métacarpien.
(Les cercles représentent les femelles, les triangles les mâles).

LES BOUQUETINS FOSSILES

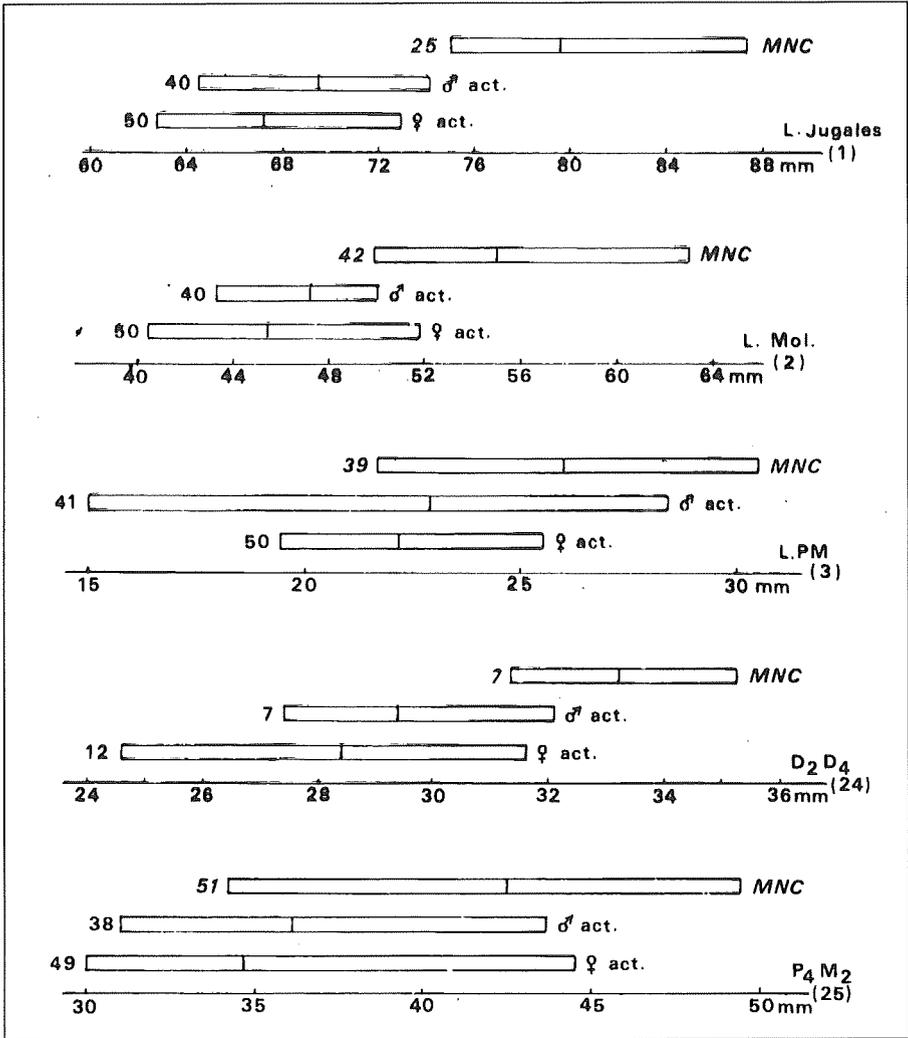


FIG. 2 - Ostéométrie du maxillaire montrant la robustesse des bouquetins fossiles.
MNC: fossiles; L: longueur; Mol: molaires; PM: prémolaires.

3. Appréciation de l'âge

L'appréciation de l'âge de *Capra ibex ibex* à partir des nodosités de ses étuis cornés est bien connue et permet une diagnose scopique rapide; la mesure de la base des chevilles osseuses permet également d'apprécier l'âge des individus (Fig. 4). Pour les maxillaires comme pour le squelette post-crânien, des tableaux permettant une bonne appréciation de l'âge, à partir de l'apparition puis de l'abrasion des séries dentaires ou de l'épiphyssation des os longs, sont disponibles (HABERMEHL, 1985).

CONCLUSION

Durant tout le Paléolithique, les espèces ayant eu un rôle majeur dans l'économie de chasse appartenaient principalement aux grands ongulés vivant en hardes dans les grandes plaines (le renne et le cheval pour les périodes froides; le cerf, le bison et l'aurochs durant les interglaciaires ou interstadias). Le rôle du bouquetin dans l'alimentation semble mineur par rapport à ces espèces. Il est cependant pratiquement toujours présent dans l'économie de chasse des populations habitant les zones rocheuses nécessaires au développement de l'espèce, zones comprenant alors la totalité des massifs montagneux ou de forts reliefs rocheux du territoire français (y inclus la Bretagne, les Charentes ou la Bourgogne). On notera, pour cette dernière région, la récente découverte de figurations de bouquetins dans la grande grotte d'Arcy-sur-Cure (*L'Yonne Républicaine*, 15 juin 1990). Cette importance relative est corroborée par les nombreuses représentations connues dans l'art mobilier ou pariétal (Fig. 5), le bouquetin occupant numériquement la première place après les grandes espèces de plaines. Sur 1721 représentations animales relevées par A. LEROI-GOURHAN (1965), 113 occurrences concernent le bouquetin, qui n'est précédé que par le cheval (405), le bison (261) et le renne (115). Sur 564 objets mobiliers ornés, le bouquetin est également bien représenté avec 36 figurations, après le cheval (92), le renne (79), le bison (52) et les poissons (43 cas).

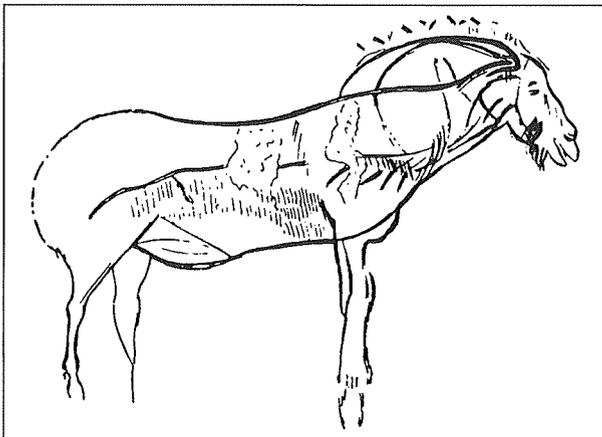


FIG. 5
Gravure de bouquetin
sur un bâton
à trou magdalénien
du site de VEYRIER,
commune d'ETREMBIÈRES
(Haute-Savoie, France).
Relevé de l'Abbé H. BREUIL.

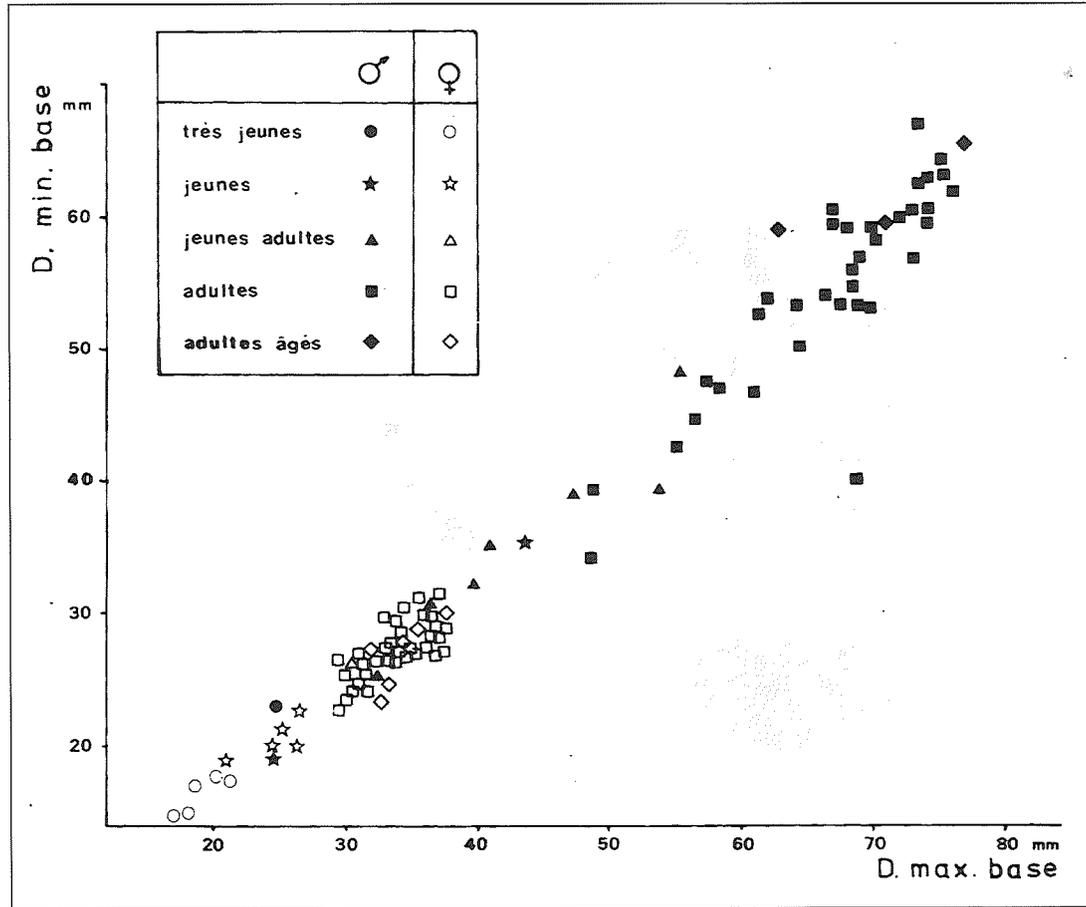


FIG. 4 - Diagramme montrant le développement des chevilles osseuses en fonction de l'âge.

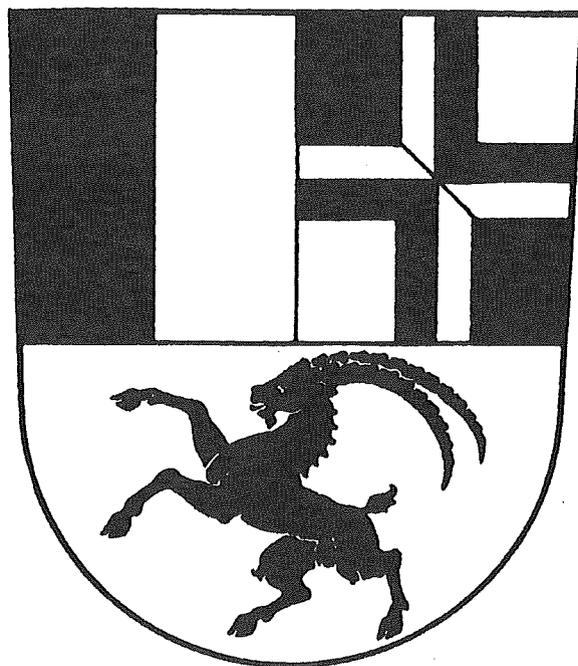


FIG. 6 - Drapeau du canton suisse des Grisons.

On rappellera enfin, que la probable première découverte d'art préhistorique fut celle d'un bouquetin gravé découvert en 1834 par le genevois François MAJOR, à VEYRIER, au pied du Mont-Salève.

Pour les périodes historiques, l'importance croissante du bouquetin comme trophée, en héraldique ou dans l'iconographie, est comparable à celle qui s'observe pour l'aurochs (*Bos primigenius*). Elle est probablement à mettre en relation avec la régression territoriale de l'espèce et sa difficile survie en zone relicte (Fig. 6).

Le réel succès de la réimplantation du bouquetin dans des zones alpines, depuis longtemps désertées, doit enfin s'accompagner de quelques interrogations sur l'évolution biologique récente de l'espèce. L'examen des populations fossiles montre, nous l'avons vu, une forte diminution de la stature depuis les derniers millénaires. Il révèle également la présence de certains traits évolutifs bien connus des archéozoologues travaillant sur les ossements des ruminants domestiques, comme la présence régulière, parmi les spécimens actuels, d'individus dépourvus de leurs secondes prémolaires inférieures. Or, la diminution de la stature et la réduction des séries dentaires sont souvent associées à la proto domestication. L'extension du territoire des Parcs alpins européens et le développement des individus devraient toutefois permettre d'éviter une trop forte dérive vers une sorte de sous-spéciation brachyomorphe.

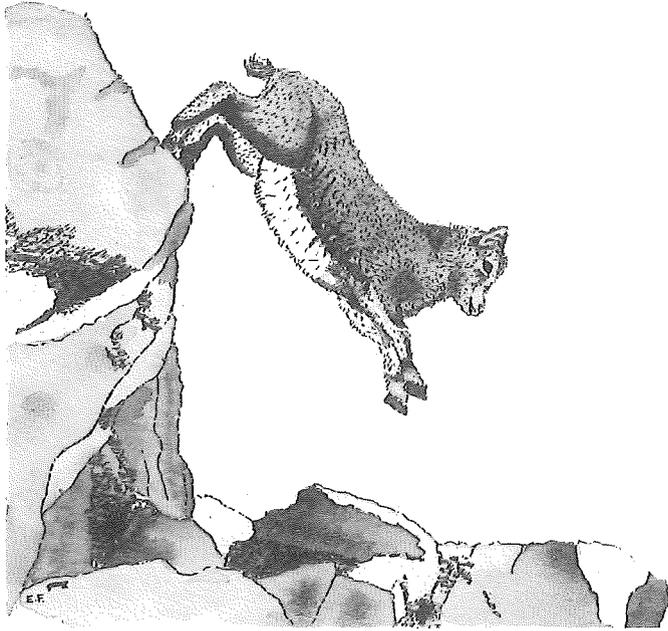
BIBLIOGRAPHIE

- ALTUNA (J.), 1972. - Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipuzcoa. *Munibe*, 1-4, 464p.
- BINTZ (P.), 1976. - Les civilisations de l'Épipaléolithique et du Mésolithique dans les Alpes du Nord et le Jura méridional. Paris: CNRS. *La Préhistoire française*, I: 1405-1411.
- BINTZ (P.) et DESBROSSE (R.), 1979. - La fin des temps glaciaires dans les Alpes du Nord et le Jura méridional. Données actuelles sur la chronologie, l'environnement et les industries. Colloque international CNRS, *La fin des Temps glaciaires en Europe*, n° 271: 239-256.
- BOHLIN (B.), 1937. - Einige jungtertiäre und pleistozäne Cavicornier aus Nord-China. *Nova Acta R. Soc. Scient. Upsala*, IV, (11), 2.
- BOULE (M.), 1906. - Les grottes de Grimaldi (Baoussé-Roussé). Impr. de Monaco. *Géologie et paléontologie*, t. I, fasc. III: 157-236.
- CHAIX (L.), 1980. - Chasse et élevage, deux aspects de la vie préhistorique dans les Alpes. *Bull. Etudes préhist. alpines (Aoste)*, 12: 5-20.
- CHAIX (L.), 1988a. - L'alimentation carnée dans le Mésolithique alpin: choix ou nécessité? *Anthropozoologica*, 2° n° spécial: 27-32.
- CHAIX (L.), 1988b. - Les grands traits de l'évolution des faunes de mammifères (domestiques et sauvages) du Néolithique moyen au Néolithique final au nord-ouest des Alpes. Actes du 12° Colloque interrégional sur le Néolithique, Lons-le-Saunier, p. 205-214.
- CHAIX (L.) et DESSE (J.), 1983. - Les bouquetins de l'Observatoire (Monaco) et des Baoussé-Roussé (Grimaldi, Italie). Première partie: cranium, atlas, epistropheus. *Bull. Mus. Anthropol. Préhist. Monaco*, 26: 44-74.
- COUFURIER (M.), 1958. - Parallèle anatomique, physiologique et écologique entre le pied du Bouquetin des Alpes (*Capra aegagrus ibex ibex*) et celui du chamois (*Rupicapra rupicapra*) en rapport avec l'adaptation à la montagne de ces deux espèces. *Mammalia*, 22, (1): 76-89.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

- COUTURIER (M.), 1962. - Le Bouquetin des Alpes. Grenoble, 1564 p.
- DELPECH (F.), 1983. - Les faunes du Paléolithique supérieur dans le sud-ouest de la France. *Cahiers du Quaternaire (Bordeaux)*, n°6, 453 p.
- DESBROSSE (R.), 1976. - Les civilisations du Paléolithique supérieur dans le Jura méridional et les Alpes du Nord. Paris: CNRS. *La Préhistoire française*, I: 1196-1213.
- DESSE (J.) et CHAIX (L.), 1984. - Les bouquetins de l'Observatoire (Monaco) et des Baoussé-Roussé (Grimaldi, Italie). Seconde partie: Métapodes et phalanges. *Bull. Mus. Anthropol. Préhist. Monaco*, 26: 44-74.
- DRIESCH (A. von den), 1976. - A guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites. *Peabody Museum Bullétins* (Cambridge (Harvard University)), 1: 1-186.
- DUBOIS (A.) et STEHLIN (H.G.), 1933. - La grotte de Cotencher, station moustérienne. *Mém. Soc. Paléontol. Suisse*, 52/53, 292 p.
- HABERMEHL (K.H.), 1985. - Alterbestimmung bei Wild-und Pelztieren. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, 223 p.
- KOBY (F.E.), 1958. - Le bouquetin dans la préhistoire. *Actes de la Soc. Juras. Emul.*, 61: 29-64.
- KURTEN (B.), 1968. - Pleistocene mammals of Europe. London: Weidenfeld et Nicholson, 317p.
- LEROI-GOURHAN (A.), 1965. - Préhistoire de l'art occidental. Paris: Mazenod, 482p.
- LUMLEY (H. de), 1969. - Une cabane acheuléenne dans la grotte du Lazaret (Nice). *Mém. Soc. Préhist. française*, VII, 235 p.
- MASON (I.L.), 1984. - Evolution of domesticated animals. London et New-York, Longman, 452 p.
- OLIVE (C.), 1986. - La faune du Valais à l'époque julio-claudienne. Catalogue de l'exposition «*Le Valais avant l'histoire*», Sion, p. 156-157.
- PRAT (F.), 1966. - Les Capridés dans: *Faunes et flores préhistoriques* / R. Lavocat. - Paris: Bou-bée. p. 280-299.
- SONNEVILLE-BORDES (D. de) et LAURENT (P.), 1968. - Un os gravé magdalénien de la grotte des Eyzies, Dordogne. Paris: CNRS. Collection Watelin. *La Préhistoire, problèmes et tendances*. p. 411-420.
- TEICHERT (M.), 1975. - Osteometrische Untersuchungen zur Berrechnung der Widderristhöhe bei Schafen. Amsterdam: Archaeozoological Studies, Elsevier, p. 51-69.
- TOEFFER (V.), 1934. - Ein diluviales Steinbockgehörn aus Thüringen. *Paläontol. Zeitschrift*, 16, 3/4: 276-281.
- VIGNE (J.D.), 1988. - Les grandes étapes de la domestication de la chèvre: une proposition d'explication de son statut en Europe occidentale. *Ethnozootechnie*, 41: 1-13.

(Reçu pour publication, août 1991)



Génétique

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉTIQUES DES POPULATIONS FRANÇAISES DE BOUQUETIN DES ALPES (*Capra i. ibex*) ET CONSÉQUENCES POUR LEUR GESTION

par Michaël STÜWE⁽¹⁾, Kim SCRIBNER⁽²⁾ et Dominique GAUTHIER⁽³⁾
traduit de l'anglais par Dominique GAUTHIER⁽³⁾

Introduction	34
I. — Objectifs de l'étude	35
II. — Matériel et méthodes	37
III. — Résultats	38
IV. — Discussion	40
Références bibliographiques	43

Résumé. — Les populations françaises de Bouquetin des Alpes, après leur extinction quasi totale au XIX^e siècle, ont été reconstituées récemment par réintroduction à partir d'animaux provenant du Mont Pleureur (Suisse), ou de Maurienne (Parc national de la Vanoise - France).

Les caractéristiques génétiques de ces deux populations-mère ont été comparées avec celles de cinq populations-filles, ainsi qu'avec celles de la population indigène du Grand-Paradis (Italie).

Summary. — After extinction of the natural populations, alpine ibex were re-established in France by translocation of animals from the Swiss Mont Pleureur or the French Maurienne population. We compared the genetic characteristics of ibex from the latter two, five newly founded populations, and the autochthon Gran Paradiso population. Average heterozygosity differed significantly among populations. We found the highest level in Maurienne (0.067), lower levels in Bargy (0.058), Mont Pleureur (0.055) and Gran Paradiso (0.051), and the lowest in Saastal (0.023). All populations were polymorphic at the PEP-B locus. Six populations were polymorphic at the LDH-1 locus, Champagny and Encombe exhibited alternate fixation of alleles there. In Maurienne, we found a unique allele at the PGD locus, indicating that this population might have developed from an autochthon nucleus of ibex surviving extinction besides the Gran Paradiso population. Shifts in allele frequency between parental

(1) Conservation and Research Center, National Zoological Park, Smithsonian Institution, Front Royal, VA 22630, USA.

(2) Department of Zoology, University of Georgia, Athens, GA 30602, USA.

(3) Direction du Parc national de la Vanoise, 135 rue du Docteur Julliand, BP 705, 73007 Chambéry cedex, France.

and newly founded populations suggested a pronounced effect of genetic drift. Shifts in the naturally founded Encombe population were similar or more pronounced than those in several translocated populations. Due to its high level of genetic variability and the occurrence of a unique polymorphism, we recommend further ibex populations to be founded with individuals from the Maurienne population. Major shifts in allele frequency of re-established populations might be avoided by an increase in the number of founder animals in future.

INTRODUCTION

La protection des dernières populations de bouquetin dans les Alpes européennes débuta il y a 170 ans. Le premier des 200 animaux élevés en captivité pour reconstituer les populations originelles fut lâché en 1911. Aujourd'hui la plupart des habitats favorables ont été repeuplés, représentant près de 25000 individus répartis en quelques 175 localisations différentes (GAUTHIER et VILLARET, 1990; STÜWE et NIEVERGELT, 1991). De nouvelles populations sont créées chaque année, mais la stratégie de réintroduction a changé : les individus-fondateurs ne sont plus des sujets issus de captivité, mais des sujets sauvages provenant directement des populations existantes. La reconstitution de populations à partir de quelques individus seulement, comme cela a été souvent le cas, pose le problème de la gestion de la génétique lors de telles manipulations, d'autant que le Bouquetin des Alpes a subi au moins 4 goulots d'étranglement génétique lors de la restauration de l'espèce en Europe (GAUTHIER *et al.*, 1990; STÜWE et NIEVERGELT, 1991).

A) HISTOIRE DE LA RESTAURATION DU BOUQUETIN DES ALPES

Les populations européennes ont régulièrement décliné du XVI au XVIII^e siècle, jusqu'à ce qu'il n'en subsiste plus qu'une, dans le massif italien du Grand Paradis (GRODINSKY et STÜWE, 1987). Heureusement, en 1821, le roi Victor-Emmanuel I initia la protection de ces derniers survivants. La création de la Réserve royale du Grand Paradis en 1856 donna une impulsion majeure à cette protection (GIRTANNER, 1878) : en 1913, la population atteignait les 4000 têtes (TOSI *et al.*, 1986).

De 1906 à 1942, au moins 88 bouquetins furent capturés dans cette population naturelle du Grand Paradis, pour alimenter un programme d'élevage en captivité à partir de deux Parcs suisses : Saint-Gallen et Interlaken. Et en 1948, huit populations avaient été fondées en Suisse grâce au lâcher d'au moins 212 individus élevés en captivité (STÜWE et NIEVERGELT, 1991). Durant le même temps, deux autres populations étaient créées selon le même protocole, respectivement en Allemagne et en Autriche, alors qu'en Italie, une nouvelle population naissait par translocation directe de bouquetins du Grand Paradis (TOSI *et al.*, 1986). A partir du début des années 1950, des populations supplémentaires furent fondées en Suisse à partir de sujets capturés principalement dans 3 des 8 colonies primitives, à savoir Piz Albris, Mont Pleureur et Augstmatthorn. Ces 3 populations jouèrent le rôle de «pépinière» en fournissant plusieurs milliers d'animaux pour de multiples réintroductions dans tout l'Arc alpin européen (STÜWE et NIEVERGELT, 1991).

Ainsi, pour la seule population de Piz Albris, environ 1600 bouquetins furent capturés entre 1953 et 1979. La moitié de ces animaux furent relâchés dans

d'autres sites au sein du canton des Grisons, le restant étant vendu à d'autres cantons suisses ou dans d'autres pays (RATTI, 1981).

La plupart de ces opérations aboutit à la création de populations viables et, pour la seule Suisse, on dénombrait en 1986 environ 12400 individus (STÜWE et NIEVERGELT, 1991).

B) HISTOIRE DU BOUQUETIN EN FRANCE

Au cours des trente dernières années, 15 sites des Alpes françaises favorables au bouquetin ont été repeuplés lors d'opérations successives de réintroduction (GAUTHIER *et al.*, 1990; GAUTHIER et VILLARET, 1990; fig. 1). Pour onze d'entre eux, les individus-fondateurs (représentant 174 animaux) provenaient de la population suisse du Mont Pleureur; à noter que certains (Vacheresse, Arve-Giffre et Contamines) sont en liaison transfrontalière avec des populations suisses ou italiennes. Pour trois autres, c'est la population de Maurienne (Parc national de la Vanoise), qui a fourni les individus-fondateurs, par capture et relâcher direct: populations de Champagny (Vanoise), Archiane (Vercors), et Valjouffrey (Ecrins). A noter que la population de Champagny présente des échanges réguliers avec celle de Peisey-Nancroix créée 11 ans auparavant à partir de sujets du Mont Pleureur.

La population de Maurienne quant à elle, est la plus importante de France, et est la seule à être autochtone; elle aurait une double origine, à la fois par des individus ayant émigré du massif du Grand Paradis avant la création du Parc national de la Vanoise, et par un reliquat de bouquetins ayant échappé à l'extermination parallèlement à ceux du Grand Paradis (GAUTHIER et VILLARET, 1990).

Plus au sud, la population du Mercantour trouve son origine dans l'émigration spontanée de bouquetins de l'Argentera, population italienne qui fut créée à partir de sujets du Grand Paradis relâchés entre 1921 et 1933.

De plus, des translocations récentes ont permis de créer la quinzième population réintroduite, celle de Bayasse, au nord du massif du Mercantour (TERRIER et POLMERT, 1990).

Enfin, deux dernières populations se sont installées par colonisation naturelle de territoires vierges: Encombres (Savoie) à partir de celle de Vanoise-Maurienne, et Prariond-Sassière à partir de celle du Grand Paradis.

I. - OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

La plupart des populations françaises ont été réintroduites il y a plus de 25 ans, représentant trois générations de bouquetins (si l'on admet que le temps de renouvellement des générations est égal à 9 ans: STÜWE et GRODINSKY, 1987). Confrontés à la nécessité de programmer de nouvelles réintroductions, les gestionnaires français se sont préoccupés de tirer un bilan des opérations passées, en particulier grâce au «Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes». Les aspects génétiques ont été abordés dans ce cadre: pour évaluer la diversité génétique dans les populations réintroduites, et l'éventuel impact des premières manipulations, nous avons choisi de mesurer le taux moyen d'hétérozygotie au sein de chaque population.

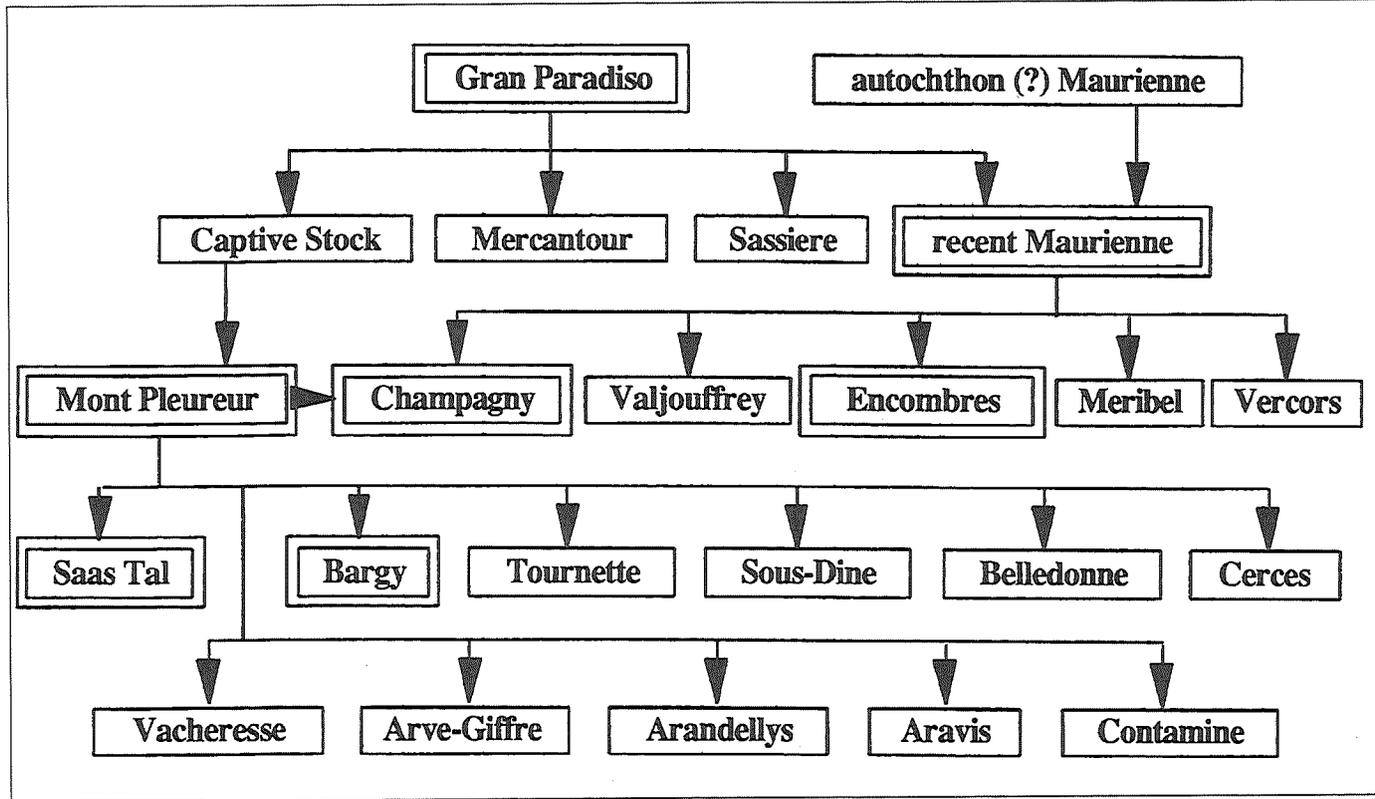


FIG. 1 - Filiation des populations françaises de Bouquetin des Alpes.
 Les noms placés dans un double encadrement désignent les sites d'étude.

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉTIQUES

En effet le niveau d'hétérozygotie et de consanguinité influent probablement sur beaucoup de paramètres de population, tels que le taux d'accroissement, la physiologie de la reproduction, certaines voies métaboliques et la résistance aux maladies (GILPEN et SOULE, 1986). Chez les ongulés, on a démontré que le taux d'hétérozygotie était corrélé positivement avec l'accroissement et la reproduction (CHESSEY et SMITH, 1987). De façon plus générale, ALLENDORF et LEARY (1986) notent que le maintien d'une bonne diversité génétique est corrélé avec l'espérance de survie des populations: une hétérozygotie élevée permettant la survie à court-terme, une diversité allélique importante augmentant les chances d'adaptation à long terme (ALLENDORF, 1986).

Aussi, avons-nous utilisé cette mesure pour comparer quatre populations réintroduites et une population issue de colonisation naturelle, avec les populations-mère du Mont Pleureur et de Maurienne-Vanoise, ainsi qu'avec la population originelle du Grand Paradis. Les questions posées sont les suivantes:

– Peut-on retracer la généalogie des populations réintroduites (c'est-à-dire retrouve-t-on la même distribution d'allèles dans les populations-fille que dans les populations-mère)? Si ce n'est le cas, les informations génétiques parentales ont-elles été réduites par l'effet-fondateur et altérées par la dérive génétique? Cela signifierait que le nombre d'animaux relâchés a été insuffisant pour permettre un taux de recombinaison normal.

– Laquelle des populations-mère (Mont Pleureur, Vanoise-Maurienne ou Grand Paradis) est susceptible d'apporter la meilleure information génétique et par conséquent, devrait-être privilégiée pour les futures translocations?

NB – Cette étude fait partie d'un programme plus vaste, englobant 20 populations de Bouquetins des Alpes de Nubie (*Capra ibex* et *Capra ibex nubiana*), pour évaluer l'effet du nombre d'individus-fondateurs et du taux d'accroissement initial, sur la variabilité génétique de la population (STÜWE et SCRIBNER, 1989; STÜWE et *al.*, 1991).

II. – MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des prélèvements de sang ont été effectués sur 149 bouquetins capturés par téléanesthésie (xylazine pure: STÜWE et SCRIBNER, 1989; GAUTHIER, 1993) provenant de 4 populations françaises:

- Bargo, Haute Savoie (BA, n=22),
- Champagny, Vanoise-Savoie (CH, n=10),
- Encombres, Savoie (EN, n=14),
- et Maurienne, Vanoise-Savoie (MA, n=37);

de 3 populations suisses:

- Saastal, Wallis (SA, n=29),
- Jollital, Wallis (JO, n=5),
- et Mont Pleureur, Valais (MP, n=11);

et de la population italienne du Grand Paradis (GP, n=21).

Nous avons contrôlé la polymorphie de 14 enzymes codées par 15 loci, par la méthode d'électrophorèse horizontale sur gel d'amidon (MANLOVE *et al.*, 1976) : albumine (ALB), phosphoglucomutase-3 (PGM-3), hémoglobine (HB), glucose phosphate isomérase-1 (GPI-1), créatine Kinase-2 (CK-2), glucose-6-phosphate (G-6-P), malate déshydrogénase-1 (MDH-1), 6-phosphoglucomates déshydrogénase (PGD), enzyme malique-1 (MOD-1), nucléoside (purine) phosphorylase (NP), lactate déshydrogénase-1 (LDH-1), acide eurythacitique phosphatase (EAP), peptidase-A (PEP-B, avec comme substrat la leucyl glycy glycine) et indophénol oxydase-1,2 (IPO-1,2). Les résultats initiaux ont été publiés par STÜWE et SCRIBNER (1989).

Les distributions des allèles ont été comparées au modèle de Hardy-Weinberg pour chacune des 7 populations, à l'aide d'un test de chi-deux appliqué aux loci polymorphes (SOKAL et ROHLF, 1981). Les distributions observées dans les échantillons de faible taille ont fait l'objet, d'un réajustement par la correction de LEVENE'S (1949). Les distributions d'allèles dans et entre les populations ont fait l'objet d'une analyse de variance vérifiée à l'aide du test F (NEI et CHESSEY, 1983).

Pour les loci hétérozygotes, nous avons cherché s'il y avait des différences significatives du niveau d'hétérozygotie (H) entre les populations, à l'aide du Khi-deux (SOKAL et ROHLF, 1981).

Enfin l'indépendance des individus, puis des populations, hétérozygotes pour 0,1,2 ou 3 loci, a été testées grâce au logiciel ACTUS (ESTABROOK et ESTABROOK, 1989).

III. - RÉSULTATS

Sur les 15 loci analysés, 3 sont polymorphes. Pour l'un d'eux (PGD), seule une population : Vanoise-Maurienne, présente ce polymorphisme. Pour les 2 autres (PEP-B et LDH-1), les distributions des allèles sont significativement différentes selon les sites; comme le montrent les tests statistiques: respectivement $F=0,177$; $X^2=52,74$, d.d.l.=7, $p<0,001$ pour PEP-B, et $F=0,424$; $X^2=126,35$, d.d.l.=7, $p<0,001$ pour LDH-1 (Tabl. I). On note en particulier un profil inversé des allèles pour le LDH-1, entre Champagny et Encombres, alors que la distribution de ces allèles est identique dans leurs populations-mères Mont Pleureur et Vanoise-Maurienne (Tabl. I).

Si l'on examine les filiations entre populations (fig. 1), on constate que la distribution des allèles de LDH-1 s'inverse dans le couple Grand Paradis > Jollital, ainsi que Mont Pleureur > Saastal, alors que les rapports sont maintenus dans le couple Mont Pleureur > Bargy.

Le taux moyen d'hétérozygotie est significativement différent selon les 8 populations ($X^2=35,05$; d.d.l.=14; $p<0,005$ (Tabl. I)).

C'est la population Vanoise-Maurienne qui montre le taux le plus élevé ($H=0,067$), alors que Saastal, population créée par translocation de bouquetins provenant de la population réintroduite du Mont Pleureur, montre le taux le plus bas ($H=0,023$) (Tabl. I). Les 6 autres se répartissent entre 0,058 (pour Bargy) et 0,033 (pour les Encombres). Ces différences sont expliquées ainsi : pour les loci polymorphes, le plus grand nombre d'hétérozygotes est obtenu pour la population de Maurienne, alors que pour ces mêmes loci, Saastal présente surtout des homozygotes.

	Populations								
	GP	MA	MP	SA	BA	CH1	CH2	EN	JO
Population mère			Zoos	MP	MP	MP	MA	MA	Zoos
Année moyenne de réintroduction	N/A	N/A	1931	1961	1975	1969	1980	N/A	1943
Nombre de mâles relâchés	N/A	N/A	09	10	06	02	05	N/A	15
Nombre de femelles relâchées	N/A	N/A	11	06	08	03	06	N/A	19
N _e à l'origine (b)	N/A	N/A	10	08	06	N/A	N/A	N/A	13
Taille de la population lors des prélèvements (a)	N/A	N/A	10	08	06	N/A	N/A	N/A	13
N _e à l'origine (b)	3500	500	550	350	100	95	95	207	365
	1312	168	280	117	034	32	32	70	222
Nombre d'animaux étudiés									
Taux moyen d'hétérozygotie	21	37	11	29	22	10		14	5
% de loci polymorphiques	0.051	0.067	0.055	0.023	0.058	0.040		0.033	0.040
	13.3	13.3	13.3	6.7	13.3	6.7		6.7	13.3
LDH-1 88	0.857	0.635	0.455	0.293	0.477	1.000		0.000	0.100
LDH-1 100	0.143	0.365	0.545	0.707	0.523	0.000		0.100	0.900
PEP-B 100	0.714	0.446	0.500	0.983	0.864	0.700		0.393	0.800
PEP-B 112	0.286	0.554	0.500	0.017	0.136	0.300		0.607	0.200
PGD 90	0.000	0.014	0.000	0.000	0.000	0.000		0.000	0.000
PGD 100	1.000	0.986	1.000	1.000	1.000	1.000		1.000	1.000

TABLEAU I - Historique, variabilité génétique et distribution des allèles dans 8 populations de Bouquetins des Alpes.

(a) Taille de la population évaluée en 1981, prélèvements faits en 1987.

(b) N_e à l'origine = $\frac{4 \times (\text{nbre femelles} \times 0,25 \times \text{nbre de mâles})}{\text{nbre femelles} + (0,25 \times \text{nbre de mâles})}$ si l'on admet que seuls 25% des mâles participent à la reproduction.(c) N_e lors des prélèvements = $\frac{4 \times (0,5 \times \text{nbre femelles}) \times (0,25 \times \text{nbre de mâles})}{(0,5 \times \text{nbre femelles}) + (0,25 \times \text{nbre de mâles})}$ si l'on admet que seuls 25% des mâles et 50% des femelles participent à la reproduction (SCRIBNER et STÜWE, *in prep.*).

IV. - DISCUSSION

A) Le résultat le plus surprenant concerne le faible taux d'hétérozygotie de la population originelle du Grand Paradis : compte-tenu de la généalogie des bouquetins en Europe (fig. 1), on aurait pu s'attendre à un niveau supérieur à celui des autres populations (Tabl. I). Par exemple, la population du Mont Pleureur s'est développée à partir d'animaux élevés en captivité, descendant eux-mêmes d'individus capturés dans le Grand Paradis. Dans la suite, Bargy a été créé par translocation de bouquetins du Mont Pleureur.

Tout ceci représente 3 goulots d'étranglement génétique successifs : d'abord la capture et l'élevage en captivité d'animaux du Grand Paradis, le lâcher ultérieur de 20 bouquetins pour créer la population du Mont Pleureur, et enfin la translocation de 14 individus du Mont Pleureur pour fonder la population de Bargy. Durant le même temps, la population du Grand Paradis ne subissait aucune manipulation de ce type, potentiellement réductrice de ses informations génétiques.

Trois hypothèses, pouvant être combinées, peuvent expliquer cette faiblesse relative du taux moyen d'hétérozygotie dans le Grand Paradis :

1- Les événements successifs d'élevage en captivité et de translocation n'ont pas eu d'impact sur le taux d'hétérozygotie. Cela pourrait notamment être vraisemblable si le taux d'accroissement initial des populations a été suffisamment fort pour ne pas réduire le niveau d'hétérozygotie.

2 - Une dépression du taux moyen d'hétérozygotie dans la population du Grand Paradis s'est produite après l'époque où les animaux destinés aux programmes d'élevage en captivité ont été capturés.

3 - L'échantillonnage analysé peut présenter des défauts de représentativité, dans la mesure où les bouquetins prélevés proviennent seulement de la partie sud-ouest du Parc national du Grand Paradis.

Différents auteurs ont abordé ce sujet, leurs résultats sont contradictoires : NASCETTI *et al.*, (1990) signalent que les taux dans le Grand Paradis (0,042) sont plus élevés que ceux des bouquetins des Grisons-Suisse (0,022). RANDI *et al.*, (1990) trouvent quant à eux une hétérozygotie plus basse dans le Grand Paradis (0,009) que dans les Grisons (0,021). Or la population des Grisons est issue de bouquetins élevés en captivité, descendant d'individus du Grand Paradis.

Pour RANDI *et al.* (1990), l'hétérozygotie plus élevée, relevée à Piz Albris, pourrait être liée à des reproductions avec des chèvres domestiques durant la phase initiale de constitution de cette population.

Pour notre part, nous n'avons aucun indice d'introgression de chèvres dans nos populations. Même si l'on ne peut réfuter l'hybridation (ni la prouver d'ailleurs) dans le cas de Piz Albris, elle ne peut expliquer les niveaux d'hétérozygotie plus élevés d'autres populations, où de tels faits ne se sont pas produits (tout du moins à notre connaissance), et où cette mesure est significativement supérieure à celle du Grand Paradis.

B) De façon plus globale, cette étude montre des niveaux d'hétérozygotie élevés (0,023-0,067) par rapport à ceux d'autres études génétiques sur le Bouquetin des Alpes. Ainsi HARTL (1986) relève un $H=0,024$, STÜWE et SCRIBNER (1989) $H=0,007$, RANDI *et al.*, (1990) $H=0,015$; et NASCETTI *et al.* (1990) $H=0,028$.

Toutefois, la confrontation de ces études doit être faite avec prudence, dans la mesure où le taux d'hétérozygotie est fortement influencé par le nombre et la nature des loci analysés (NEVO, 1978). Ainsi une revue bibliographique montre que 58 loci ont déjà été analysés chez le Bouquetin des Alpes, variant selon les auteurs de 15 à 38. Parmi eux, 8 ont été trouvés polymorphes (de 3 à 6 par auteur), seul LDH-1 l'étant pour tous les auteurs.

La comparaison du niveau d'hétérozygotie entre différentes populations serait beaucoup plus riche d'enseignements si les loci analysés étaient identiques d'une étude à l'autre.

La variabilité génétique des populations primitives, avant l'extermination de ces derniers siècles, était probablement supérieure. Durant plus de 200 ans, à partir des XVII^e et XVIII^e siècles, les bouquetins ont en effet été massacrés en Europe jusqu'à ce qu'il ne reste qu'une seule population dans le Grand Paradis (GRODINSKY et STÜWE, 1987), qui représentait ainsi le reliquat génétique de l'espèce.

A titre de comparaison, STÜWE et al., (1991) ont étudié une population de Bouquetins de Nubie (*Capra ibex nubiana*), beaucoup moins touchée par de telles réductions d'effectifs. Les taux moyens d'hétérozygotie ont été effectivement plus haut que ceux des populations de Bouquetins des Alpes: $n=39$, $H=0,087$ (travaux reposant sur les mêmes loci que cette présente étude).

C) Les goulots d'étranglement génétique potentiels, dus à l'élevage en captivité et à la création de nouvelles colonies à partir de quelques individus, semblent n'avoir eu que peu, voire pas d'effets, puisque le Grand Paradis et les autres populations présentent un niveau d'hétérozygotie similaire (0,033-0,058), à l'exception toutefois de Vanoise-Maurienne (0,067) et de Saastal (0,023).

Pour cette dernière population, il est probable que cela corresponde à l'effet-fondateur d'un nombre identique de bouquetins provenant du Mont Pleureur ; or le niveau d'hétérozygotie à Bargy est semblable à celui du Mont Pleureur, alors que celui de Saastal, est très déprimé. Une explication pourrait être le taux d'accroissement initial qui, s'il est élevé, empêche le niveau d'hétérozygotie de chuter.

D) Les créations de nouvelles colonies de bouquetins, si elles n'ont généralement que peu d'effet sur le taux moyen d'hétérozygotie, influencent manifestement la distribution des allèles. Par exemple, l'allèle 88 du LDH-1 chute fortement entre le Grand Paradis (0,857), le Mont Pleureur (0,455) et les colonies réintroduites de Saastal (0,293) et Jollital (0,100). Pour Champagny, seul reste l'allèle 88 du LDH-1, alors qu'aux Encombres, il disparaît au profit de l'allèle 100 du LDH-1. Ces importantes modifications dans le profil des allèles indiqueraient un effet-fondateur marqué et une réduction génétique dans les populations réintroduites, probablement provoqués par un effectif insuffisant d'animaux-fondateurs. Ainsi au cours d'autres travaux, nous avons relevé une corrélation significative entre le nombre d'animaux lâchés et le taux moyen d'hétérozygotie (étudié sur 35 loci) mesuré sur 14 populations de Bouquetin des Alpes (coefficient de rang de Spearman $r=0,564$, $p < 0,05$). Toutefois, toutes les populations réintroduites à partir d'un faible nombre d'animaux n'ont pas montré une telle dérive dans la distribution des allèles (cas de Bargy), alors qu'à l'inverse, on a retrouvé ce phénomène dans la population des Encombres, issue de colonisation naturelle par émigration d'individus de Vanoise-Maurienne. Le nombre de bouquetins colonisateurs émigrés de Maurienne n'est pas connu, mais on peut supposer, au vu de l'importante différence génétique entre les 2 populations, caractéristique d'un effet-fondateur et d'une réduction génétique, qu'il a dû être faible.

E) Un allèle spécifique (PGD-A) a été trouvé dans la population de Vanoise-Maurienne; il n'a pas été retrouvé ailleurs, que ce soit dans la population du Grand Paradis à partir de laquelle des bouquetins auraient émigré vers la Vanoise, ou dans les autres populations issues du Grand Paradis.

Dans la mesure où la taille des échantillons est restée faible, il est difficile de conclure définitivement sur les allèles faiblement représentés ou absents. Toutefois, nous pouvons avancer deux hypothèses :

1 - Cet allèle spécifique a existé dans la population du Grand Paradis, mais a disparu lors des réductions d'effectifs subies durant la Seconde Guerre mondiale. En effet, au-delà de leur impact sur le niveau d'hétérozygotie, les réductions importantes de taille des populations, même brèves, sont susceptibles d'induire la perte d'allèles rares (ALLENDORF, 1986).

2 - L'allèle spécifique provient d'une souche autochtone indépendante du Grand Paradis. Même si l'on considère souvent la population du Grand Paradis comme l'ultime reliquat de Bouquetins des Alpes (STÜWE et NIEVERGELT, 1991), il est suggéré qu'un second noyau de population ait pu survivre à l'extermination en Maurienne.

A ce stade de l'analyse, nous penchons pour cette seconde version : l'existence de bouquetins en Maurienne au début de ce siècle est couramment rapportée (même si cela n'a qu'une valeur anecdotique) (GAUTHIER et VILLARET, 1990). Cet allèle n'est représenté qu'en Maurienne dans toutes nos études, bien qu'à une faible fréquence (0,014) : il est absent aussi bien dans le Grand Paradis que dans les populations issues directement ou indirectement du Grand Paradis (fig. 1). Par contre, cet allèle est retrouvé avec une fréquence non négligeable : 0,210 chez le Bouquetin de Nubie (*Capra ibex nubiana*) (STÜWE et al., 1991).

F) En nous référant à deux arguments :

1 - Vanoise-Maurienne montre le taux moyen d'hétérozygotie le plus élevé, et

2 - cette même population pourrait avoir des informations génétiques uniques, nous pensons qu'actuellement la translocation de bouquetins capturés en Vanoise-Maurienne constitue la meilleure stratégie de gestion génétique en France pour fonder de nouvelles populations.

Par ailleurs, il faudrait relâcher un plus grand nombre d'individus afin de pallier l'effet-fondateur et de réduction génétique, et également pour accroître la probabilité de transfert du pool génétique parental. Toutefois, nous ne disposons pas de données suffisantes pour préciser le nombre minimum d'animaux-fondateurs : toutes les populations étudiées ont été constituées à partir d'un nombre similaire d'individus, compris entre 5 et 13. Or la combinaison de l'effet-fondateur et de réduction génétique sur la distribution des allèles, et du niveau initial d'accroissement des populations nouvellement créées, donne des résultats divers selon les populations, y compris celle des Encombres fondée naturellement par émigration.

Pour cette dernière par exemple, le nombre de colonisateurs provenant de Maurienne n'est pas connu, mais l'on trouve un niveau d'hétérozygotie moitié moindre de celui de la population-mère, et de fortes réductions d'allèles. A l'inverse, la population de Bargy créée par lâcher de 14 bouquetins du Mont Pleureur a conservé le niveau d'hétérozygotie de la population parentale et n'a que peu varié dans la distribution des allèles ; tandis que celle de Saastal, issue de la réintroduction de 16 animaux provenant également du Mont Pleureur, a diminué de plus de la moitié le taux d'hétérozygotie parental et a vu sa distribution d'allèles se réduire fortement.

REMERCIEMENTS

Nous remercions H. ANDERMATTEN, H.-J. BLANKENHORN, P. DOLLINGER, C. GRODINSKY, J.-P. MARTINOT, B. NIEVERGELT, W. SCHEFFRAHN, C. STAUFFER, et H. ZEHNDER pour l'aide apportée à la préparation de cette étude, la collecte d'échantillons et leur conservation.

V. PERACINO et B. BOSSANO du Parc national du Grand Paradis ont eu la gentillesse de nous fournir des échantillons prélevés dans leur population. Nous avons obtenu le soutien financier du World Wildlife Fund (en Suisse); du Schweizer Bund für Naturschutz de Bâle; et du Goethe Foundation for the Arts and Sciences de Zürich. Nous avons également bénéficié du soutien de l'Institut d'écologie de l'Université de Géorgie (contrat DE-AC09-76SR00-819 entre l'Université et le Ministère de l'énergie des Etats-Unis). Les analyses par électrophorèse ont été menées par le laboratoire d'écologie de la Savannah River.

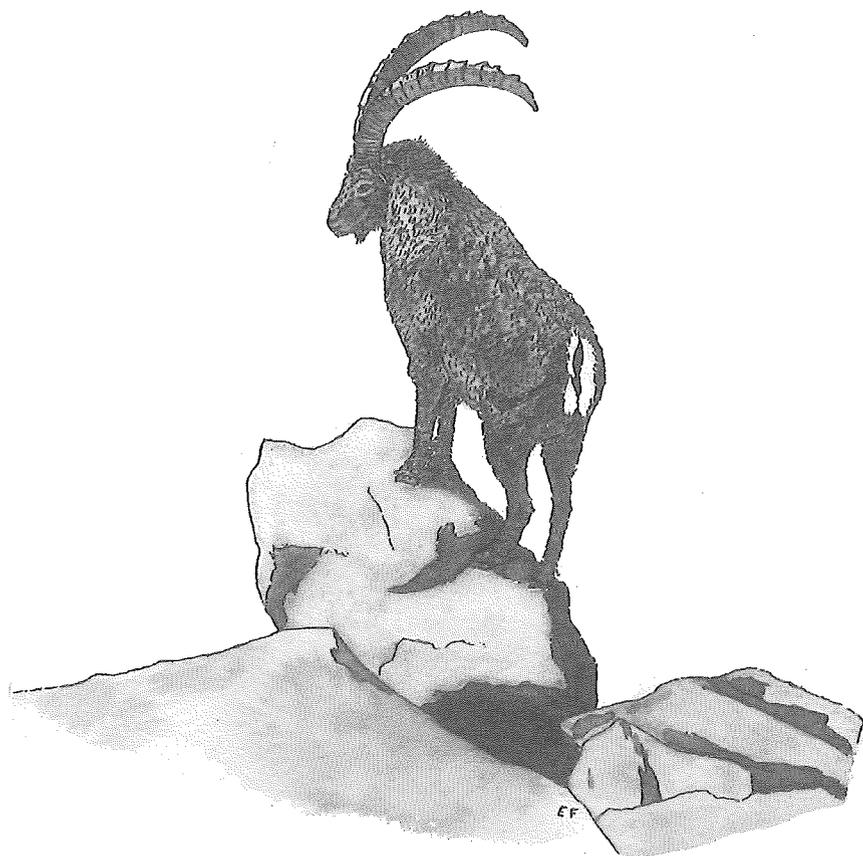
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLEN DORF (F.W.), 1986. - Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity. *Zoo. Biology*, 5: 181-190.
- ALLEN DORF (F.W.) et LEARY (R.F.), 1986. - Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. *In*: M.E. SOULE (ed.), Conservation Biology, the science of scarcity and diversity. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, MA.
- CHESSER (R.K.) et SMITH (M.H.), 1987. - Relationship of genetic variation to growth and reproduction in the white-tailed deer. *In*: C. M. WEMMER (ed.), Biology and management of the Cervidea. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp.168-177.
- ESTABROOK (C.B.) et ESTABROOK (G.F.), 1989. - ACTUS: a solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables. *Hist. Meth.*, 22: 1-4.
- GAUTHIER (D.), BOUVIER (M.), CHOISY (J.P.), ESTEVE (R.), MARTINOT (J.P.), MICHALLET (J.), TERRIER (G.) et VILLARET (J.C.), 1990. - Bilan sur le statut du bouquetin dans les Alpes françaises en 1986. *In*: Actes de la conférence internationale «Le Bouquetin des Alpes: réalité actuelle et perspectives»; 17-19 septembre 1987; Valdieri (Cuneo-Italie), p.25-37.
- GAUTHIER (D.) et VILLARET (J.C.), 1990. - Réintroduction d'une espèce protégée: le Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Suppl. 5: 97-120.
- GAUTHIER (D.), 1993. - Pratiques françaises en matière d'immobilisation par voie chimique: synthèse des questionnaires et expériences du Parc national de la Vanoise. *In*: Actes du symposium sur les techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages; 20-22 mars 1990; Mèze, p.7-17.
- GILPEN (M.E.) et SOULE (M.E.), 1986. - Minimum viable populations: processes of species extinction. *In*: M.E. SOULE (ed.), Conservation Biology, the science of scarcity and diversity. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, MA.
- GIRTANNER (A.), 1878. - Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) Fr. Lintz'sche Buchhandlung, Trier.
- GRODINSKY (C.) et STÜWE (M.), 1987. - With lots of help alpine ibex return to their mountains. *Smithsonian*, 18(9): 68-77.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

- HARTL (G.), 1986. - Steinbock und Gemse im Alpenraum - genetische Variabilität und biochemische Differenzierung zwischen den Arten. *Z. f. zool. Syst. Evolut. -forsch.*, 24: 315-320.
- LEVENE (H.), 1949. - On a matching problem arising in genetics. *Ann. Math. Stat.*, 20: 91-94.
- MANLOVE (M.N.), SMITH (M.H.), HILLESTAD (H.O.), FULLER (S.E.), JOHNS (P.E.) et STRANEY (D.O.), 1976. - Genetic subdivision in a herd of white-tailed deer as demonstrated by spatial shifts in gene frequencies. *Proc. Ann. Conf. Southeastern Assoc. Game and Fish Comm.*, 30: 487-492.
- NASCETTI (G.), LANFRANCHI (P.), RATTI (P.), PERACINO (V.), MATTIUCI (S.), MENEGUZ (P.G.), ROSSI (L.) et BULLINI (L.), 1990. - Studi elettroforetici sulla variabilità e divergenza genetica di *Capra ibex ibex* e *Capra aegagrus hircus* delle Alpi. In: Actes de la conférence internationale «le Bouquetin des Alpes: réalité actuelle et perspectives»; 17-19 septembre 1987; Valdieri (Cuneo-Italie), p. 11-15.
- NEI (M.) et CHESSER (R.K.), 1983. - Estimates of fixation indices and gene diversities. *Ann. Hum. Genet. Lond.*, 47: 253-259.
- NEVO (E.), 1978. - Genetic variation in natural populations: patterns and theory. *Theor. Population Biol.*, 3: 121-177.
- RANDI (E.), TOSI (G.), TOSO (S.), LORENZINI (R.) et FUSCO (G.), 1990. - Genetic variability and conservation problems in Alpine ibex, domestic and feral goat populations (*genus Capra*). *Z. Säugetierk.*, 55: 413-420.
- RATTI (P.), 1981. - Zur Hege des Steinwildes im Kanton Graubünden. *Z. Jagdwiss.*, 27: 41-57.
- SOKAL (R.R.) et ROHLF (F.J.), 1981. - Biometry, 2nd ed. W.F. Freeman, San Francisco, 776 p.
- STÜWE (M.) et GRODINSKY (C.), 1987. - Reproductive biology of captive alpine ibex (*Capra i. ibex*). *Zoo Biol.*, 6: 331-339.
- STÜWE (M.) et NIEVERGELT (B.), 1991. - Recovery of alpine ibex from near extinction: the result of effective protection, captive breeding, and reintroductions. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 29: 379-387.
- STÜWE (M.) et SCRIBNER (K.T.), 1989. - Low genetic variability in reintroduced alpine ibex populations. *J. Mammal.*, 70: 370-373.
- STÜWE (M.), SCRIBNER (K.T.) et ALKON (P.U.), 1991. - A comparison of genetic diversity in alpine (*Capra i. ibex*) and Nubian ibex (*Capra ibex nubiana*). *Z. Säugetierkunde*.
- TERRIER (G.) et POLAERT (F.), 1990. - Occupation de l'espace par le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex* L.): une approche par différentes méthodes de suivi individuel. Premiers résultats obtenus dans le Parc national du Mercantour. In: Actes de la conférence internationale «Le Bouquetin des Alpes: réalité actuelle et perspectives»; 17-19 septembre 1987; Valdieri (Cuneo-Italie), p. 39-51.
- TOSI (G.), SCHERINI (G.), APOLLONIO (M.), FERRARIO (G.), PACCHETTI (G.), TOSO (S.) et GUIDALI (F.), 1986. - Modello di valutazione ambientale per la reintroduzione dello Stambecco (*Capra ibex ibex* Linnaeus, 1758). *Ricerche di Biologia della Selvaggina*, 77: 1-77.

(Reçu pour publication, septembre 1991)



*Physiologie
et écopathologie*

NORMES SANGUINES CHEZ LE BOUQUETIN DES ALPES : HÉMATOLOGIE ET DIAGNOSTIC DE GESTATION

par Dominique GAUTHIER⁽¹⁾, Christiane PRUD'HOMME⁽¹⁾
et François GARNIER⁽²⁾

1. — Matériel et méthodes	48
2. — Résultats	48
3. — Discussion	50
Conclusion	51
Références bibliographiques	52

La sémiologie des animaux sauvages se réfère fréquemment aux connaissances acquises chez les espèces domestiques les plus proches phylogénétiquement. Toutefois, la pression de sélection exercée par la domestication est susceptible d'avoir modifié un certain nombre de paramètres physiologiques par rapport aux aptitudes originelles de l'espèce. Aussi les mesures qui peuvent être réalisées sur les espèces sauvages dans leur milieu naturel revêtent un grand intérêt pour valider les références domestiques et/ou décrire certains phénomènes d'évolution.

Pour le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*), l'espèce domestique la plus proche est la chèvre (*Capra hircus*) (COUTURIER, 1962; SCHALLER, 1977). De 1986 à 1991, 138 bouquetins capturés dans le Parc national de la Vanoise à des fins de marquage ou de translocation, ont fait l'objet de prélèvements de sang. Nous présentons dans cet article les mesures hématologiques (numération-formule sanguine) effectuées à cette occasion, ainsi que les dosages de progestérone plasmatique réalisés chez les femelles en âge de se reproduire, afin, d'une part, de les confronter aux normes connues chez la chèvre domestique, et, d'autre part, de définir un indicateur de l'état de gestation.

(1) Laboratoire Vétérinaire Départemental de la SAVOIE, B.P. 1113, F-73011 CHAMBÉRY cedex.

(2) Ecole Nationale Vétérinaire de LYON, Service de Biochimie, B.P. 83, F-69280 MARCY-L'ÉTOILE.

1. - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les bouquetins ont été capturés par téléanesthésie (xylazine, 100 mg par animal en moyenne), ou par piégeage (cage-trappe, lacet à patte), dans le Parc national de la Vanoise. 10 ml de sang ont été prélevés à la veine jugulaire sur anticoagulant (héparinate de Na).

Pour 138 bouquetins, une numération globulaire et une détermination de la formule leucocytaire ont été effectuées au Laboratoire vétérinaire départemental de la SAVOIE. Pour le dénombrement des érythrocytes, le sang est dilué au 1/400 dans du liquide de Marcato (Bleu de méthylène cristallisé: 0,01 g; Sulfate de Na cristallisé: 5g; Formol: 1ml; eau distillée: 100ml) alors que pour le dénombrement des leucocytes, il est dilué au 1/10 dans du liquide de Hayem (Acide acétique pur: 1ml; Bleu de méthylène en solution alcoolique 1%: 5 gouttes; eau distillée: 100 ml). La numération se fait au microscope en cellules de Malassez: 0,02 mm³ sont comptés pour les érythrocytes et 0,1 mm³ pour les leucocytes. La formule leucocytaire est établie en identifiant au microscope (G=1000) au moins 100 leucocytes, à partir d'un frottis sanguin coloré au May-Grünwald-Giemsä.

Par ailleurs, pour 30 femelles bouquetin capturées en Maurienne en vue de leur translocation dans les massifs des Ecrins et du Vercors, une fraction du sang prélevé sur anticoagulant a été centrifugé pour dosage de la progestérone dans le plasma. Ces animaux, identifiés par des marques auriculaires colorées ou des colliers-émetteur VHF, ont été suivis, consécutivement à leur lâcher, permettant de corréler la progestéronémie plasmatique avec le succès de reproduction.

Les mesures ont été effectuées au Service de Biochimie de l'Ecole nationale vétérinaire de Lyon, par radioimmunologie (traceur I^{*125}, séparation magnétique: kit HAMMERSCHAM). Le résultat, exprimé en nmol/l, est la moyenne de 3 mesures, celle-ci n'étant acceptée que si le coefficient de variation est inférieur à 8%. Le seuil de détection est de 0,3 nmol/l.

2. - RÉSULTATS

2.1. ANALYSES HÉMATOLOGIQUES

Les valeurs obtenues sont synthétisées dans le tableau I.

PARAMÈTRES		X +- S.D.	EXTRÊMES
Erythrocytes	x10 ⁶ /mm ³	13,55 +- 3,01	6,5 - 25,2
Leucocytes	mm ³	9540 +- 5700	3200 - 29000
Polynucléaires Neutrophiles	%	35,9 +- 13,4	6 - 87
Polynucléaires Eosinophiles	%	8,7 +- 7,7	0 - 40
Polynucléaires Basophiles	%	1,5 +- 1,7	Ø - 8
Lymphocytes	%	50,4 +- 13,9	7 - 82
Monocytes	%	3,5 +- 3,0	0 - 18

TABLEAU I - Valeurs hématologiques obtenues pour 138 Bouquetins des Alpes capturés dans le Parc national de la Vanoise.

NORMES SANGUINES

2.2. PROGESTÉRONÉMIE PLASMATIQUE

Le tableau II présente les mesures de progestérone et le succès de reproduction relevés sur 30 étagnes. L'âge est celui que les femelles acquièrent en juin (période des mise-bas).

Date de prélèvement	Age en années	Progestérone plasmatique en nmol/l	Observation de cabri
17 avril 1989	5	11,3	0
17 avril 1989	1	0	0
18 avril 1989	6	15,9	1
18 avril 1989	6	11,7	1
18 avril 1989	3	9,1	0
19 avril 1989	8	12,1	0
19 avril 1989	7	11,2	1
19 avril 1989	7	14,6	1
23 avril 1990	2	1,3	0
23 avril 1990	2	1,1	0
23 avril 1990	2	1,1	0
23 avril 1990	2	0,2	0
23 avril 1990	4	12,3	1 (mort dans l'été)
25 avril 1990	4	14,3	1
25 avril 1990	3	16,0	1
7 mai 1990	2	0,9	0
7 mai 1990	2	0,6	0
7 mai 1990	2	0,3	0
7 mai 1990	2	1,1	0
8 mai 1990	2	22,2	1
8 mai 1990	10	16,5	1
8 mai 1990	8	18,5	femelle non revue
10 mai 1989	3	5,0	0
10 mai 1989	7	5,7	0
10 mai 1989	6	15,0	} Sur ces 6 femelles : 1 jamais revue 5 avec cabri
10 mai 1989	3	11,2	
10 mai 1989	3	11,0	
10 mai 1989	6	10,5	
10 mai 1989	6	13,2	
10 mai 1989	8	12,5	

TABLEAU II - Diagnostic de gestation par dosage de la progestérone plasmatique chez des femelles de Bouquetin des Alpes.

3. - DISCUSSION

3.1. NUMÉRATION-FORMULE SANGUINE

Le tableau III rassemble les valeurs disponibles en bibliographie pour le Bouquetin des Alpes et la chèvre domestique.

	NUMÉRATION en nombre / mm ³		FORMULE LEUCOCYTAIRE en %				
	Erythrocytes	Leucocytes	Neutrophiles	Eosinophiles	Basophiles	Lymphocytes	Monocytes
Bouquetin des Alpes (COOK <i>et al.</i> , 1986)	8,37x10 ⁹ ±0,67	7430±2160	54,32±13,99	1,55±1,78	0,18±0,65	34,64±13,08	8,45±3,33
Normes Chèvre domestique (BRION et FONTAINE, 1973)	12 à 15x10 ⁹	7000 à 10000	33	3	0,8	60	2

TABLEAU III - Valeurs hématologiques disponibles en bibliographie chez les Caprinés.

Si nos résultats sont totalement concordants avec les valeurs données pour la chèvre domestique, ils divergent de ceux obtenus par COOK *et al.* (1986) sur 36 bouquetins en captivité dans le parc zoologique «The Cheyenne Mountain» au COLORADO (U.S.A.), notamment pour les érythrocytes, les neutrophiles, les éosinophiles et lymphocytes. On peut supposer que ces animaux relevaient d'une situation artificielle non représentative de l'espèce.

Par ailleurs, les valeurs obtenues dans notre étude montrent une grande variabilité: ceci reflète vraisemblablement la diversité de l'état sanitaire de ces bouquetins vivant en milieu naturel. En particulier, un taux d'éosinophilie élevé traduit généralement une manifestation d'hypersensibilité, à l'occasion d'affections comme le parasitisme (COLES, 1979).

3.2. DIAGNOSTIC DE GESTATION

a) La distribution des valeurs de progestéronémie montre deux sous-populations très distinctes:

- un premier groupe avec des valeurs <6 nmol/l:
le degré d'exactitude avec la non-gestation est de 100% (n=11)
- un deuxième groupe avec des valeurs >9 nmol/l:
le degré d'exactitude avec les mises-bas est de 82% (n=17).

Nous retiendrons donc le seuil de 6 nmol/l pour le diagnostic de gestation. Pour les femelles à progestéronémie supérieure à ce seuil, l'écart avec le taux de naissance pourrait être expliqué par la mortalité embryonnaire ou néonatale (DERIVAUX et ECTORS, 1990).

b) Par ailleurs, parmi les étagnes n'ayant pas eu de cabri, on peut distinguer les jeunes femelles de 1 et 2 ans, à très bas niveau de progestéronémie (n=9 ;

$x=0,73$ nmol/l; S.D. = 0,44; extrêmes = 0-1,3), des femelles de 3 ans et plus (progestéronémie de l'ordre de - 5,0 nmol/l). Ces données sont à mettre en parallèle avec les valeurs obtenues chez la brebis lors de son cycle œstral: en phase lutéale, la progestéronémie est d'environ 6 nmol/l alors qu'elle chute à 0,6 - 1 nmol le jour de l'œstrus (DERIVAUX et ECTORS, 1990). Ceci permet de supposer une absence d'activité ovarienne chez les jeunes classes d'âge 1-2 ans dans la population de Bouquetin de Maurienne, alors que pour les femelles plus âgées, l'ovaire est en activité mais en phase interœstrus.

On note toutefois une exception parmi les 10 femelles de 1 et 2 ans: l'une d'entre elles s'est avérée gestante (22,2 nmol/l). Ces résultats corroborent le fait que la maturité sexuelle du Bouquetin des Alpes peut être acquise au stade «éterle» (GAUTHIER *et al.*, 1991), mais que ce n'est souvent qu'à 3 (voire 4 ans) dans les populations anciennes, que la première participation à la reproduction a lieu. Ce retard conduisant à une régulation de la reproduction, aurait donc une cause physiologique: fonctionnement ovarien différé chez les jeunes femelles dans certaines conditions, plutôt qu'éthologique.

c) Pour les femelles de notre étude ayant eu un cabri, les valeurs de progestéronémie sont: $n=16$; $x=14,2$ nmol/l; S.D. = 3,1; extrêmes = 10,5 - 22,2. Elles correspondent à plus de 100 jours de gestation.

Ces valeurs sont équivalentes à celles mesurées chez la chèvre domestique après le 50^{ème} jour de gestation, lorsque la sécrétion placentaire vient s'ajouter à la sécrétion ovarienne: 4 à 6 ng/ml (DERIVAUX et ECTORS, *op. cit.*) soit 12,7 à 19 nmol/l. Or le dosage de la progestérone peut également être employé comme diagnostic très précoce de la gestation chez les petits ruminants domestiques (dès le 28^{ème} jour et avant le relais placentaire du 50^{ème} jour): il serait intéressant de poursuivre ces mesures chez les bouquetins en milieu sauvage afin de valider cette possibilité de diagnostic précoce.

CONCLUSION

Les mesures d'hématologie et de progestéronémie effectuées sur des bouquetins vivant en milieu naturel ont montré une excellente concordance avec les normes sanguines disponibles pour l'espèce domestique la plus proche phylogénétiquement: la chèvre domestique.

Ces résultats permettent de proposer une première référence de numération formule sanguine pour le Bouquetin des Alpes.

Par ailleurs, le dosage de la progestérone plasmatique peut être utilisé chez la femelle pour le diagnostic de l'état de gestation avec une haute valeur prédictive après le 50^{ème} jour. Une application en serait d'étudier le taux de participation des éterles à la reproduction, en fonction des caractéristiques de la population. En effet, il semble que l'âge de première reproduction soit plus tardif dans les populations anciennes: nos résultats démontreraient, au moins pour partie, une origine physiologique à cette régulation, liée à la maturation ovarienne.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRION (A.) et FONTAINE (M.), 1973. - Vade-Meacum du vétérinaire. 13^{ème} éd., Paris : Vigot frères, 832 p.
- COLES (E.H.), 1979. - Le laboratoire en clinique vétérinaire. Paris : Vigot frères, 641 p.
- COOK (R.A.), ROSKOP (M.L.) et BOWERMAN (D.L.), 1986. - Hematologic and serum chemistry values for captive Alpine Ibex. *J. Zoo. Ann. Med.*, 17: 65-68.
- COUTURIER (M.), 1962. - Le Bouquetin des Alpes. Grenoble: Arthaud, 1564 p.
- DERIVAUX (J.) et ECTORS (F.), 1980. - Physiopathologie de la gestation et obstétrique vétérinaire. Maisons-Alfort : le Point Vétérinaire, 273 p.
- GAUTHIER (D.), MARTINOT (J.-P.), CHOISY (J.-P.), MICHALLET (J.), VILLARET (J.-C.) et FAURE (E.), 1991. - Le Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre et vie)*, suppl. 6: 233-275.
- SCHALLER (G.B.), 1977. - Mountains Monarchs. Chicago: Chicago University Press, 425 p.

(Reçu pour publication, janvier 1992)

PATHOLOGIE DU BOUQUETIN DES ALPES : BILAN SANITAIRE DES POPULATIONS FRANÇAISES

par Jean HARS⁽¹⁾ et Dominique GAUTHIER⁽²⁾

Introduction	54
I. — Matériel et méthodes	54
II. — Les maladies du Bouquetin des Alpes	59
Conclusion	95
Bibliographie	96

Résumé. — La pathologie du Bouquetin des Alpes a été étudiée en France grâce à l'action conjointe des organismes et des hommes chargés de sa protection sur le terrain, et des laboratoires vétérinaires départementaux et nationaux spécialisés dans la pathologie de la faune sauvage.

Un inventaire des maladies du Bouquetin des Alpes est dressé : les maladies traumatiques sont fréquentes et graves du fait du biotope de l'espèce, les maladies parasitaires sont fréquentes mais le plus souvent sans incidence grave sur leur hôte dans le cas des infestations externes par les insectes et internes par les parasites pulmonaires et digestifs. Par contre, la gale, qui n'a pas encore touché les populations françaises, peut être actuellement considérée comme la plus mortelle des pathologies du bouquetin.

Parmi les maladies infectieuses, on distingue les maladies décrites cliniquement où dominent les pneumopathies et la kératoconjunctivite, et les maladies révélées sérologiquement lors de captures où dominent la chlamydie, la fièvre Q, la paratuberculose, les pasteurelloses, la dermatophilose et l'adénoïdose.

La transmission de maladie parasitaire ou infectieuse entre le bouquetin et les ruminants domestiques, probable dans certains cas, est discutée mais jamais démontrée.

Enfin, une pathologie originale est décrite sur une population de bouquetin de la vallée de la Maurienne (Savoie) : l'intoxication industrielle chronique par le fluor.

Mots-clés. — Pathologie, Epidémiologie, Bouquetin des Alpes.

(1) La Fennaz, 73500 Termignon.

(2) Laboratoire vétérinaire départemental de la Savoie, 321 chemin des Moulins, 73011 Chambéry cedex.

INTRODUCTION

Si l'on se réfère à la bibliographie, il apparaît que nos connaissances sur la pathologie du Bouquetin des Alpes sont parcellaires, beaucoup plus maigres que celles concernant d'autres ongulés sauvages comme le chamois ou le chevreuil, et se réduisent à un inventaire d'agents pathogènes rencontrés au hasard des investigations sans que soit abordés leur impact réel et leur épidémiologie.

Les travaux réalisés à l'Institut Galli-Valerio (Suisse) : BOUVIER *et al.* (1958); BURGISSER (1973, 1975, 1983), sont édifiants à cet égard. Pour la période 1969-1985, seuls 9 bouquetins ont été analysés alors que, durant le même temps, 7578 chevreaux, 703 chamois et 63 cerfs ont été autopsiés. En Italie, la plupart des travaux ont été menés par la chaire de parasitologie de la Faculté vétérinaire de Turin : BALBO (1973); BALBO *et al.* (1975, 1978); BIOCCHA *et al.* (1974, 1975); ROSSI *et al.* (1984); TOLARI *et al.* (1987); NASCETTI *et al.* (1987). Ils ont permis de dresser un inventaire des parasites externes et internes infestant l'espèce et de mener des investigations séroépidémiologiques et génétiques sur les populations du Parc national du Grand Paradis et du Parc d'Argentera.

En France, les observations de COUTURIER (1962) ne portent que sur une dizaine de bouquetins abattus, tandis que MONTAGUT *et al.* (1981) rapportent les résultats du bilan sanitaire de deux animaux.

Plusieurs facteurs expliquent cette relative carence dans nos connaissances, en France tout du moins : le statut de protection de l'espèce, la jeunesse et la faible densité des populations, la difficulté d'accès au milieu en général escarpé du bouquetin, diminuent énormément les chances de récolte de prélèvements exploitables par les pathologistes, à comparaison d'espèces denses et chassées comme le chamois ou le chevreuil.

Dans un ouvrage consacré à un bilan des connaissances actuelles sur le Bouquetin des Alpes, il nous semble indispensable, après avoir exposé les matériel et méthodes qui ont permis d'appréhender sa pathologie, de dresser un inventaire des affections qui ont été décrites chez cette espèce, en France et dans les autres pays européens.

Toutefois, nous ne ferons que citer les pathologies qui nous paraissent mineures, voire exceptionnelles, pour insister sur les pathologies dominantes et sur les travaux récemment entrepris, en particulier dans le cadre du Programme national de recherche sur l'écoéthologie du Bouquetin des Alpes.

I. - MATÉRIEL ET MÉTHODES

A) HISTORIQUE DE L'INTERVENTION VÉTÉRINAIRE DANS LES PARCS ET RÉSERVES DES ALPES FRANÇAISES

Si un suivi sanitaire a été mis en place depuis longtemps par les Suisses et les Italiens du fait de l'ancienneté et de la richesse de leurs populations ibériques, il a fallu, en France, attendre l'apparition d'une enzootie de pleuropneumonie du bouquetin et du chamois de Vanoise (PAIRAUDEAU *et al.*, 1977) puis d'une épizootie de

Kératoconjunctivite du chamois de la Réserve nationale de chasse des Bauges (GIBERT, 1979) pour que l'on prenne conscience que l'abondance de la faune dans un espace protégé pouvait constituer un facteur révélateur ou déclenchant de la pathologie.

La Direction du Parc national de la Vanoise et l'Office national de la chasse s'étaient alors tournés vers les services de l'Ecole vétérinaire de Lyon pour mettre en place un contrôle sanitaire régulier et assurer la coordination d'études sur la pathologie de la faune des Parcs et Réserves des Alpes du nord. C'est ainsi que depuis 1978, un système de surveillance unique en France fonctionne dans le département de la Savoie : il fait intervenir deux vétérinaires de terrain, l'un attaché au Parc national de la Vanoise, l'autre à l'Office national de la chasse, les agents du Parc national de la Vanoise, de l'Office national de la chasse, voire de l'Office national des forêts, le Laboratoire vétérinaire départemental de Chambéry, l'Ecole nationale vétérinaire de Lyon et plusieurs laboratoires départementaux et nationaux spécialisés (Tabl. I).

Dans un deuxième temps, l'apparition des épizooties de kératoconjunctivite dans les Alpes et les Pyrénées en 1982 et 1983 ont amené les chercheurs et gestionnaires à se réunir au sein du Groupe d'étude sur l'écopathologie de la faune de montagne (GEEFSM) qui ne tarde pas à intégrer des pathologistes italiens, suisses, allemands et espagnols. L'objet de ce groupe est :

- de promouvoir et de réaliser toutes enquêtes épidémiologiques, études et recherches en écopathologie de la faune de montagne,
- d'organiser et de participer à des réunions de recherche ou d'enseignement,
- de favoriser la publication des résultats des recherches.

Parallèlement au fonctionnement de ces structures qui ont permis d'améliorer nos connaissances de base sur la pathologie des ongulés de montagne et d'intervenir lors d'apparition de phénomènes spectaculaires comme la kératoconjunctivite, le programme de recherche sur le Bouquetin des Alpes (1986-1989) donne l'occasion de combler des lacunes en matière d'épidémiologie et de faire un bilan sanitaire du peuplement ibicique français.

B) NATURE DES PRÉLÈVEMENTS - STRATÉGIE D'INTERVENTION

Le suivi sanitaire de routine dépend essentiellement de l'intervention des agents de terrain. Il est basé sur la récolte des cadavres, rendue difficile, dans le cas du bouquetin par l'escarpement du terrain et le poids de l'animal, et sur les observations de phénomènes pathologiques sur animaux vivants qui feront l'objet soit d'une capture, soit d'une alerte du vétérinaire du terrain qui analysera les symptômes présentés par les animaux au sein de la harde. Les cadavres sont soit autopsiés sur place, avec envoi d'organes sous couvert du froid, soit acheminés en l'état ou après congélation au Laboratoire vétérinaire départemental. Le Tableau II confirme les notions avancées précédemment : les cadavres trouvés en surveillance de routine sont rares et la majorité sont des mâles dont les hardes sont souvent plus accessibles que les femelles. Plus de la moitié des animaux ont été autopsiés suite à un accident de capture en vue de réintroduction, ou lors de l'épizootie de kératoconjunctivite de 1983.

A cette occasion, la pression de surveillance a été accrue et une enquête épidémiologique a été mise en place sur le terrain : elle était basée sur une recherche

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

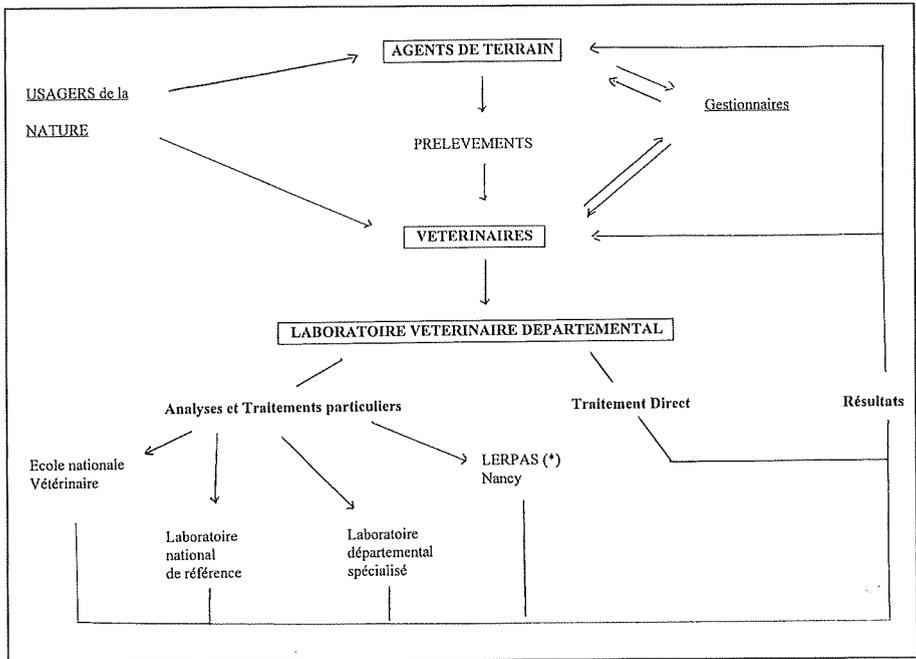


TABLEAU I - Circuit des prélèvements.

(*) Laboratoire d'étude sur la rage et la pathologie des animaux sauvages.

PATHOLOGIE DU BOUQUETIN

LIEU	DATE	SEXE	AGE	CAUSE DE LA MORT
MODANE	Mar-78	M	8	?
MODANE	Mai-80	M	5	?
VAL d'ISERE	Sept. 82	M	7	accident de capture
VAL d'ISERE	Sept. 82	M	2	accident de capture
MODANE	Nov-82	M	7	?
PRALOGNAN	Nov-82	M	7	accident
CHAMPAGNY	Mai-83	M	1	Kc
MODANE	Mai-83	M	8	Kc
PRALOGNAN	Aoû-83	F	7	Kc
TERMIGNON	Aoû-83	M	14	Kc
TERMIGNON	Aoû-83	M	13	Kc
PRALOGNAN	Déc-83	M	11	Kc
VAL d'ISERE	Fév-84	M	17	Kc
PRALOGNAN	Jan-86	M	6	bronchopneumonie
ENCOMBRES	Jan-87	M	6	fluorose
Hte SAVOIE	Mai-87	F	?	Kc ?
AUSOIS	Avr-89	M	3	accident de capture
AUSOIS	Mai-89	M	6	accident de capture
ENCOMBRES	Avr-89	M	6	broncho + chute
VAL d'ISERE	Sep-89	M	3	braconnage
ENCOMBRES	Nov-89	M	4	braconnage
VILLARODIN	Avr-90	M	6	bronchopneumonie
MERIBEL	Avr-90	F	1	accident de capture
VILLARODIN	Avr-90	M	9	accident de capture
VILLARODIN	Mai-90	F	3	accident de capture
VILLARODIN	Mai-90	F	4	accident de capture
VILLARODIN	Mai-90	F	6	accident de capture
MERIBEL	Sep-90	M	5	accident de capture
TERMIGNON	Mai-91	M	9	bronchopneumonie
MODANE	Jul-91	M	1	?

TABLEAU II – Répartition des cadavres de bouquetins autopsiés au Laboratoire vétérinaire de Savoie depuis 1978.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

approfondie des cadavres, un examen systématique et régulier des populations touchées avec détermination des taux de morbidité et un suivi de l'évolution de la maladie sur des animaux marqués (HARS et GAUTHIER, 1984).

Dans le cadre du Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes, des captures par téléanesthésie ont été organisées dans les principaux sites français hébergeant l'espèce. Chaque animal a fait l'objet d'un examen clinique complet, d'un prélèvement sanguin (n = 138)⁽³⁾ et d'un prélèvement coprologique (n = 127), avant d'être relâché *in situ* ou réintroduit dans un autre massif.

C) EXAMENS PRATIQUES

a) sur les cadavres

Plusieurs examens sont effectués systématiquement lors de l'autopsie :

- Un examen anatomopathologique : examen macroscopique externe (appareil locomoteur, cavité buccale, orifices naturels), ouverture des grandes cavités, examen des différents organes.
- Un examen parasitaire : coproscopie, bilan parasitaire intestinal (lavage sur tamis, dénombrement, identification), bilan parasitaire pulmonaire (digestion pepsique, dénombrement, identification).
- Un examen bactériologique aérobie et anaérobie, systématique sur rein, rate, foie, poumon, cœur, cerveau, accessoirement sur le siège des lésions.
- Des examens complémentaires biochimiques (dosage du fluor), histologiques, virologiques ou bactériologiques spéciaux (mycoplasmes).

b) sur les animaux vivants

Sur chaque animal capturé, il est effectué :

- une recherche des lésions macroscopiques et un examen de la cavité buccale et des dents,
- une recherche d'ectoparasites,
- un prélèvement de fèces en vue d'une évaluation qualitative et quantitative de l'infestation parasitaire,
- un prélèvement de sang sur tube sec pour les recherches sérologiques,
- un prélèvement de sang sur anticoagulant pour les recherches hématologiques.

D) LIMITES DES MÉTHODES DE DIAGNOSTIC

a) Autopsies

Elles permettent d'obtenir de très bons renseignements, mais leur nombre est très réduit. De ce fait, hormis lors d'épizootie à caractère spectaculaire, il est difficile de hiérarchiser les maladies susceptibles d'avoir un impact sur la dynamique des populations de bouquetins, au simple regard des cadavres trouvés sur le terrain.

b) Coproscopies

Elles ne permettent qu'une estimation de l'infestation parasitaire : l'émission des œufs et des larves, intermittente et très variable, entraîne des erreurs par défaut. De plus, l'identification spécifique de parasites, très délicate, n'est pas systématiquement réalisée.

(3) n : nombre

c) *Sérologies*

Leur interprétation est délicate. Des réactions peuvent être faussement positives à cause de réactions croisées avec d'autres germes que celui recherché. De plus, un seuil de positivité doit être défini comme étant la valeur au-delà de laquelle la réaction peut être considérée comme significative. Ce seuil est variable suivant les agents infectieux. Par manque de références, nous appliquons au bouquetin les seuils retenus chez les petits ruminants domestiques.

La sérologie ne signale que l'existence d'anticorps dans le sang de l'animal sans préjuger de son incidence clinique. Cela ne permet pas de différencier la présence effective de l'agent pathogène d'un simple contact survenu antérieurement. Deux prises de sang à quinze jours d'intervalle permettraient d'établir une cinétique, distinguant ainsi une maladie en évolution (taux croissant) ou en latence (taux identique ou décroissant). Cela est bien sûr impossible en pratique.

II - LES MALADIES DU BOUQUETIN DES ALPES

A) ACCIDENTS, TRAUMATISMES

Dans certains massifs, c'est la cause la plus importante de mortalité. VILLARET et ESTEVE (1986) estiment que 55 cadavres sur 73 retrouvés en Haute-Savoie entre 1967 et 1985 sont imputables à un accident, soit par dérochement, chute de pierres ou avalanche.

Notons que ces cas de mortalité sont à relier directement à la topographie du massif. Les risques sont maximaux dans des biotopes escarpés comme celui des Encombres ou celui des Aravis où 28 bouquetins ont été trouvés morts entre 1981 et 1985 dans des couloirs d'avalanche.

De plus le dérochement du bouquetin peut être l'expression terminale d'une pathologie ayant affaibli l'organisme (pneumonie cachectisante, kératoconjonctivite).

On peut ranger également dans cette rubrique les cas de braconnage avec mutilation ou mort de l'animal (3 animaux autopsiés sur 8 cas reconnus officiellement de bouquetins tués par balle en Savoie en 1989) et les accidents de capture qui, comme le montre le tableau II, ne sont malheureusement pas rarissimes.

B) MALADIES PARASITAIRES

a) *Ectoparasites*

1. Acariens - Trois représentants de la famille des Thrombididés (*Thrombicula autumnalis*, *Protostigmata*, *Microtrombidium*) ont été décrits sur les bouquetins du Grand Paradis (BALBO, 1973). Un représentant de la famille des Ixodidés, *Ixodes ricinus*, a été trouvé dans le Grand Paradis et le Mercantour, mais ni en Vanoise, ni en Suisse.

La pathogénicité de ces parasites est malconnue mais semble très faible à comparer de celle de *Sarcoptes scabiei* var. *rupicaprae* (famille des Sarcoptidés), agent de la gale du chamois. En 1951, les chamois de Bavière ont transmis la maladie aux bouquetins. Elle s'est ensuite propagée en Autriche, puis en Yougoslavie. Elle déci-

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

me actuellement certaines populations ibiques d'Italie orientale et du sud de l'Espagne et elle reste une menace pour les bouquetins des Alpes occidentales.

Les animaux atteints présentent des papulovésicules (bouton de gale, localisées au point de pénétration des femelles ovigères dans l'épiderme, qui se recouvrent d'une croûte. Ces lésions, débutant autour des yeux et sur les joues, s'étendent progressivement à tout le corps et s'accompagnent d'un prurit intense induisant un affaiblissement. La perturbation du métabolisme cutané entraîne une auto-intoxication de l'animal le conduisant tôt ou tard à la mort. La contamination est directe, par contact entre bouquetins parasités.

Aucune immunité n'est acquise contre le parasite et il semble que, comme pour la plupart des pathologies intervenant en milieu sauvage, un certain nombre de facteurs favorisent et déterminent l'apparition de la maladie: il s'agit ici des carences minérales, du parasitisme interne et d'une forte densité des populations. GAUTHIER et al. (1989) et LEON VIZCAINO (1990) constatent que c'est l'affection la plus grave des bouquetins et des chamois: les populations sont décimées et ne se reconstituent pas (fig. 1). La population du Parc de Cazorla en Espagne, évaluée à près de 11000 individus en 1988, est tombée à moins de 1000 individus après le passage de la gale sarcoptique.

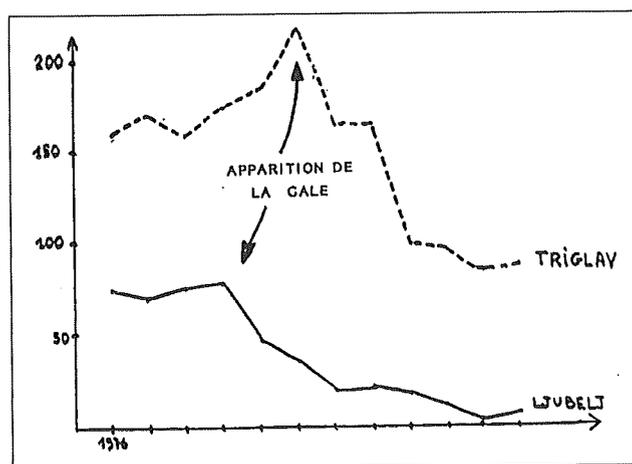


FIG. 1 - Evolution des effectifs de deux populations de bouquetins atteints de gale à *sarcoptes scabiei* en Yougoslavie (d'après VARICAK, 1988).

Des traitements curatifs par aspersion se sont révélés peu convaincants en Yougoslavie. Par contre, l'usage de l'Ivermectine administrée par téléprojection, donne plus d'espoirs à condition d'intervenir en début de maladie.

2. Insectes - Nous ne citerons que les insectes les plus fréquemment rencontrés sur les bouquetins du Grand Paradis et de la Vanoise qui sont:

- Des diptères brachycères du genre *Mélophagus rupicaprinus* (fig. 2) parasite hématophage habituel du chamois rencontré sur plus de 50% des bouquetins capturés ou autopsiés depuis 1977; et du genre *Lipoptena ibicis*.

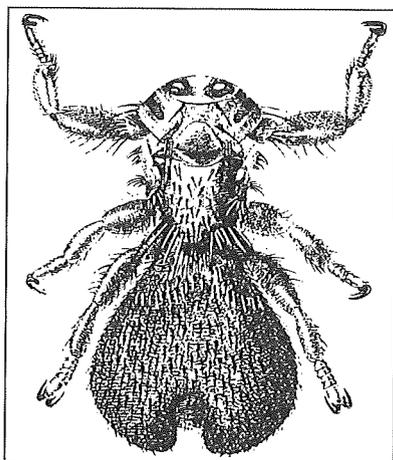


FIG. 2 - Morphologie de *Melophagus rupicaprinus* (d'après GOIDANICH).

– Des phtiraptères (poux) mallophages du genre *Damalinea* et *bovicola ibicis*. Le pouvoir pathogène des ces ectoparasites est minime, sauf lors d'infestations massives par *Melophagus* sur des individus affaiblis par d'autres pathologies (pneumopathie, kératoconjonctivite...)

b) Endoparasites

Il serait trop long de dresser ici un inventaire complet des parasites internes du Bouquetin des Alpes. Le sujet a déjà été largement traité par BALBO *et al.* (1974, 1975, 1978), BOUVIER (1958), BURGISSER (1975, 1983), SCHRÖDER et KOFLER (1986), MONTAGUT (1981) et HUGONNET (1984).

Dans un premier temps, nous rappellerons les infestations majeures. Ensuite, nous présenterons les infestations rencontrées sur les bouquetins de Savoie.

1. Inventaire et fréquence des espèces rencontrées

1.1 - Protozoaires

– *Coccidies sensu stricto*. Les coccidies, parasites microscopiques de l'intestin largement répandus chez de nombreuses espèces de mammifères et d'oiseaux, sont fréquemment rencontrées chez le bouquetin. La plupart des espèces sont communes aux ongulés sauvages et aux ruminants domestiques, sauf deux, *Eimeria christenseni* et *Eimeria hirci*, spécifiques du bouquetin. Il est le plus souvent porteur de coccidies sans que le niveau d'infestation n'induisse les symptômes classiques d'entérite hémorragique avec ou sans mortalité. Ces manifestations cliniques apparaissent chez les agneaux et chevreux domestiques élevés dans les bergeries surpeuplées, chaudes et humides. Le biotope du bouquetin, dont les caractéristiques sont à l'opposé de celles-ci ne semble pas permettre le développement de la coccidiose clinique. Toutefois, des diarrhées mortelles accompagnées d'infestations coccidiennes non négligeables sont apparues en juillet et août 1991 sur des cabris chamois du Parc national de la Vanoise. La vigilance des pathologistes dans ce domaine ne doit donc pas être relâchée.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

– *Sarcosporidiose*

Sarcocystis sp. a été découvert dans le muscle cardiaque et le diaphragme des bouquetins du Grand Paradis (BIOCCA et al., 1975). Ce parasite peu pathogène dont l'hôte définitif privilégié en milieu sauvage semble être le renard, n'a pas été trouvé sur 11 bouquetins autopsiés au Laboratoire vétérinaire départemental de la Savoie, malgré une recherche spécifique.

– *Toxoplasmose*

La pathogénicité de *Toxoplasma gondii*, agent d'avortements contagieux chez les ovins et caprins, est très mal connue chez le bouquetin. Néanmoins, une enquête sérologique menée dans le Grand Paradis par PERACINO et al. (1982) a montré une incidence importante de cette parasitose (15 positifs sur 72 sérologies).

1.2 - Trématodes

La grande douve du foie, *Fasciola Hepatica*, n'a jamais été décrite chez le bouquetin dont le biotope ne permet pas l'évolution du cycle parasitaire qui fait intervenir la Limnée tronquée, mollusque de zone humide.

La petite douve du foie, *Dicrocoelium lanceolatum*, trématode des zones sèches dont le cycle évolutif est présenté figure 3, a été décrit chez le bouquetin de Vanoise par HUGONNET (1984), mais cette infestation reste exceptionnelle. Il semble que l'on soit en présence d'une résistance spécifique à la dicrocoélie car la contamination du bouquetin est très probable.

En effet, les troupeaux domestiques cohabitant avec lui sur les mêmes alpages sont très couramment et intensément infestés, et le comportement alimentaire de l'ibex favorise l'accomplissement du cycle du parasite : la fourmi hébergeant les métacercaires reste accrochée toute la nuit au sommet des herbes qui sont broutées dès l'aube par le bouquetin. Il est à noter que ces remarques sont aussi valables pour le chamois de Vanoise.

1.3 - Cestodes

– *Taeniasis*

Moniezia expansa, *Moniezia denticulata*, *Moniezia neumani*, *Moniezia benedicti* sont des tenias peu pathogènes communs au bouquetin et aux petits ruminants.

– *Cestodes larvaires*

Cysticercus tenuicollis, *Coenurus cerebralis* et *Echinococcus polymorphus* sont les trois larves de taenias adultes hébergés par l'intestin du chien de berger et du renard qui ont été décrites chez le bouquetin (HUGONNET, 1984). La Cysticerose péritonéale est la plus souvent rencontrée lors des autopsies des ongulés de montagne, mais c'est aussi la moins pathogène.

1.4 - Nématodes

Les analyses coproscopiques et les bilans parasitaires effectués en France et en Italie ont montré que la plupart des bouquetins sont porteurs de strongles pulmonaires et digestifs. Sans faire l'inventaire de ces parasites dont la liste est longue – 5 espèces de strongles pulmonaires et 21 espèces de strongles digestifs ont été décrites par BALBO (1975), MONTAGUT (1981), HUGONNET (1984) et BOURGOGNE (1990) – on notera que leur pouvoir pathogène est variable et que les manifestations cliniques couramment observées dans les troupeaux domestiques, lors d'infestations massives, sont exceptionnelles chez le bouquetin.

Protostrongylus, *Muellerius* et *Neostrongylus* ont été mis en cause par PAIRAU-DEAU et al. (1977) dans l'apparition de pneumopathies sur les bouquetins de Vanoi-

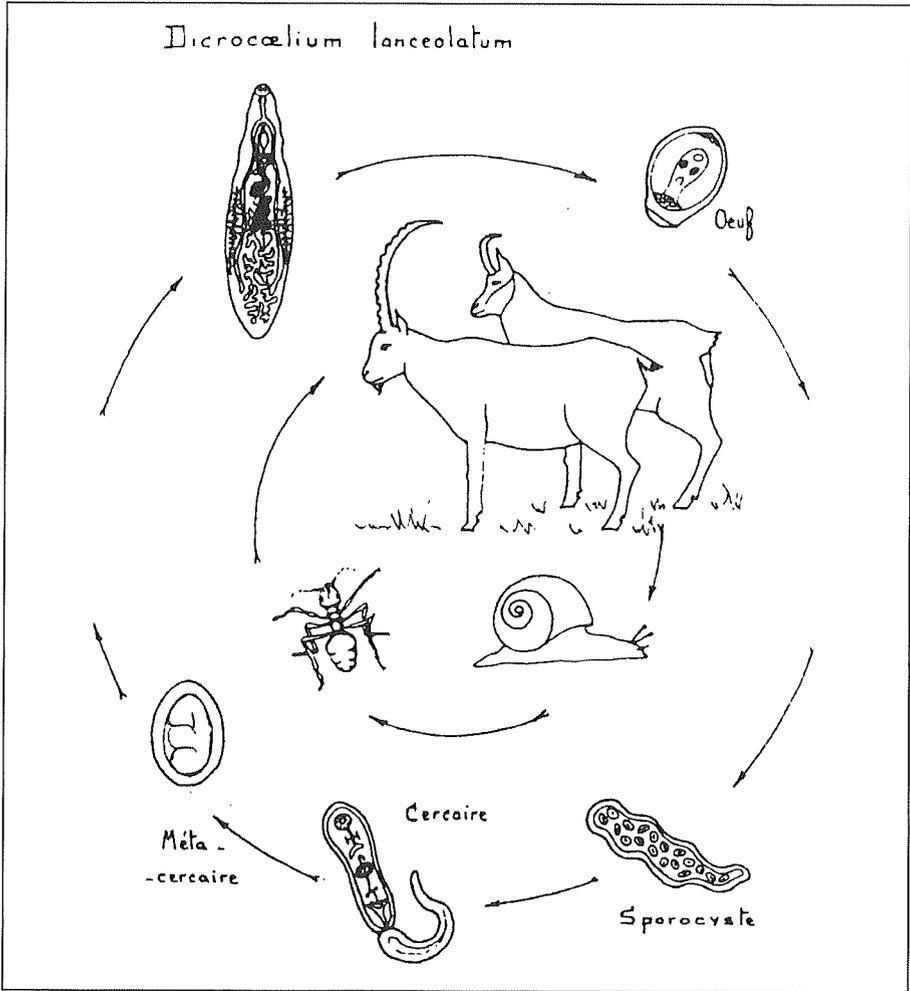


FIG. 3 - Cycle évolutif de *Dicrocoelium lanceolatum* (d'après DEMAUTIS).

se. Il semble cependant que le rôle de ces parasites soit secondaire et indirect, en préparant le terrain aux germes pathogènes pneumotropes qui peuvent être à eux seuls les responsables des affections pulmonaires aiguës des ongulés de montagne. Les strongles digestifs, représentés principalement par *Ostertagia*, *Marshallagia*, *Trichostrongylus* et *Nematodirus* sont fréquents mais les taux d'infestation sont, sauf exception, en dessous du seuil considéré comme pathologique.

2. Bilan parasitaire des bouquetins autopsiés en Savoie

Les résultats des bilans parasitaires effectués au Laboratoire départemental vétérinaire de la Savoie sur 11 individus sont consignés dans le tableau III. Ils sont comparés aux résultats obtenus par BALBO et al. (1973, 1975) sur les bouquetins du Grand Paradis et par SCHRÖDER (1985) sur les bouquetins d'Autriche orientale.

3. Epidémiologie - Intertransmission parasitaire bouquetins-ruminants domestiques

- Conditions de développement des parasites

Les cycles parasitaires exigent pour leur accomplissement la présence d'hôtes définitifs, réceptifs, éventuellement (cycles hétéroxènes), d'hôtes intermédiaires dans le même biotope et des conditions climatologiques satisfaisantes. Concernant ces dernières, chaque espèce parasitaire présente des conditions optimales de développement variables; si les larves et les œufs sont des formes de résistance, celle-ci a cependant des limites. Des températures extrêmes, ou des variations importantes d'hygrométrie ou de chaleur, peuvent tuer le parasite durant la phase exogène.

Les conditions climatiques rencontrées dans les biotopes du bouquetin sont le plus souvent du type continental, en milieu montagneux, soit une période hivernale marquée par des températures basses et une pluviométrie annuelle moyenne. BALBO et al. (1975) expliquent ainsi l'absence des genres *Cooperia* et *Bunostomum* dans leurs analyses parasitaires chez l'ibex, parasites pourtant habituels du tractus digestif des petits ruminants domestiques: leurs exigences en température et en humidité ne correspondent pas aux conditions biogéographiques rencontrées. De même, VENTEJOU (1985) conclut que le climat de montagne n'autorise le développement chez le chamois que des nématodes digestifs suivants: *Nematodirus*, *Ostertagia*, *Marshallagia*, *Chabertia* et *Trichuris*. La survie et le développement des autres genres seraient entravés par les conditions climatiques extrêmes. Cette influence pourrait expliquer en partie les variations des analyses parasitaires effectuées dans des sites différents.

La réceptivité de l'hôte semble aussi varier chez le chamois selon le sexe (mâles plus parasités) et l'âge (infestation plus fréquente et plus massive chez les jeunes sujets, une certaine immunité s'installant au fil des années). Il est sans doute possible de transposer ces notions au bouquetin.

- Contamination

La contamination à partir de l'herbe souillée est variable tout le long de l'année. Certaines périodes présentent plus de risques pour les bouquetins:

* Printemps (fonte des neiges): l'hiver ne permet pas la stérilisation totale des pâturages. Certains parasites supportent très bien le froid. Ainsi MONTAGUT et al. (1981) signalent que deux mois de congélation n'ont pas tué les larves de Pro-

PATHOLOGIE DU BOUQUETIN

PARASITES PULMONAIRES	Synthèse Laboratoire Vétérinaire Département de la Savoie		Balbo et al. 1973,1974,1975	Schröder,1985 Autriche Est
	P.N.V.	n = 11	P.N.G.P n = 24	n = 27
<i>Spiculocaulus austriacus</i>	18%		Présence	
<i>Spiculocaulus hobmaieri</i>			Présence	
<i>Protostrongylus rupicaprae</i>	9%			
<i>Protostrongylus rufescens</i>	9%		Présence	
<i>Neostongylus linearis</i>	27%			
<i>Mullerius capillaris</i>	9%			
PARASITES INTESTINAUX				
<i>Nematodirus spathiger</i>	9%			
<i>Nematodirus filicollis</i>	81,80%		39%	X
<i>Nematodirus abnormalis</i>				X
<i>Nematodirus davitiani alpina</i>				
<i>Nematodirus chabaudi</i>				
<i>Nematodirus helveticus</i>				
<i>Nematodirus ibicis</i>				
<i>Haemonchus contortus</i>				26%
<i>Trichostrongylus axei</i>			15%	85%
<i>Trichostrongylus vitrinus</i>			44%	X
<i>Trichostrongylus colubriformis</i>			17%	X
<i>Trichostrongylus capricola</i>				78%
<i>Oesophagostomum venulosum</i>	9%			X
<i>Chabertia ovina</i>	9%		50%	81%
<i>Marshallagia marshalli</i>	100%		72%	X
<i>Marshallagia occidentalis</i>	36%		50%	X
<i>Oslertagia circumcincta</i>	82%		33%	X
<i>Oslertagia trifurcata</i>			5%	X
<i>Oslertagia lyrata</i>			17%	
<i>Oslertagia ostertagi</i>	9%			
<i>Oslertagia leptospicularis</i>				X
<i>Trichuris skjabinii</i>			11%	
<i>Trichuris globulosa</i>				
<i>Skjabinema rupicaprae</i>			5%	
<i>Skjabinema ovis</i>	27%			
<i>Skjabinema kolchica</i>				X
<i>Teladorsagia pinnata</i>				X
<i>Spiculopteragia böhmi</i>				X
<i>Moniezia expansa</i>	9%			
<i>Moniezia benedeni</i>				
<i>Moniezia denticulata</i>				
<i>Moniezia neumain</i>				
<i>Cysticercus tenuicollis</i>	27%			
<i>Coenurus cerebralis</i>				
<i>Echinococcus polymorphus</i>				
<i>Eimeria ninakolhyakimorae</i>				
<i>Eimeria parva</i>				
<i>Eimeria faurei</i>				
<i>Eimeria crandallii</i>				
<i>Eimeria christenseni</i>				
<i>Eimeria hirci</i>				
<i>Dicrocoelium lanceolatum</i>	9%			
<i>Sarcodyslis</i>	0			
<i>Toxoplasma gondii</i>				

TABLEAU III - Bilans parasitaires des bouquetins de Savoie, du massif du Grand Paradis et d'Autriche orientale (exprimés en pourcentage d'animaux infestés).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

tostrongylinés. De même, HETREAU (1983) montre que les *Nématodirus* et *Ostertagia* passent l'hiver à 1400 m.

La charge parasitaire des pâturages augmente très vite car les porteurs latents deviennent excréteurs d'œufs, les femelles de Trichostrongylidés ont une ponte qui augmente, les stades L5 se transforment en adulte. Les animaux présentent une moindre résistance vis-à-vis des parasites après les dures conditions hivernales (sous alimentation notamment).

* Automne (septembre-octobre) : c'est l'époque du rut qui entraîne une forte concentration d'animaux sur un espace réduit, donc une contamination facilitée. Cette époque correspond à un pic de larves L3 de strongles pulmonaires (provenant des animaux contaminés au printemps).

– Relations bouquetins - ruminants domestiques

Tous les endoparasites retrouvés chez le bouquetin existent aussi chez les ovins et caprins domestiques (sauf deux espèces de coccidies). Sachant que les troupeaux en alpage sont fortement parasités, que le chevauchement spatial si ce n'est temporel, entre ceux-ci et les ibex est une réalité, et connaissant la pérennité de l'infestation parasitaire d'une prairie, la contamination réciproque bouquetins-ruminants domestiques semble très probable. Pourtant, pour certains, s'appuyant notamment sur les différences des bilans parasitaires entre ongulés sauvages et troupeaux domestiques d'un même site, il existerait une adaptation physiologique des parasites à leurs hôtes dans une région donnée, ainsi qu'une adaptation de l'hôte à certaines formes de parasites.

Des travaux ont montré que des parasites d'origine domestique transmis à des ruminants sauvages n'atteignent pas tous leur maturité ou sont moins nombreux et subissent des modifications. Il y aurait donc une certaine résistance. Ainsi, les risques d'infestations réciproques seraient limités.

BALBO et al. (1975) arrivent à une conclusion opposée, incriminant la promiscuité des populations animales. Les travaux de ROSSI et al. (1984) vont dans le même sens : ils ont montré que l'infestation expérimentale et naturelle d'agneaux et chevreaux par des parasites de bouquetins et de chamois est possible. Ainsi, l'introduction d'un nouvel hôte réceptif dans un biotope pourrait modifier la localisation «naturelle» d'un parasite. Les auteurs préconisent une vermifugation systématique des troupeaux domestiques pâturant dans le même site que les bouquetins.

Quoiqu'il en soit, il est certain que, comparativement au mouton ou à la chèvre, le bouquetin est, en moyenne, moins parasité. Les analyses parasitaires chez cet animal demeurent le plus souvent en-deçà des seuils considérés comme pathogènes pour les ruminants domestiques. Pour expliquer ce phénomène, plusieurs hypothèses peuvent être avancées : la faible densité des ibex et leur grande mobilité et la sélection naturelle qui élimine rapidement les sujets déficients.

C) MALADIES INFECTIEUSES A EXPRESSION CLINIQUE

a) La Kératocojonctivite contagieuse

Cette pathologie majeure du chamois et du bouquetin a mobilisé les hommes de terrain et les chercheurs des Alpes et des Pyrénées depuis près de 30 ans. Les données bibliographiques sont nombreuses – nous citerons entre autres les travaux de BOUVIER (1958), FELLAY (1970), KLINGER (1961), COUTURIER (1962), HAVET (1978),

GIBERT (1979), BIJLENGA, OUDAR et DUMONT (1983, 1985), COSTA (1986), HARS et GAUTHIER (1984), GAUTHIER (1989, 1991), BOURGOGNE (1990), LANFRANCHI *et al.* (1985), PERRUCIO *et al.* (1985), BELDA et FERRANDO (1982).

Nous résumerons ici les connaissances actuelles intéressant le bouquetin.

1. Historique - La première apparition de la maladie a eu lieu chez le chamois dans le Tyrol autrichien en 1915. Les premiers cas de cécité contagieuse du bouquetin ont été constatés en Suisse en 1936 (DESAX, 1978) puis dans le massif du Grand Paradis en 1943 (COUTURIER, 1962). Par contre, de véritables épizooties se sont développées dans le Valais entre 1966 et 1970, dans le Grand Paradis en 1981-1982, en Vanoise en 1983, en Haute-Savoie entre 1982 et 1990. A la suite de ces pics épizootiques, la maladie persiste dans la plupart des massifs de façon sporadique.

2. Etiologie - Les recherches menées dans plusieurs laboratoires, facultés et Ecoles vétérinaires européens ont visé à dater et identifier l'agent causal de la Kératoconjunctivite (Kc), puis à reproduire expérimentalement la maladie et à tenter des transmissions interspécifiques.

Différents agents infectieux ont été incriminés, parmi lesquels *Moraxella bovis*, *chlamydia* sp., des rickettsies et des mycoplasmes. Il semble aujourd'hui que le principal responsable de la Kc soit *mycoplasma conjunctivae* (COSTA, 1986) sans que son mode d'action soit encore totalement connu.

A cet agent initiateur, s'ajoutent des germes de surinfection aggravant les symptômes primitifs. Expérimentalement, on constate une immunité humorale (augmentation des gammaglobulines) et cellulaire, mais qui reste faible : un animal guéri se défend contre une deuxième infection, s'il est en simple cohabitation avec des animaux malades, mais une inoculation massive de matières virulentes déclenche de nouveau la maladie.

Par contre, la transmission directe entre ongulés sauvages et ovins et caprins domestiques a toujours échoué (BLANCOU, 1985), à l'exception de la contamination de moutons par des prélèvements issus d'œil lésé de mouflon (SARRAZIN, 1990).

3. Symptômes - Différents stades d'évolution sont distingués :

- Stade 1 : conjunctivite bilatérale avec gonflement des paupières, larmolement et formation d'une gouttière lacrymale (photo 1).
- Stade 2 : Kératite accompagnée d'une baisse de l'acuité visuelle (photo 2).
- Stade 3 : ulcération de la cornée (photo 3).
- Stade 4 : fonte purulente de l'œil

Chez le bouquetin, la symptomatologie diffère par rapport à celle du chamois sur certains points : les stades 1 et 2 sont plus discrets, ce qui a sans doute conduit à sous estimer le taux de morbidité lors de certaines épizooties (HARS et GAUTHIER, 1984). L'évolution des lésions sur les deux yeux est moins synchrone ; l'aggravation vers la Kératite est plus fréquente ; les chances de survie du bouquetin aveugle sont d'autant plus faibles que son biotope est escarpé (Massif des Encombres, Haute-Savoie) ; les mâles adultes, du fait de leur grégarité, sont plus touchés que les femelles (fig. 4), alors que chez le chamois, ce sex-ratio est inversé pour les mêmes raisons.

4. Epidémiologie - Depuis l'épizootie de Vanoise de 1983, une étude approfondie de l'évolution de la Kc sur les chamois et les bouquetins du Parc national de la Vanoise et de sa périphérie a été menée (HARS et GAUTHIER, 1984 ; GAUTHIER, 1989, 1991). Elle a été basée sur :

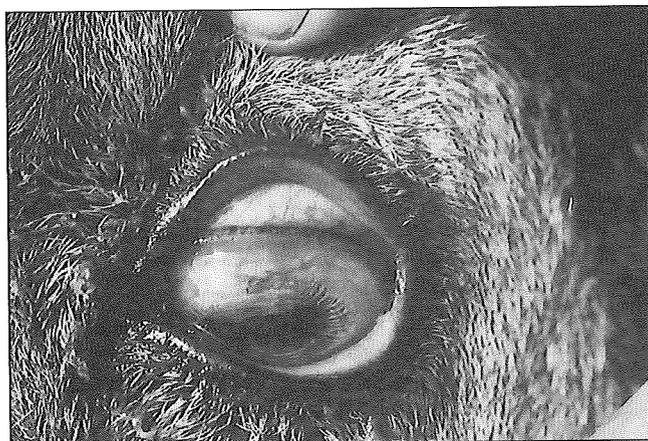


PHOTO 1
Kératoconjunctivite
du bouquetin
au stade 1:
conjonctivite.

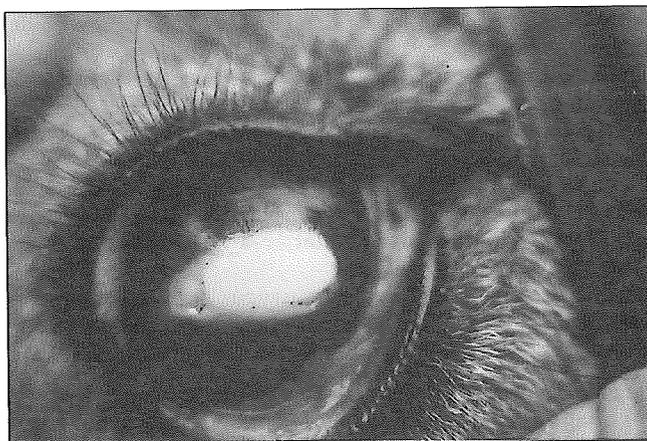


PHOTO 2
Kératoconjunctivite
du bouquetin
au stade 2:
kératite.

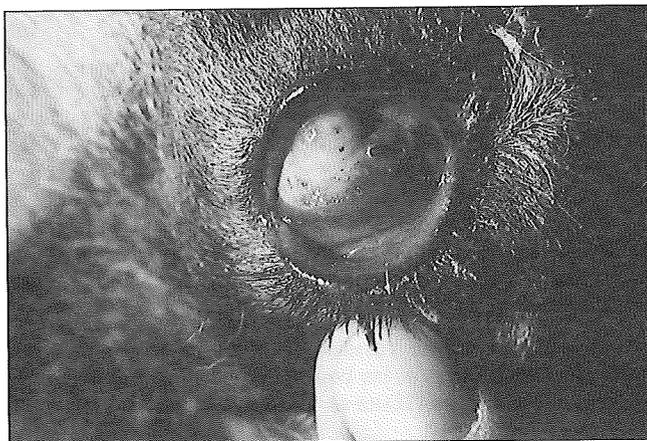


PHOTO 3
Kératoconjunctivite
du bouquetin
au stade 3:
ulcération cornéenne.

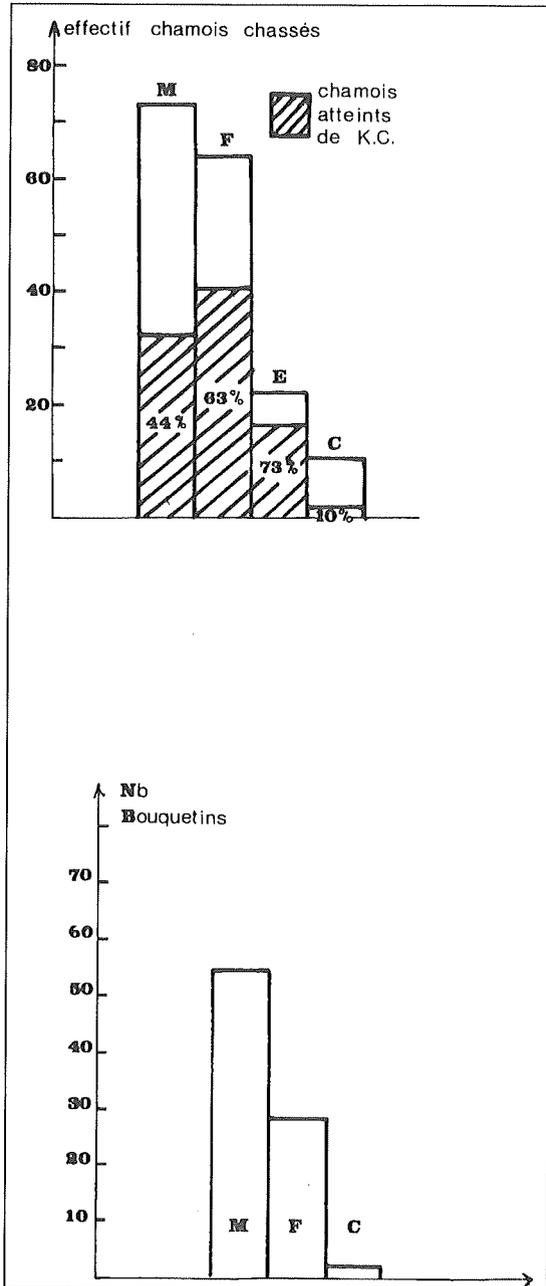


FIG. 4 - Structure des bouquetins vivants atteints de kératoconjunctivite.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

- Un recensement des cas, chronologique et géographique par les gardes moniteurs lors de leurs tournées habituelles.
- Une évaluation du taux de morbidité de la maladie par sondages dans certains secteurs du Parc.
- Une recherche exhaustive des cadavres.
- Une étude approfondie de zones-témoins dans lesquelles des tournées de périodicité au moins hebdomadaires ont permis de décrire l'évolution des symptômes, en particulier sur des animaux marqués (25 chamois et 5 bouquetins).

Il ressort de cette étude les conclusions suivantes :

- La maladie s'est développée dans tous les secteurs du Parc national de la Vanoise, quelle que soit la densité des populations atteintes, avec un pic épidémiologique en 1983 où des taux de morbidité de 85% et une extension vers le Massif des Encombres ont été observés (fig.5).

- Les années suivantes, la Kc a persisté sous forme de foyers circonscrits non extensifs intéressant soit le chamois, soit le bouquetin (fig. 6). En 1988, seul le chamois a fait l'objet d'une épizootie estivale. La population ibérique de Pralognan, non touchée en 1983, a été atteinte en 1987 avec une morbidité de 65%. Celle de Modane, largement touchée en 1983 a été atteinte en 1986 avec une morbidité de 10% environ. Ceci démontre l'installation d'une protection immunitaire.

- Le bouquetin paraît moins sensible à la maladie que le chamois. En effet, la symptomatologie et le taux de morbidité inférieurs à ceux rencontrés chez le chamois (en tenant compte des erreurs par défaut citées plus haut), nous laissent le supposer.

D'autre part, dans les secteurs où chamois et bouquetins se côtoient, l'ibex est atteint consécutivement au chamois avec un décalage de 1 à 2 mois. Ce fut le cas dans les Encombres et dans la Réserve naturelle de la Grande Sassièrre (fig.7).

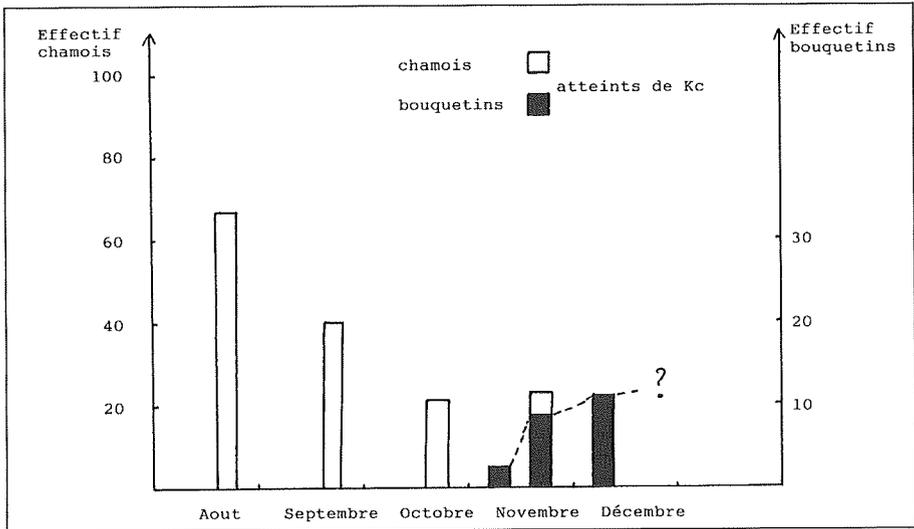
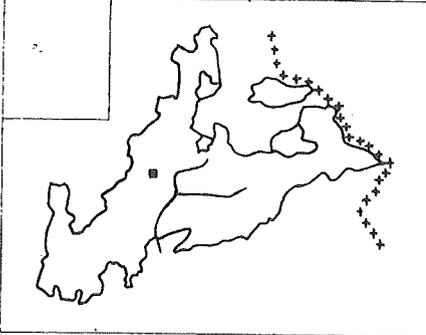


FIG. 7 - Evolution comparative de la kératoconjonctivite chez les chamois et les bouquetins de la réserve naturelle de la Grande Sassièrre.

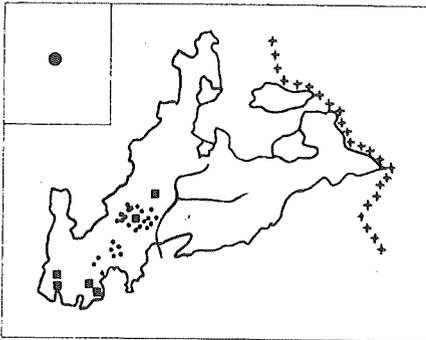
Kératoconjonctivite du Bouquetin dans la Vanoise

- : observation d'un cas
- : mortalité imputable à la kératoconjonctivite

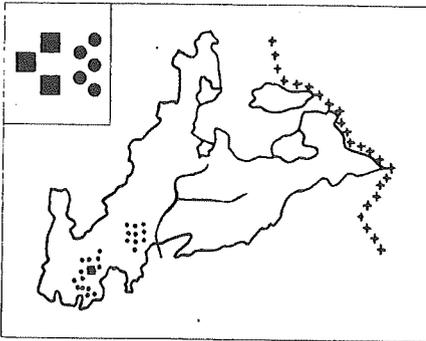
En encart: réserve des Encombres



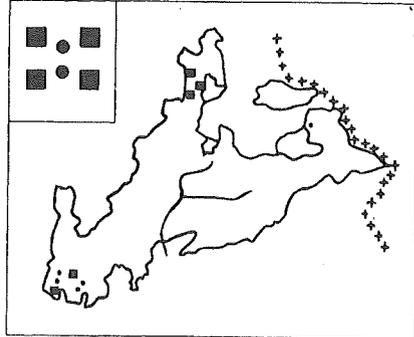
Juillet 1983 (d'après Hars-Gauthier, 1984)



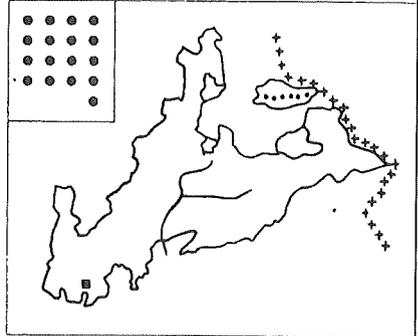
Août 1983 (idem)



Septembre 1983 (idem)



Octobre 1983 (idem)



Novembre 1983 (idem)

FIG. 5
Extension de la kératoconjonctivite du bouquetin dans le Parc national de la Vanoise et dans la réserve des Encombres en 1983.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

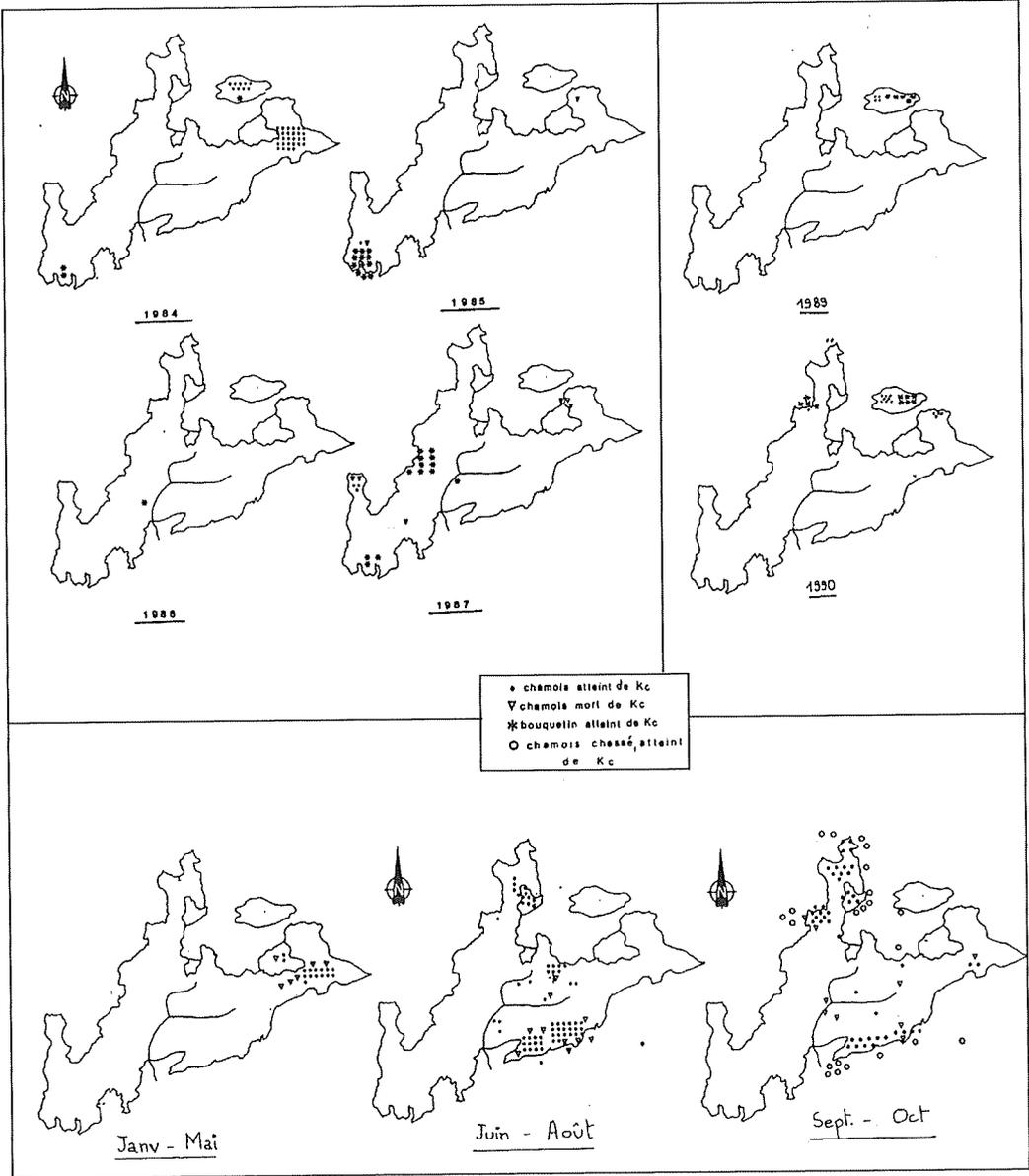


FIG. 6 - Evolution de la kératoconjunctivite du bouquetin (et du chamois) dans le Parc national de la Vanoise entre 1983 et 1990.

L'intertransmission entre chamois et bouquetins est donc discutable, d'autant plus que lors de résurgences post-épizootiques, la maladie a concerné soit une espèce, soit l'autre, mais jamais les deux à la fois. On peut penser que la transmission ne s'opère qu'au terme de nombreux passages aveugles jouant un rôle adaptatif pour l'agent causal vis-à-vis de son hôte.

- La guérison spontanée représente l'issue la plus fréquente (voir figure 7 dans: Trav. sci. du Parc national de la Vanoise, 1984, tome XIV, p. 175).

- La mortalité a été estimée, par comparaison des comptages annuels, de 10 à 15% (fig. 8). Contrairement à la gale, les populations se restaurent en un an.

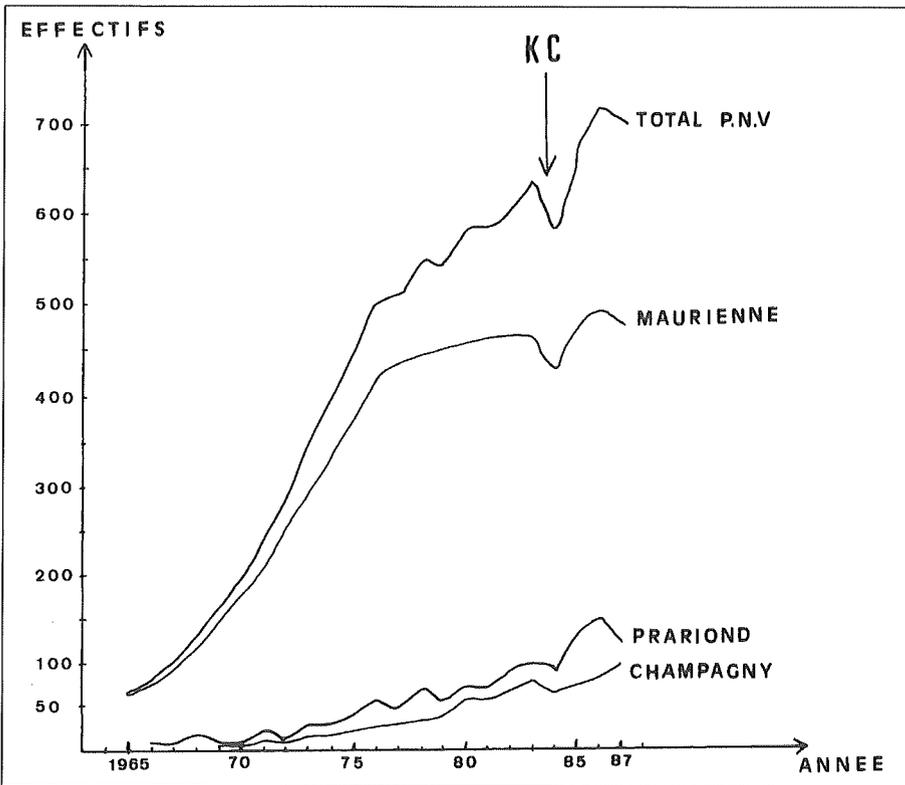


FIG. 8 - Evolution des effectifs des populations de Bouquetins des Alpes dans le Parc national de la Vanoise et incidence de la kératoconjunctivite.

La Kc prévaut essentiellement par son aspect spectaculaire qui la fait remarquer au grand public, mais son impact dans l'écosystème montagnard reste modéré par rapport à d'autres pathologies. On peut considérer cette pathologie comme une bonne régulatrice des populations.

b) *Pneumopathies*

1. Importance, historique - Les affections pulmonaires représentent une des pathologies majeures des ongulés sauvages des Alpes suisses (BURGISSER, 1973, 1983), italiennes (PERACINO, communication personnelle), et françaises (MONTAGUT et al., 1981).

PAIRAUDEAU et al. (1977) ont incriminé *Pasteurella Haemolytica* comme étant le germe responsable d'une enzootie de pleuropneumonie du bouquetin en décembre 1975 et avril 1976 dans le secteur de Modane (Savoie). Ils avaient mis en cause le rôle déclenchant du parasitisme pulmonaire et la transmission de la maladie par les troupeaux ovins transhumants.

Depuis cette date, le suivi sanitaire mis en place en Vanoise (voir I. B) montre qu'une grande proportion de chamois et bouquetins trouvés morts dans le Parc national présentent de graves lésions pulmonaires. Ainsi, parmi les cadavres de bouquetins autopsiés en Savoie depuis 1978, hormis les accidents de capture, plus d'un tiers présente des lésions de bronchopneumonie aiguë ou subaiguë, les autres causes de mortalité étant la kératoconjunctivite en 1983 et les traumatismes. La proportion est encore plus importante chez le chamois pour lequel l'échantillon est beaucoup plus représentatif. Par ailleurs, dans le massif du Grand Paradis, l'impact des bronchopneumonies infectieuses sur la dynamique des populations ibériques s'est révélée plus sévère que celui de la kératoconjunctivite (GAUTHIER, 1989) puisqu'une mortalité de 30 % a été observée, avec restauration des effectifs en 3 à 4 ans.

2. Symptômes, lésions - Les animaux malades présentent un jetage nasal et une dyspnée parfois accompagnée de toux quinteuse et le plus souvent d'un amaigrissement évoluant rapidement vers la cachexie. A l'autopsie, on observe des lésions d'hépatisation rouge en phase aiguë puis grise en phase chronique touchant préférentiellement les lobes apicaux et cardiaques, plus rarement la portion antéroinférieure des lobes diaphragmatiques. Une fois sur trois, ces lésions s'accompagnent de pleurésie fibrineuse voire purulente, avec adhérences étendues des poumons aux parois costales, et de péricardite fibrineuse (photo 4). Un tel tableau nécropsique explique la mort de l'animal, qui, s'il ne succombe pas à une complication septicémique, voit de toute façon sa capacité respiratoire réduite jusqu'à 80%.

3. Etiologie - Le germe le plus constamment isolé des poumons malades est *Pasteurella haemolytica* (PAIRAUDEAU, 1977 ; MONTAGUT, 1981) auquel peuvent s'associer *Neisseria*, *Klebsiella*, *Aeromonas* et *Corynebacterium*, cette dernière étant présente dans les lésions chroniques.

D'après MONTAGUT et GAUTHIER (1984), *Pasteurella Haemolytica* ne se développerait pas par contagion. Ces germes sont des hôtes commensaux de l'appareil respiratoire qui ne deviendraient pathogènes qu'à l'occasion d'une rupture de l'équilibre hôte-bactérie liée à un affaiblissement de l'organisme par suite de stress tel que le froid, la malnutrition, l'intervention d'un virus immunodépresseur sur le parasitisme. Celui-ci n'agirait que de manière indirecte, notion confirmée par le fait que le siège des lésions bactériennes (lobes apicaux et cardiaques) est différent de celui des lésions parasitaires (lobes diaphragmatiques). Ceci infirme les hypothèses avancées par PAIRAUDEAU et al. (1977). D'autre part, les sondages sérologiques pratiqués sur animaux vivants apparemment sains confirment une prévalence de *Pasteurella Haemolytica* (55% de séro +) Sérotype 11 et de *Pasteurella Multocida*, germes qui ne sont pas retrouvés dans les poumons malades ; on isole plutôt de ces derniers *Pasteurella Haemolytica* Sérotype 2, 3 ou 4. Ce fait corrobore le caractère commensal de *Pasteurella*, dont la pathogénicité dépend de l'influence de conditions environnementales.

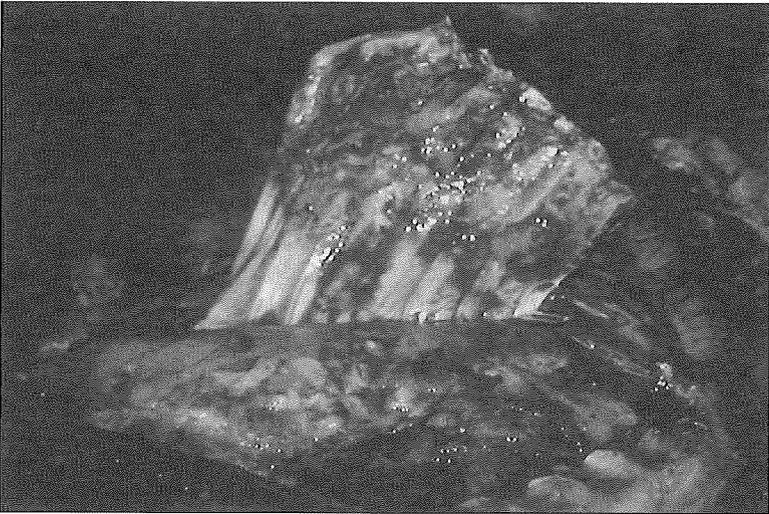


PHOTO 4 - Pleuropneumonie purulente et fibrineuse sur un bouquetin de Vanoise.

Le schéma pathogénique, présenté figure 9, nous permet d'avancer que la pathologie pulmonaire n'est que la traduction d'un déséquilibre de l'organisme: elle joue un rôle de sélection en éliminant les animaux faibles.

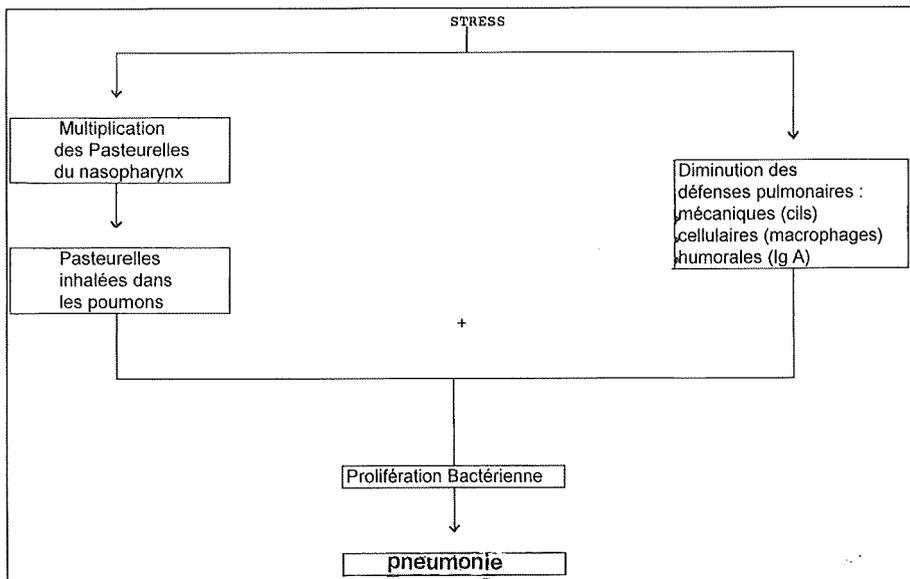


FIG. 9 - Pathogénie des pneumopathies à Pasteurella.

4. Epidémiologie - Les pneumopathies infectieuses du bouquetin ont un caractère sporadique pouvant prendre une allure enzootique, comme l'a montrée l'enzootie de pleuropneumonie de 1975 à 1976, à Modane (Savoie).

En Vanoise et dans le Grand Paradis, on peut les qualifier de «pathologie de fond» des ongulés de montagne rencontrée chaque hiver et printemps avec une intensité dépendant des conditions de milieu exposées précédemment. Elles prennent dans certains cas un caractère pseudo-contagieux induisant une mortalité importante comme celle décrite dans le Grand Paradis. La maladie évolue alors sur les animaux affaiblis de la population des suites d'une augmentation de pathogénicité de germes dont ils étaient porteurs sains, sans qu'il y ait forcément contagion directe d'animal à animal.

Par ailleurs, même si les germes isolés sont les mêmes que ceux incriminés dans les bronchopneumonies des ruminants domestiques, il est peu probable que les ovins en estive soient à l'origine des pneumopathies du bouquetin: nous venons de voir que le parasitisme qui pouvait être transmis par les troupeaux domestiques n'a pas de rôle direct dans l'apparition de la maladie. D'autre part, il y a discordance chronologique totale dans le développement des pneumopathies ovines qui atteignent préférentiellement les jeunes agneaux en bergerie et celles des ongulés sauvages qui se développent plutôt hors de la saison d'estive, sachant que les germes en cause ont une faible résistance dans le milieu extérieur.

c) *L'Echtyma contagieux*

L'Echtyma contagieux est une maladie infectieuse due à parapoxvirus, se manifestant par une éruption papuleuse, vésiculeuse puis pustuleuse se transformant rapidement en croûtes et bourgeonnements épais autour des lèvres et des naseaux, sur les mamelles et parfois entre les onglons. Des lésions intrabuccales sont fréquentes : on constate des ulcérations et des bourgeonnements à l'intérieur des lèvres, sur les gencives, le palais et la langue, associés ou non aux lésions externes précédemment citées. La mort est engendrée par l'impossibilité de préhension des aliments et par des surinfections digestives, pulmonaires voire septicémiques (GUARDA, 1959).

Cette maladie, bien connue chez le chamois, a été décrite chez le bouquetin en Suisse par BURGISSER (1973) et DESAX (1978), en Italie par GUARDA (1959), en France par BOURGOGNE (1990) et HARS (1991). On signale en particulier, des observations récentes sur un bouquetin du Massif des Encombres (Savoie) présentant des lésions externes prolifératives très importantes et sur plusieurs bouquetins capturés dans le Parc national de la Vanoise en vue de réintroduction, dont les gencives et les lèvres portaient des ulcérations.

La contamination se fait par contact direct ou indirect à partir des exsudats et croûtes souillant les alpages. Elle est favorisée par l'ingestion d'aliments ligneux et abrasifs (cas de l'alimentation hivernale du bouquetin) et par la résistance importante du virus dans le milieu extérieur.

La maladie a chez le bouquetin une allure plutôt sporadique et hivernale alors qu'elle a un caractère épizootique chez les ruminants domestiques où elle atteint préférentiellement les jeunes animaux en bergerie et à l'automne lors de l'absorption d'herbe gelée. Il faut signaler que dans le département de la Savoie, la plupart des troupeaux ovins et caprins sont ou ont été touchés par la maladie. La transmission expérimentale entre bouquetin et mouton réussie par BOUVIER (1958) et la pérennité de la contamination virale des alpages laisse donc supposer une contagion entre animaux domestiques et sauvages.

Notons enfin, la confusion faite entre echtyma contagieux et papillomatose, maladie décrite par WALLAYS (1978) donnant des lésions externes très similaires mais due à un papovirus et au caractère moins contagieux que l'echtyma.

d) *Entérotoxémies*

Le syndrome entérotoxémie est provoqué par des entérobactéries anaérobies (*clostridium* spp.) qui se multiplient et franchissent la barrière intestinale à l'occasion d'un «stress» : évènement extérieur, changement brutal d'alimentation, physiologie digestive perturbée, etc. La pathologie à *Clostridium* est généralement de type aiguë ou suraigüe, par action sépticémique et/ou par libération de toxines bactériennes.

Le tableau IV montre la forte prévalence de l'isolement de *clostridium* (6 parmi 9 bouquetins autopsiés de 1986 à 1990), notamment *clostridium sordelli* responsable du symptôme «mort subite» en élevage domestique (développement d'une entérotoxémie mortelle en 1h30 à 6 h).

Il apparaît que contrairement aux ongulés domestiques chez lesquels les entérotoxémies représentent une pathologie primitive importante, liée aux désordres alimentaires et digestifs, les septicémies à *clostridium* sont essentiellement des processus secondaires achevant des animaux affaiblis par ailleurs : traumatismes de capture, stade ultime d'affections broncho-pulmonaires ; un seul cas correspond pour partie à une étiologie alimentaire.

ISOLEMENT DE CLOSTRIDIUM CHEZ 9 BOUQUETINS AUTOPSIES AU LABORATOIRE VETERINAIRE DE LA SAVOIE DE 1986 A 1990						
BOUQUETIN	DATE	IDENTIFICATION BACTERIENNE	ORGANES AFFECTES			CIRCONSTANCES DE LA MORT
			PERICARDITE	FOIE TOXI-INFECTIEUX	REIN	
F. 3 ans Bargy	Oct-87	C. sordellii	x	x		Accident de téléanesthésie
M. 3 ans le Bourget	Avr-89	C. sordellii	x	x	x	météorisation avec luzerne accident de téléanesthésie
M. 6 ans Termignon	Mai-89	C. sordellii C. perfringens (T.D)			x	fausse déglutition accident de téléanesthésie
M. 6 ans le Bourget	Avr-90	C. sordellii C. perfringens (T.R)	x	x	x	bronchopneumonie stade ultime pleurésie fibrineuse, péricardite
F. 2 ans Méribel	Avr-90	C. sordellii			x	suite coups de corne dans abdomen (cage de capture)
M. 9 ans le Bourget	Avr-90	C. sordellii	x	x	x	fracture ouverte fémur perforant l'abdomen (accident transport)

TABLEAU IV - Isolement de *Clostridium* chez 9 bouquetins autopsiés au Laboratoire vétérinaire de Savoie de 1986 à 1990.

e) la maladie des muqueuses

Cette maladie infectieuse des bovins, due à un pestivirus, se manifeste cliniquement par des troubles respiratoires et digestifs accompagnés d'un syndrome d'immunodéficience.

D'après BOURGOGNE (1990) et CORDIER (1991), les analyses sérologiques montrent que le virus est passé sur les populations ibériques du Mercantour et de Vanoise avec une prévalence de 5,4%. Par contre, un seul cas clinique a été décrit par GAUTHIER (1989) sur un bouquetin de Haute-Savoie atteint de diarrhée et d'amaigrissement. Un pestivirus a été isolé des fécès de cet animal.

Toutefois, il faut rester prudent dans l'interprétation des résultats sérologiques car il existe des réactions croisées entre divers pestivirus, en particulier avec le virus de la Border disease qui est actuellement en extension dans les populations ovines.

D) MALADIES INFECTIEUSES REVELÉES SÉROLOGIQUEMENT

L'étude de la pathologie infectieuse du bouquetin serait très incomplète si elle se limitait aux maladies observées cliniquement dans le milieu naturel. Pour combler nos lacunes en la matière, des investigations sérologiques ont été menées depuis 1980 dans plusieurs massifs français. Ces travaux ont été synthétisés par BOURGOGNE (1990) et CORDIER (1991).

a) Populations étudiées

Des captures d'animaux ont été effectuées entre 1980 et 1985 en Vanoise en vue de réintroductions internes au Parc national et entre 1986 et 1989 dans différents massifs français, dans le cadre du programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes.

L'origine des 194 échantillons sanguins testés à cette occasion est la suivante :

- Massif de Sous-Dine (Haute-Savoie) : 2 échantillons ;
- Massif de Bargy (Haute-Savoie) : 22 échantillons ;
- Massif des Encombres (Savoie) : 24 échantillons ;
- Parc national de la Vanoise (Savoie) : 116 échantillons ;
- Massif de Belledonne (Isère) : 12 échantillons ;
- Parc national du Mercantour (Alpes-Maritimes) : 18 échantillons.

b) Maladies recherchées

L'analyse des échantillons sanguins a permis d'une part d'établir les normes hématologiques du bouquetin (BOURGOGNE, 1990), d'autre part de rechercher sérologiquement un certain nombre de maladies qui se répartissent en :

- maladies décrites chez le bouquetin dans la bibliographie : pasteurelloses, paratuberculose, maladie des muqueuses ;
- maladies des ruminants domestiques susceptibles d'affecter le bouquetin : adénovirose, rhinotrachéite infectieuse bovine (IBR), *parainfluenzae 3*, *visna-maedi*, rotavirose, mycoplasmoses, chlamydie, salmonellose, dermatophilose ;
- maladies réputées légalement contagieuses (MRLC) : fièvre aphteuse, leucose bovine enzootique ;
- Zoonoses : rage, brucellose, fièvre Q, lestopirose, grippe, herpésvirus.

c) Résultats

1. Résultats globaux - Ils sont représentés dans le tableau V. Pour la plupart des affections, les résultats ont été exprimés en positifs ou négatifs. Pour 4 maladies (Fièvre Q, chlamydie, salmonellose, paratuberculose), il a été défini un seuil de détection spécifique caractérisant un contact ancien ou latent avec l'agent infectieux et un seuil de positivité plus élevé caractérisant un contact récent ou clinique. Pour les autres pathologies, il a été considéré qu'il y avait présence d'anticorps spécifiques pour toute dilution supérieure à 1/2.

A la lecture des résultats, on constate que l'on peut distinguer des maladies à faible prévalence pour lesquelles on ne peut raisonner qu'en terme de présence-absence au sein de la population étudiée et des maladies à forte prévalence pour lesquelles on a pu approfondir l'analyse en étudiant l'influence de plusieurs facteurs. L'analyse de deux maladies, la leptospirose et la rotavirose est rendue délicate par la faiblesse de l'échantillon.

2. maladies à faible prévalence - Quinze maladies testées ont une faible prévalence, ce sont :

- **La brucellose.** Alors que la faune sauvage a souvent été accusée de réservoir potentiel de ce germe, nous pouvons affirmer que les populations ibériques françaises en sont indemnes. Il est à noter que des résultats identiques sont constatés chez les chamois de Savoie et Haute-Savoie. Quand on sait que plus de 50% des troupeaux ovins estivant dans les alpages savoyards ne sont pas indemnes de brucellose en 1991 et que leur cohabitation avec les bouquetins est étroite, on suppose alors qu'il existe un obstacle épidémiologique à la contamination. On peut expliquer ce phénomène par le fait que les troupeaux domestiques manifestent depuis dix ans une brucellose latente, plus qu'une brucellose abortive contagieuse grâce à la vaccination systématique des jeunes reproductrices. D'autre part, les mises-bas au pâturage sont rares et les charognards se chargent d'éliminer rapidement les embryons et annexes embryonnaires qui sont les principales sources de contamination.

- **Les pasteurelloses à *Pasteurella Hémolytica* serotype 2 et 4 et *Pasteurella multocida* D.** Ces sérotypes touchent peu les populations ibériques puisque les prévalences sont respectivement de 4% et 0%.

- **Les virus à tropisme respiratoire.** Les résultats montrent que les virus de l'IBR, les virus grippaux, *parainfluenza* 3 et *visna-maedi* ne circulent pas ou peu sur les populations de Bouquetins des Alpes. Ceci est surprenant pour le *visna-maedi* dont l'occurrence est très nette dans les troupeaux ovins en contact avec les bouquetins (plus de 50% de sérums positifs lors d'une étude menée en Savoie entre 1981 et 1986).

- **Les mycoplasmoses :**

Mycoplasma mycoides, agent d'une pneumopathie des ruminants domestiques actuellement en extension n'est trouvé qu'avec une prévalence de 3%.

Mycoplasma agalactiae, agent de l'agalaxie contagieuse touchant de nombreux troupeaux caprins de Haute-Savoie et Savoie n'est pas retrouvé chez le bouquetin, ni chez le chamois d'ailleurs. L'hypothèse d'un réservoir sauvage est infirmée.

- **La maladie des muqueuses.** La prévalence est de 5%. La description d'un cas clinique récent chez le bouquetin (voir II paragraphe C) e)) et l'extension de cette pathologie sur les troupeaux bovins incitent à la vigilance.

MALADIE	TECHNIQUE SEROLOGIQUE	SEUIL DE POSIVITE	RESULTATS
RAGE			0 % (0/14)
BRUCELLOSE	SAW -FC - EAT		0 % (0/162)
FIGURE Q	FC	SS = + 1/10 SP = + 1/40	11 % (17/159) 6 % (9/159)
CHLAMYDIOSE	FC	SS = + 1/10 SP = + 1/40	47 % (75/161) 16 % (27/161)
SALMONELLOSE	AGL	SS = + 1/320 SP = + 1/640	2 % (3/154) 0 % (0/154)
VISNA - MAEDI	IDG		0 % (0/141)
ADENOVIROSE	HAP	S = + 1/2	30 % (29/97)
IBR	HAP	S = + 1/2	0 % (0/97)
PARA INFLUENZAE 3	IHA	S = + 1/2	3 % (3/97)
GRIPPES	IHA		0 % (0/17)
PASTEURELLA MULTOCIDA	HAP		35 % (19/55)
<small>Serotype A</small> PASTEURELLA MULTOCIDA	HAP		0 % (0/55)
<small>Serotype D</small> PASTEURELLA HAE MOLYTICA	HAP		4 % (1/25)
<small>Serotype 2 et 4</small> PASTEURELLA HAD MOLYTICA	HAP		87 % (20/23)
<small>Serotype 11</small> ROTAVIRUS			83 % (5/6)
MALADIE DES MUQUEUSES	SN	S = + 1/2	5 % (5/93)
HERPES VIROSES	IF et SN		0 % (0/26)
PARATUBERCULOSE	FC	SS = + 1/2 SP = + 1/16	7 % (12/160) 3 % (4/160)
MYCOPLASMA MYCOIDES	AGL		3 % (1/32)
AGALAXIE CONTAGIEUSE	AGL		0 % (0/133)
DERMATOPHILOSE	HAP	S = + 1/2	20 % (11/54)
FIEVRE APHTEUSE	FC		0 % (0/16)
LEUCOZE BOVINE ENZOOTIQUE	IDG		0 % (0/10)
LEPTOSPIROSE	AL		23 % (3/13)

TABLEAU V - Résultats des analyses sérologiques :

SAW: seroagglutination de Wright;
 FC: fixation du complément;
 FAT: épreuve à l'antigène tamponné;
 AGL: agglutination;
 HAP: Hémagglutination passive;
 IHA: inhibition de l'hémagglutination;
 SN: séroneutralisation;
 IF: immunofluorescence;
 IDG: immunofluorescence en gélose;
 AL: agglutination lyse;
 SS: seuil de détection spécifique;
 SP: seuil de positivité;
 S: seuil de détection d'anticorps spécifiques.

- **La salmonellose.** Trois bouquetins se sont révélés douteux. L'interprétation de la réaction sérologique est rendue délicate par l'existence de nombreuses réactions croisées.

- **La fièvre aphteuse, la rage, la leucose bovine enzootique, les herpès viroïdes** n'ont pas touché les populations ibériques françaises. Il ne faut cependant pas relâcher la surveillance en matière de fièvre aphteuse : le passé a montré que les ongulés sauvages peuvent faire office de réservoir ; par ailleurs, l'arrêt de la vaccination aphteuse bovine en Europe à partir de 1991 peut laisser craindre l'apparition de nouveaux foyers.

3. Maladies aux résultats difficilement interprétables

- **La leptospirose.** La prévalence de 23% paraît importante, mais l'échantillon est très restreint. Il faut interpréter avec prudence ce résultat étonnant car la leptospirose est plutôt une pathologie des milieux humides.

- **La rotavirose.** Ici aussi la prévalence est importante (83%), mais l'échantillon n'est pas significatif : il provient d'une série de prélèvements effectués au même moment à Val d'Isère (Savoie), sans qu'aucune manifestation clinique entérique n'ait été observée sur ces animaux. On peut supposer un portage sain de virus, couramment observé chez les bovins.

4. Maladies à forte prévalence

4.1 Résultats

Six maladies ont une forte prévalence dans les populations de bouquetins étudiées :

- **La chlamydieuse,** maladie abortive, due à *chlamydia psittaci*, largement répandue dans les troupeaux domestiques, est actuellement la première cause d'avortements infectieux dans le Sud-Est de la France. Aucune symptomatologie n'a été décrite jusqu'à présent chez le bouquetin, sans doute pour des raisons d'impossibilité d'observation et de prélèvements adéquats sur le terrain. Pourtant, 16% des animaux présentent un taux d'anticorps révélateur d'une infection clinique et 47% ont un taux révélateur d'un contact ancien ou latent avec l'agent infectieux.

- **La fièvre Q,** maladie abortive, secondairement pulmonaire due à une rickettsie à *Coxiella burnetti*, est également répandue parmi le cheptel domestique. Comme pour la chlamydieuse, cette pathologie n'a jamais été observée cliniquement chez le bouquetin malgré une prévalence de 6% (SP) et 11% (SS).

- **La paratuberculose,** maladie du tube digestif due à un *mycobacterium paratuberculosis*, provoque des épisodes diarrhéiques et un amaigrissement progressif allant jusqu'à la cachexie et la mort. Elle est très répandue chez les bovins, ovins et caprins chez lesquels elle revêt un caractère sporadique, plus rarement enzootique. Elle fut responsable de l'extinction totale de la population de bouquetins du parc zoologique de Saint-Gallen (Suisse) entre 1943 et 1945. Depuis, aucune manifestation clinique n'a été observée sur les sujets en liberté, malgré une contamination non négligeable.

Ainsi les travaux de TOLARI *et al.* (1987), portant sur 52 cadavres de bouquetins du Parc de l'Argentera (Italie) ont permis de révéler 10 animaux porteurs du bacille (technique de l'immunofluorescence indirecte après raclage de la muqueuse intestinale). Les résultats montrent ici une prévalence de 3% (SP) et 7% (SS), mais ces chiffres sous-estiment probablement l'importance de cette maladie, car la tech-

nique sérologique n'est fiable qu'à 70%. La bactérioscopie sur échantillon de muqueuse intestinale est beaucoup plus fiable, mais n'a pu être entreprise en France que sur un trop faible nombre de cadavres.

- **Les pasteurelloses à *Pasteurella multocida* A et *Pasteurella Haemolytica* 11** sont présentes chez une forte proportion d'animaux, respectivement 35% et 87%. Ces animaux capturés ne manifestent pas de pathologie pulmonaire. Ces résultats confirment le caractère commensal de ces germes (voir II paragraphe C) b)) dont la pathogénicité n'apparaît que dans certaines conditions.

- **L'adénovirose**, due à un virus pneumotrope, a une prévalence de 30%. L'hypothèse de l'intervention du virus comme agent initiateur des pneumopathies pasteurelliques peut être avancée.

- **La dermatophilose**, maladie méconnue et semble-t-il peu répandue en France, est due à un actomycète *Dermatophylus congolensis* provoquant chez les ruminants et carnivores domestiques une dermatite exsudative et chez les animaux sauvages des lésions plus discrètes d'alopécie. Les tests sérologiques ont ici permis de dépister une infection inapparente à forte prévalence (20%).

Sur le plan méthodologique, CORDIER (1991) analyse pour chaque maladie les histogrammes de fréquence par classe de dilution. Ceci lui permet de distinguer pour la chlamydiose et l'adénovirose un groupe d'animaux négatifs, un groupe d'animaux latents ou ayant eu un contact ancien avec le germe et un groupe d'animaux positifs ayant eu un contact récent avec l'agent ou une expression clinique (fig. 10).

De même, pour la paratuberculose, l'analyse de l'histogramme (fig. 10) permet de différencier les réactions spécifiques bien connues chez les animaux domestiques, des réactions franchement positives. Le seuil de détection spécifique pour le bouquetin et les autres ongulés de montagne est le 1/32.

4.2. Etude de facteurs influençant les maladies

CORDIER étudie l'influence de l'espèce, du sexe, de l'âge des animaux, des années de prélèvements et du massif, sur la prévalence de ces six maladies. Les principales conclusions sont les suivantes :

- le bouquetin réagit sérologiquement davantage que le chamois et le mouflon à la chlamydiose et la Fièvre Q. On peut penser qu'il est plus sensible à ces agents pathogènes. Par contre, le fait inverse est constaté pour la paratuberculose mais il se peut que le portage sain ne se traduise pas par une séroconversion ;

- le sexe n'a pas d'influence sur le développement de ces maladies ;

- la Fièvre Q semble plus pathogène chez les animaux adultes et vieux, tandis que la chlamydiose semble atteindre les jeunes animaux avec persistance de la maladie à l'état latent après le premier contact, comme cela se produit chez les ovins ;

- la chlamydiose et les pasteurelloses sont les affections à prévalence sérologique la plus forte depuis 1980 dans chacun des massifs étudiés. Pour la chlamydiose, l'impact pathologique réel reste à démontrer. Pour les pasteurelloses, la très forte prévalence est sans corrélation avec l'incidence clinique bien qu'elles soient une dominante pathologique (voir II paragraphe C) b)). En effet, une grande partie des bouquetins séropositifs est probablement représentée par des animaux guéris et porteurs sains.

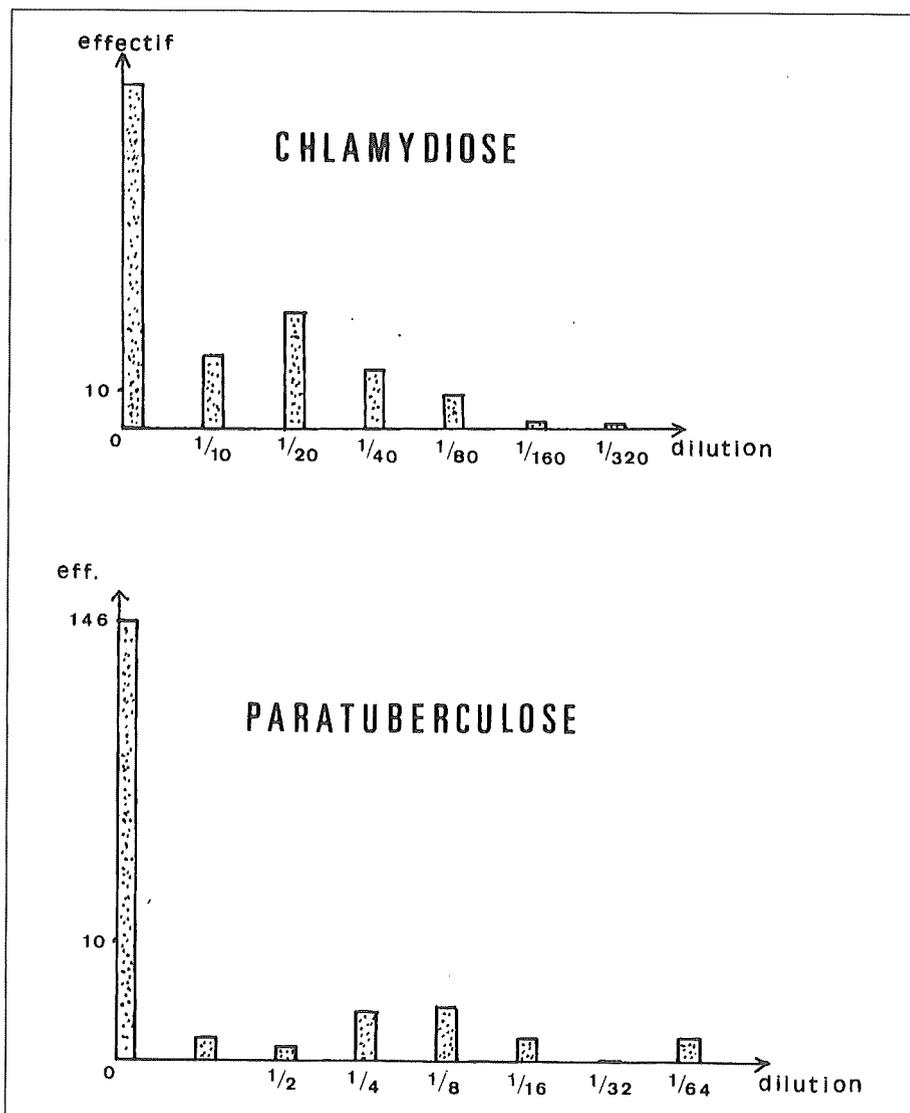


FIG. 10 - Histogrammes de fréquence par classe de dilution.

d) Interrelations bouquetins - animaux domestiques

Le chevauchement spatio-temporel des aires de pâturages et la communauté des pathologies les affectant soulève le problème de la transmission éventuelle d'agents pathogènes entre les bouquetins et les petits ruminants domestiques.

Un obstacle épidémiologique semble exister pour certaines maladies infectieuses comme la brucellose, le *visna maedi* ou l'agalaxie contagieuse. Dans le cas de la brucellose, il semble que la faune sauvage soit un cul de sac épidémiologique. En effet, LÉON VIZCAINO (1991) a rapporté la disparition de la brucellose chez les ongulés sauvages du Parc de Cazorla (Espagne) entre 1982 et 1990 (tableau VI). Pour d'autres pathologies telles la paratuberculose, la salmonellose, l'adénovirose et la maladie des muqueuses, la transmission semble possible, voire probable, mais aucune certitude ne pourra être affirmée.

Date de prélèvement sanguin	Espèce concernée	Nombre d'animaux sérologiquement positifs sur nombre d'animaux examinés		
		Zone centrale	Zone périphérique	Total
1976	Daim	-	0/40	0/40
	Cerf	-	0/70	0/70
1981	Introduction d'ovins et caprins sans contrôle sanitaire dans le parc			
1982	Bouquetin	2/47	5/10	7/67
	Daim	-	8/40	8/40
	Cerf	-	1/9	1/9
	Mouflon	0/3	1/4	1/7
1983	Interdiction de la transhumance			
1985-1987	Bouquetin	1/53	3/26	4/79
	Daim	0/71	2/49	2/120
	Cerf	1/115	2/63	3/178
	Mouflon	0/10	0/7	0/17
1989	Apparition de la gale			
1989-1990	Bouquetin	0/20	0/49	0/69
	Daim			0/96
	Cerf			0/109
	Mouflon			0/45

TABLEAU VI - Evolution de la brucellose chez les ongulés sauvages du Parc de Cazorla (Espagne).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Pour les maladies abortives Chlamydieuse, Fièvre Q, Salmonellose et pour la Paratuberculose, CORDIER (1991) a pu comparer les bilans sérologiques provenant des troupeaux ovins estivant en Haute-Maurienne avec ceux des bouquetins vivants dans les mêmes secteurs, c'est-à-dire Termignon et Aussois/Villarodin-le-Bourget. Les données sont exposées dans le tableau VII.

Malgré une différence de grandeur des deux échantillons sauvages, on constate que les bouquetins de Termignon sont moins infectés en Fièvre Q et Chlamydieuse, que ceux de Aussois-Villarodin. Trois explications sont possibles :

- une sous-estimation de l'état sanitaire réel des troupeaux du secteur d'Aussois pour lesquels il manque les informations concernant les grands troupeaux transhumants ;

- si l'état sanitaire réel n'est pas sous estimé, la transmission d'agents infectieux serait favorisée par une forte pression pastorale ;

- l'existence d'un foyer sauvage de Chlamydieuse et Fièvre Q dans la population de bouquetins d'Aussois/Villarodin-le-Bourget. Elle est cependant peu probable car les déplacements d'animaux entre les deux secteurs, décrits par MARTINOT et *al.* (1984) devrait permettre l'extension de l'infection.

Pour la paratuberculose et la salmonellose, les taux d'infection très faibles ne sont guère évocateurs.

E) INTOXICATION : LA FLUOROSE DU BOUQUETIN DE MAURIENNE

La fluorose du bouquetin représente une pathologie originale tant sur le plan géographique, puisqu'elle intéresse la population de bouquetins du Massif des Encombres proche du Parc national de la Vanoise, que sur le plan pathogénique puisqu'il s'agit d'une intoxication chronique due à l'ingestion de fluor rejeté dans les fumées des usines de production d'aluminium installées dans la vallée de la Maurienne.

La fluorose est en fait bien connue depuis le début du siècle chez les animaux domestiques (bovins, équins, ovins, caprins) et l'on savait qu'elle atteignait également les ongulés sauvages séjournant dans les zones polluées, car des lésions caractéristiques de la maladie avaient été trouvées sur certains cadavres.

Dans le cadre du Programme national de recherche sur le bouquetin, des captures d'animaux à fin de marquage ont été effectuées en 1987 et 1988. A cette occasion, il est apparu qu'un grand nombre de bouquetins du Massif des Encombres présentaient des lésions. Cette actualité a motivé une étude qui a permis de faire le bilan des connaissances sur le sujet, décrites par HARS (1987) et CARANHAC (1990).

a) Origine de l'intoxication

De nombreuses industries (aciéries, cimenteries, production de superphosphate et d'aluminium) utilisent et dégagent des corps fluorés susceptibles de provoquer sur les animaux domestiques et sauvages une fluorose industrielle.

En vallée de Maurienne, la société Aluminium Pechiney produisait de l'aluminium dans trois usines installées au début du siècle à la Praz, Saint-Michel-de-Maurienne et Saint-Jean-de-Maurienne. Les deux premières ont cessé leur activité en 1984, tandis que la dernière a fait l'objet, en 1986, d'une modernisation des unités de production qui a permis la captation d'une grande partie des rejets.

PATHOLOGIE DU BOUQUETIN

SECTEUR DE TERMIGNON (environ 1000 ovins)				
	ANIMAUX DOMESTIQUES		BOUQUETINS	
BRUCELLOSE	(+) = 13 % 3 avortements (81 à 84)	(N = 187)	(+) = 0 %	(N = 8)
FIEVRE Q	(+) = 11 % · D = 6 %	(N = 133)	(+) = 0 % D = 0 %	(N = 8)
CHLAMYDIOSE	(+) = 20 % D = 22%	(N = 94)	(+) = 0% D = 25 %	(N = 8)
PARATUBERCULOSE	(+) = 2 % D = 0 %	(N = 99)	(+) = 0 % D = 0 %	(N = 8)
SALMONELLOSE	(+) = 9 % D = 0 %	(N = 123)	(+) = 0 % D = 0 %	(N = 8)

SECTEUR D'AUSOIS / VILLARODIN-BOURGET (environ 4500 ovins)				
	ANIMAUX DOMESTIQUES		BOUQUETINS	
BRUCELLOSE	(+) = 2 % plus un avortement bovin (82)	(N = 69)	(+) = 0 %	(N = 80)
FIEVRE Q	(+) = 5 % D = 7 %	(N = 46)	(+) = 9 % D = 1 %	(N = 78)
CHLAMYDIOSE	(+) = 17 % D = 17 %	(N = 46)	(+) = 15 % D = 41 %	(N = 80)
PARATUBERCULOSE	(+) = 0 % D = 0 %	(N = 39)	(+) = 1 % D = 8 %	(N = 80)
SALMONELLOSE	(+) = 0 % D = 5 %	(N = 43)	(+) = 0 % D = 3 %	(N = 80)

TABLEAU VII - Bilans sérologiques comparés des ruminants domestiques et des bouquetins dans deux secteurs du Parc national de la Vanoise.

(+): titre supérieur au seuil de positivité.

D: titre compris entre les seuils de positivité et de détection.

N : nombre.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Les fumées émises par ces usines contiennent divers composés fluorés qui se déposent sur les végétaux et sont plus ou moins absorbés en fonction de leur solubilité: les plus solubles et donc les plus toxiques pour les végétaux et secondairement les animaux qui les ingèrent sont l'acide fluorhydrique et l'acide fluosilicique.

La dispersion des fumées toxiques est étroitement dépendante des phénomènes météorologiques locaux: on a pu remarquer que les vents dominants ascendants et descendants, variant en fonction de la saison et de l'heure de la journée, ont réparti la pollution en aval et en amont des usines, et que la zone polluée s'est progressivement restreinte comme nous le verrons plus loin.

b) Surveillance de la pollution atmosphérique

La figure 11 montre l'évolution de la production d'aluminium et des rejets fluorés entre 1956 et 1987. On remarque une baisse très sensible de la pollution qui est tombée en 1990 à 63 tonnes de fluor émis pour 125 000 tonnes d'aluminium produites.

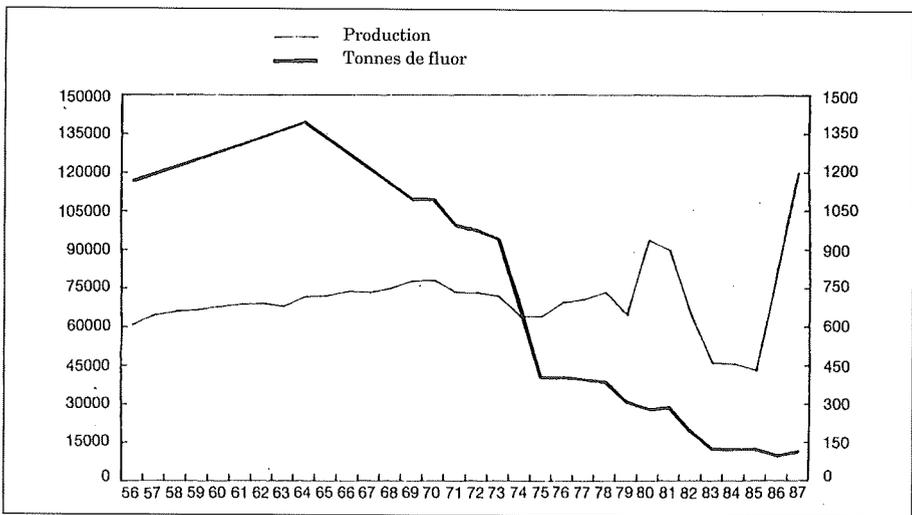


FIG. 11 - Evolution comparative de la production et des rejets fluorés en Maurienne entre 1956 et 1987.

Sur le terrain, la pollution est contrôlée par plusieurs organismes:

- l'INRA par la technique du papier à la chaux fixant le fluor de l'air. L'évolution des taux de fluorure de calcium fixé depuis 1972 apparaît figure 12.

- ALU-PECHINEY

* par la technique de la boîte à la soude: l'évolution des taux de fluorure de sodium fixé entre 1975 et 1990 dans 16 postes autour de Saint-Jean-de-Maurienne apparaît figure 13;

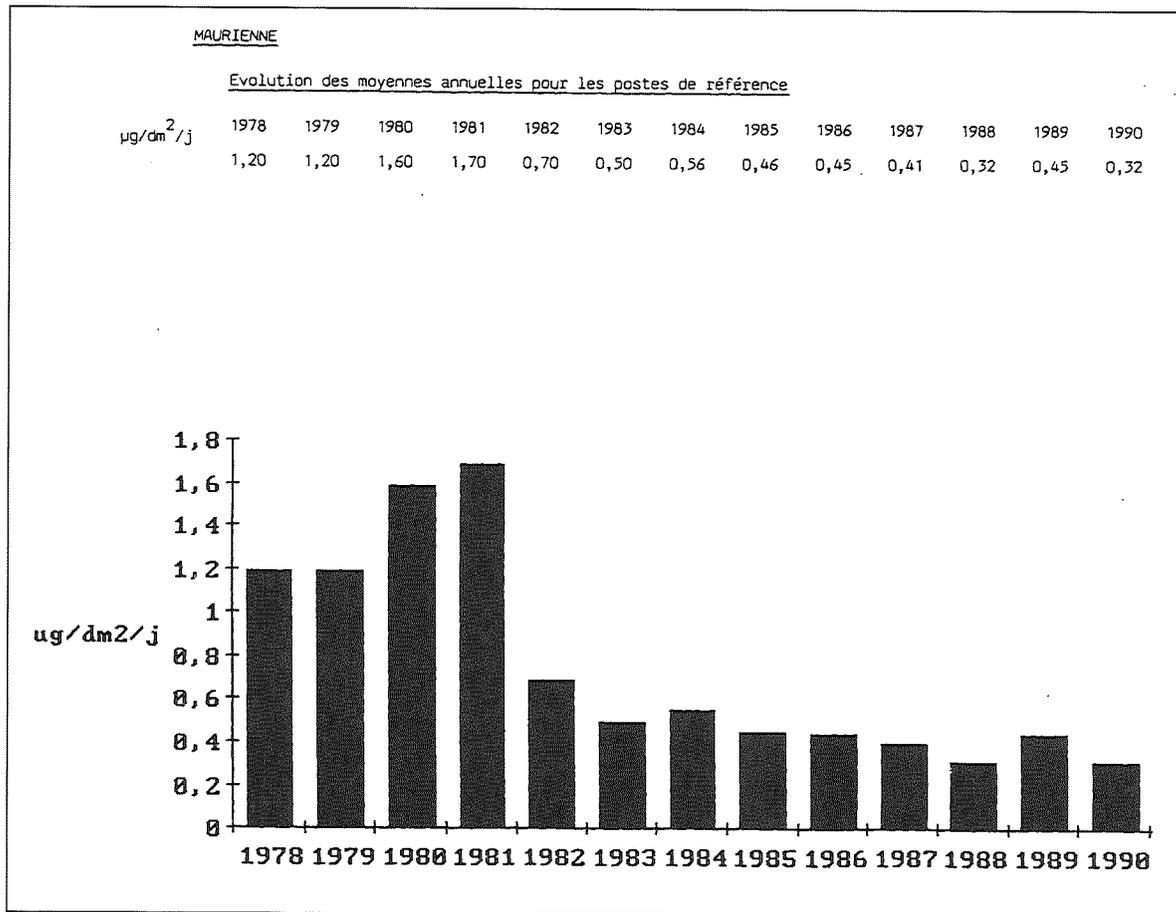


FIG. 12 - Evolution de la moyenne annuelle calculée sur 10 postes au papier à la chaux (d'après l'INRA).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

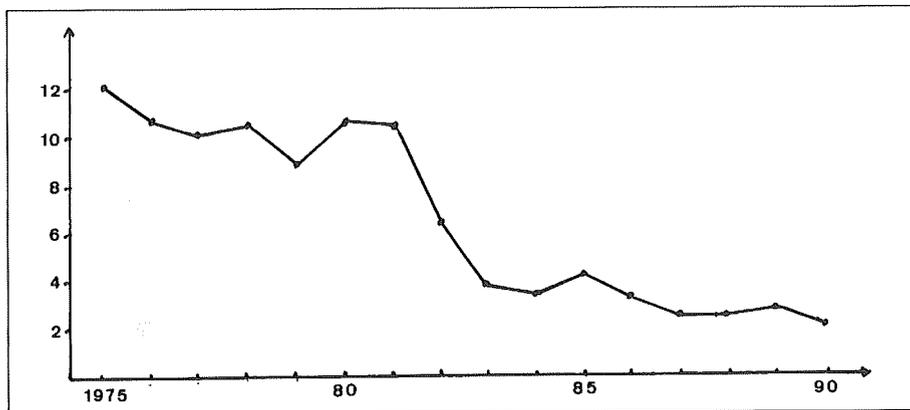


FIG. 13 - Evolution de la moyenne annuelle calculée sur 16 postes «boîte à la soude» exprimée en microgramme de fluorure de sodium par dm² par jour.

* par le dosage du fluor dans les foins et fourrages prélevés dans un certain nombre d'exploitations de la vallée de la Maurienne;

* par le dosage du fluor dans des échantillons d'herbes prélevés sur 30 sites de la vallée de la Maurienne, dont les résultats sont décrits par HARS (1987).

- L'OFFICE NATIONAL DES FORETS, par le dosage du fluor dans les aiguilles d'épicéas .

Parallèlement, le nombre de bovins intoxiqués et indemnisés par ALU-PECHINEY est passé de 450 en 1970 à 65 en 1990. Dans tous les cas, on constate que la pollution fluorée a diminué de manière sensible depuis 1973 et surtout depuis 1982. Toutefois, on peut considérer que malgré tous les progrès effectués, une zone restreinte à moins de 10 km en aval et en amont de Saint-Jean-de-Maurienne reste touchée par une pollution susceptible d'engendrer des symptômes de fluorose chronique, beaucoup moins sévère qu'il y a 10 ans, sur les animaux domestiques et sauvages qui y vivent

c) Etude clinique

Le fluor se fixe principalement au niveau du squelette et des dents. On peut voir apparaître des exostoses sur les métacarpes, métatarses et sous la mandibule, ainsi que des fractures spontanées dues à la fragilisation de l'os.

L'émail et la dentine des incisives et des molaires sont atteintes. La table molaire présente alors des créneaux parfois si profonds que les gencives sont attaquées. L'animal ne peut alors plus mastiquer ses aliments et peut s'amaigrir jusqu'à la cachexie et la mort.

Les photos 5 et 6 montrent les incisives et les molaires d'un bouquetin mâle de 6 ans trouvé mort en janvier 1987 dans le Massif des Encombres à quelques kilomètres de l'usine de Saint-Jean-de-Maurienne. La gravité des lésions molaires explique à elle seule le dépérissement et la mort de l'animal qui ne pouvait plus s'alimenter.

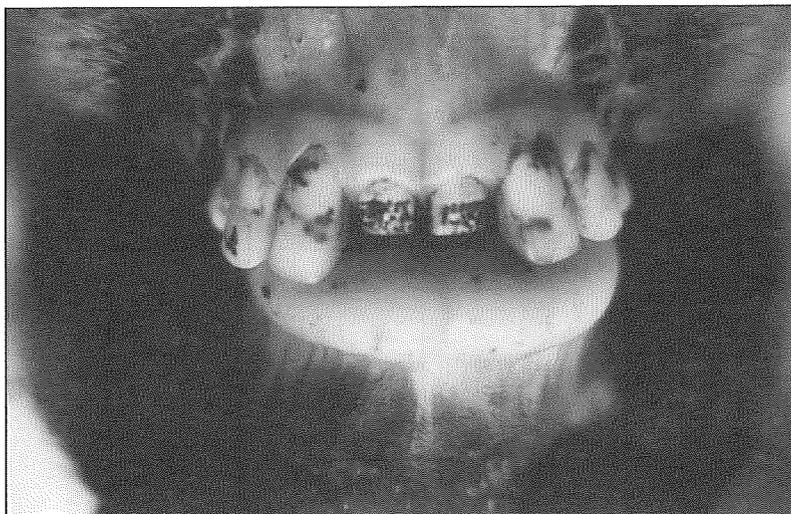


PHOTO 5 - Lésions incisives de fluorose avec altération de l'émail et usure des pinces sur un bouquetin âgé de 6 ans.

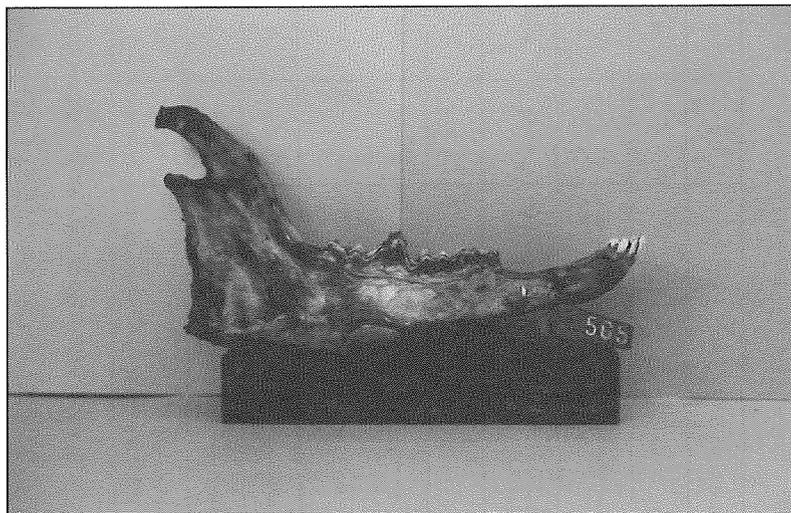


PHOTO 6 - Lésions molaires de fluorose avec créneau marqué sur un bouquetin âgé de 6 ans.

Bouquetin	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Sexe	F	F	F	M	M	F	F	M	M	F	F
Marque auriculaire	Rouge G	Blanc G Noir D			Jaune D		Jaune D	Noir G	Bleu G	Bleu G	Blanc G
Date *capture *autopsie	25/03/1987	25/03/1987	fev.89	fev.89	19/02/1987	fev. 89	25/03/1987	19/02/1987	19/02/1987	25/03/1987	19/02/1987
Age	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	4
Etat général	bon	bon	bon	bon	bon	bon	bon	bon	bon	bon	bon
Lésions incisives	0	0	2	1	0	2	0	2	3	3	3
Lésions molaires	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
Fluor plasmatique (mg/litre)			0,76	0,67		0,57					

TABLEAU VIII - Cas de fluorose rencontrés sur les bouquetins du massif des Encombres en 1987 et 1989 (cas n° 1 à 11).

Bouquetin	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Sexe	M	M	M	M	M	M	M	M	F	F	F
Marque auriculaire						Rouge G		Blanc G	Vert D	Rouge D	Noir D
Date *capture *autopsie	fev. 89	10/03/1987	fev. 89	fev. 89	Avr-89	05/02/1987	19/01/1987	05/02/1987	05/02/1987	19/02/1987	25/03/1987
Age	5	5	6	6	6	6	6	7	7	8	8
Etat général	bon	Cachexie Fractures multiples (décrochement)	bon	bon	mauvais broncho- pneumonie fractures	bon	cachexie extrême aucune lesion expliquant la mort	médiocre	bon	médiocre	mauvais (maigreur)
Lésions incisives	4	0	3	4	3	4	5	3	4	0	4
Lésions molaires	3	0	4	3	3	3	5	4	4	2	4
Fluor plasmatique (mg/litre)	0,5		0,5	0,44							

TABLEAU VIII - Cas de fluorose rencontrés sur les bouquetins du massif des Encombres en 1987 et 1989 (cas n° 12 à 22).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

d) Bilan des cas de fluorose rencontrés sur les bouquetins des Encombres en 1987 et 1989

Le tableau VIII répertorie les observations faites sur 22 bouquetins trouvés morts ou capturés en 1987 et 1989 dans le massif des Encombres, sur les communes de Saint-Julien-Mont-Denis et Saint-Martin-la-Porte. Les animaux sont classés par ordre d'âge croissant. Les lésions incisives sont classées de 0 à 5 (dents normales, lésions douteuses, légères, modérées, marquées et excessives) d'après la classification de DEAN retenue pour les ruminants domestiques par MILHAUD (1978). Les lésions molaires sont classées de manière analogue.

Les 6 bouquetins capturés en 1989 ont fait l'objet d'un dosage du fluor plasmatique qui nous renseigne de façon ponctuelle sur le taux d'absorption du toxique au moment du prélèvement.

e) Interprétation des résultats - Discussion

On remarque que la quasi totalité des animaux de plus de 3 ans ont des lésions. Celles-ci peuvent être marquées sur les sujets de plus de 6 ans et préjudiciables à la santé de ces animaux qui ne s'alimentent probablement plus normalement. Par ailleurs, les taux de fluor plasmatique rencontrés en 1989 sont bien supérieurs aux taux normaux rencontrés chez les petits ruminants domestiques qui n'excèdent pas 0,15 mg/l. Ceci permet d'expliquer que l'on puisse observer des lésions débutantes sur des bouquetins âgés de 2 ans. Il faut enfin constater que, d'une manière générale, les lésions révélées sur ces bouquetins sont beaucoup plus graves que celles des petits ruminants domestiques examinés dans la même période, sur les mêmes communes.

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce phénomène :

- La population de bouquetins des Encombres se concentre de plus en plus près de l'usine de Saint-Jean-de-Maurienne en période hivernale, sur des terrains subissant une pollution non négligeable comme nous l'avons vu plus haut. On ne peut que regretter que si la pollution ne s'est pas étendue vers les bouquetins de Vanoise, bien au contraire, c'est le bouquetin qui a émigré vers la pollution.
- Les végétaux persistants, secs et ligneux dont le bouquetin se nourrit dans cette zone en hiver sont probablement plus riches en fluor car exposés plus longtemps à la pollution, que les fourrages et pâturages dont se nourrissent les ruminants domestiques.
- La valeur nutritionnelle de l'alimentation hivernale du bouquetin le prédispose sans doute à des dysmétabolismes protéiques et phosphocalciques fragilisant les dents et potentialisant l'action du fluor. C'est ainsi que les bouquetins 4 et 18 (tabl. VIII) présentaient des lésions dentaires gravissimes sans aucune mesure avec le taux de fluor osseux de leur mandibule (2200 ppm) que l'on peut considérer comme modéré pour animal de 6 ans.
- L'espèce *Ibex* est peut-être plus particulièrement sensible à l'intoxication fluo-rée : nous savons en effet que chez les animaux domestiques, il existe une sensibilité spécifique. Les bovins, par exemple, sont plus sensibles que les ovins.

Cette situation laisse donc planer quelques inquiétudes pour la population ibique du Massif des Encombres même si les comptages d'animaux entrepris depuis 1987 montrent que les effectifs ne sont pas en régression.

Toutefois, on peut considérer que la plupart des sujets qui ont fait l'objet de cette étude ont subi un impact fluoré antérieurement à la modernisation des unités de production de 1986. Il sera donc nécessaire de contrôler l'évolution de l'incidence de cette pathologie originale dans les années à venir par l'analyse des cadavres trouvés sur le terrain et par l'examen clinique de nouveaux échantillons d'animaux vivants.

CONCLUSION

La pathologie du Bouquetin des Alpes est actuellement dominée, de façon variable suivant les massifs, par les accidents et traumatismes, la gale qui semble être la maladie la plus mortelle lorsqu'elle est installée dans une population, les pneumopathies, qui représentent une pathologie de fond hivernale et post-hivernale mais qui peut prendre sur des animaux affaiblis entre autres par des carences alimentaires un caractère contagieux induisant une mortalité importante, et la kératoconjunctivite qui intervient par foyers épizootiques ou enzootiques avec une mortalité ne dépassant pas 15%, suivie d'une reconstitution rapide des effectifs.

Dans tous les cas, une intervention humaine salvatrice par traitement ou élimination des animaux malades s'avère soit illusoire car techniquement impossible, soit inadaptée dans la mesure où la pathologie est un phénomène naturel de régulation des populations. Seule l'apparition de la gale pose problème, car elle peut décimer le peuplement d'un massif et anéantir tous les efforts de protection de l'espèce.

Pour chacune des pathologies affectant le bouquetin, on a pu se demander s'il y avait intertransmission avec les troupeaux domestiques. En effet, la cohabitation entre les différentes espèces dans les alpages est souvent étroite et de nombreux agents peuvent être considérés comme potentiellement pathogènes pour ces différentes espèces. La brucellose du bouquetin, jamais révélée dans les Alpes françaises, semble être un cul de sac épidémiologique. La gale Sarcoptique est très spécifique. Les caractères épidémiologiques des pneumopathies et de la kératoconjunctivite permettent d'écarter les hypothèses de transmission aux petits ruminants domestiques. Par contre, on peut suspecter l'intertransmission d'un certain nombre de parasites, du virus de l'Echtyma très résistant dans le milieu extérieur, du virus de la maladie des muqueuses, des germes agents de la chlamydie, de la fièvre Q et la paratuberculose. Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble que le bouquetin, comme le chamois d'ailleurs, ne puisse en aucun cas être considéré comme le réservoir de ces pathologies, mais qu'il en soit plutôt la victime.

Néanmoins, les organismes gestionnaires de la faune sauvage sont de plus en plus confrontés à des attaques où l'animal sauvage est mis en cause dans des problèmes sanitaires. Pour leur permettre de répondre sans ambiguïté à ces attaques, leurs conseillers pathologistes devraient poursuivre leurs investigations dans la connaissance approfondie des pathologies et de leur mécanisme de transmission.

BIBLIOGRAPHIE

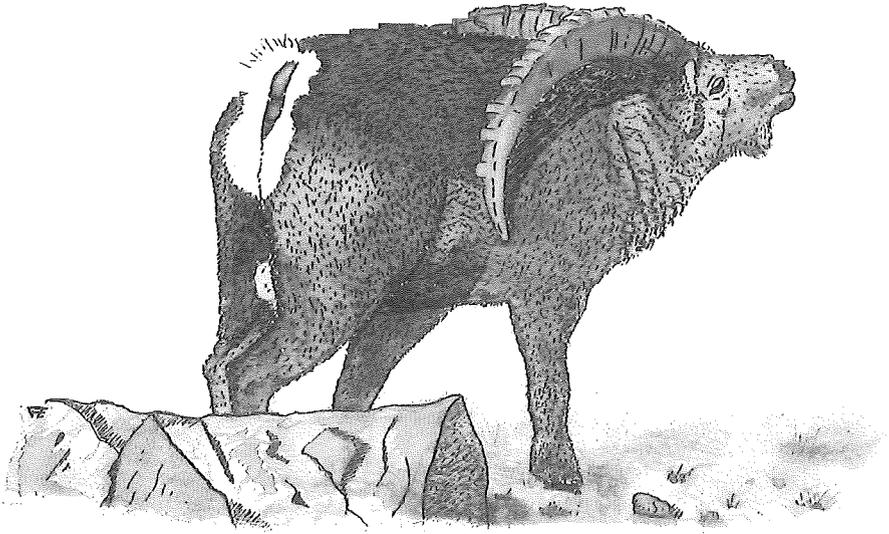
- BALBO (T.), 1973. - Indagini sulla situazione parassitologica nei mammiferi del Parco nazionale del Gran Paradiso. *Parassitologia*, XV: 301-312.
- BALBO (T.), COSTANTINI (R.) et PERACINO (V.), 1975. - Indagine sulla diffusione dei nematodi gastro-intestinali nello stambecco (*Capra ibex*) e nel camoscio (*Rupicapra rupicapra*) del Parco nazionale del Gran Paradiso. *Parassitologia*, XV: 273-280.
- BALBO (T.), COSTANTINI (R.) et PERACINO (V.), 1975. - Indagine sulla diffusione dei nematodi polmonari nello stambecco (*Capra ibex*) e nel camoscio (*Rupicapra rupicapra*) del Parco nazionale del Gran Paradiso e della riserva di Valdieri. *Parassitologia*, XVII: 64-68.
- BALBO (T.), COSTANTINI (R.), LANFRANCHI (P.) et GALLO (M.G.), 1978. - Raffronto comparativo della diffusione dei nematodi gastro-intestinali nei ruminanti domestici (*Ovis aries* e *Capra hircus*) e nei ruminanti selvatici (*Capra ibex* e *Rupicapra rupicapra*) delle Alpi Occidentali. *Parassitologia*, XX: 131-137.
- BELDA (A.S.) et FERRANDO (J.M.), 1985. - Contribution au diagnostic de la Kc du chamois en Espagne. Communication présentée au *Symposium international de Vercelli* (Italie): 73-78.
- BIJLENGA (G.), OUDAR (J.) et DUMONT (O.), 1985. - Isolement de 5 sondes de rickettsies de lésions de Kc du chamois ou du bouquetin et du mouton d'alpage. *Bull. Soc. sci. Vet. Med. Comp.*: 163-177.
- BIJLENGA (G.) et OUDAR (J.), 1988. - Etat des connaissances sur l'étiologie de la kératoconjunctivite infectieuse du chamois. Communication présentée au *Symposium sur le chamois les 25 et 26 octobre 1988; Ljubljana* (Yougoslavie).
- BIOCCA (E.), BALBO (T.) et COSTANTINI (R.), 1974. - *Nematodirus davtiani alpinus* subsp. N, gastro-intestinal nematode from steinbock, *Capra ibex*, and chamois, *Rupicapra rupicapra* of the Parco nazionale del Gran Paradiso italian western Alps. *Parassitologia*, XVI: 57-62.
- BIOCCA (E.), BALBO (T.), GUARDA (E.) et COSTANTINI (R.), 1975. - L'importanza della volpe (*Vulpes vulpes*) nella trasmissione della sarcosporidiosi dello stambecco (*Capra ibex*) nel Parco nazionale del Gran Paradiso. *Parassitologia*, XVII: 17-24.
- BLANCOU (J.), BARRAT (J.), ARTOIS (M.), PRAVE (M.) et OUDAR (J.), 1985. - Etude expérimentale du syndrome kératoconjunctivite du chamois (*Rupicapra rupicapra* L.). 1 - Reproduction du syndrome. *Gibier Faune Sauvage*, I: 85-93.
- BOURGOGNE (C.), 1990. - Le Bouquetin des Alpes: pathologie et état sanitaire des populations en France. Th. Doct. Vét. Lyon, 114 p.
- BOUVIER (G.), BURGISSER (H.) et SCHNEIDER (P.A.), 1958. - Les maladies des ruminants sauvages de la Suisse. Service Vétérinaire Cantonal et Institut Galli-Valerio, Lausanne, 131 p.
- BURGISSER (H.), 1973. - Observations sur les maladies du gibier, des oiseaux et des poissons faites de 1969 à 1972. *Schweiz. Arch. Tierheilk*, 115: 457-479.
- BURGISSER (H.), 1975. - Compte-rendu sur les maladies des animaux sauvages (1973-1974). *Schweiz. Arch. Tierheilk*, 117: 397-400.
- BURGISSER (H.), 1983. - Compte-rendu sur les maladies sauvages des animaux de 1975 à 1982. *Schweiz. Arch. Tierheilk*, 125: 519-527.
- CARANHAC (I.), 1990. - Contribution à l'étude de la fluorose des ongulés sauvages en Maurienne. Th. Doct. Vét. Lyon, 102 p.
- CORDIER (F.), 1991. - Pathologie infectieuse des ongulés de montagne (chamois, bouquetin, mouflon). Etat sanitaire des populations en Savoie. Th. Doct. Vét. Lyon, 114 p.
- COSTA (R.), 1986. - Contribution à l'étude étiologique de la kératoconjunctivite du chamois (*Rupicapra rupicapra*) et du bouquetin (*Capra ibex*). Th. Doct. Vét. Lyon, 111 p.
- COUTURIER (M.), 1962. - Le Bouquetin des Alpes. Grenoble: Arthaud, 1564 p.

- DESAX (C.), 1978. - La réacclimatation du bouquetin en Suisse. Compte-rendu de la réunion du CIC sur le bouquetin. Berne: Office fédéral des forêts, p. 11-21.
- FELAY (R.), 1970. - La kératoconjunctivite infectieuse du chamois en Valais. *Bull. de la Murithienne*, LXXXVII: 30 p.
- GAUTHIER (D.), HARS (J.), OUDAR (J.) et BIJLENGA (G.), 1989. - Etat des connaissances sur la kératoconjunctivite infectieuse du chamois: clinique, épidémiologie, étiologie. *Actes CIC*, Ljubljana (Yougoslavie), 25-27 octobre 1988, München: 283-319.
- GAUTHIER (D.), 1991. - La kératoconjunctivite infectieuse du chamois. Etude épidémiologique dans le département de la Savoie (1983-1990). Th. Doct. Vét. Lyon, 107 p.
- GIBERT (P.), 1979. - La Réserve nationale de chasse des Bauges, contribution à l'étude de l'étiologie de la kératoconjunctivite du chamois. Th. Doct. Vét. Lyon, 103 p.
- GUARDA (G.), 1959. - Contributo allo studio anatomo-isto-patologico dell'ectima contagioso dei camosci e stambecchi. *Ann. Fac. Med. Vet. Torino*, IX.
- HARS (J.) et GAUTHIER (D.), 1984. - Suivi de l'évolution de la kératoconjunctivite sur le peuplement d'ongulés sauvages du Parc national de la Vanoise (Savoie) en 1984. *Trav. Sci. Parc nation. Vanoise*, XIV: 157-210.
- HARS (J.), 1987. - Fluorose des bouquetins du massif des Encambres. Compte-rendu de la réunion du 2 avril 1987; Saint-Jean-de-Maurienne, 22 p., inédit.
- HARS (J.), 1987. - La fluorose du bouquetin en moyenne Maurienne. *Actes de la conférence internationale sur le Bouquetin des Alpes de Valdieri* (Italie), p. 65-72.
- HAVET (P.), MAGNANI (Y.), OUDAR (J.), RICHARD (Y.), PAPAGEORDIU (C.), MONTAGUT (G.), PRAVE (M.), EUZEBY (J.), JOUBERT (L.) et HARS (J.), 1978. - Données sur la kératoconjunctivite dans les Alpes françaises. Communication présentée au *Symposium international de Mayrhofen* (Autriche). *Bull. mens. de l'Office national de la chasse*, mai 1979: 137-148.
- HETREAU (T.), 1983. - Estive et strongles digestifs: suivi de la présence des parasites sur les pâturages et chez les ruminants d'un alpage. Th. Doct. Vét. Lyon, 101 p.
- Hugonnet (L.), 1984. - Le parasitisme des bouquetins des Alpes du Nord. Chaire de parasitologie de l'Ecole nationale Vétérinaire de Lyon, rapport non publié, 2 p.
- KLINGER (K.), 1961. - Le Problème de la Kc infectieuse du chamois. *Schweiz Naturschutz*, 27(6): 157-160.
- LANFRANCHI (P.), PERRUCIO (C.), COOK (C.S.), PEIFFER (R.L.), PERACINO (V.), ROSSI (L.), MENE-GUZ (P.G.) et CORNAGLIO (E.), 1985. - Esperienze sulla cheratocongiuntivita infettiva del camoscio nell'arco alpino occidentale. *Atti del Simposio internazionale sulle cheratocongiuntivite del camoscio*, Vercelli, 30 nov.- 2 dic. 1987. Torino: T. Balbo; P. Lanfranchi; P.G. Meneguz; L. Rossi: 79-84.
- LEON VIZCAINO (L.), 1990. - Gale du bouquetin dans le Parc de Carzola. Réunion annuelle du GEEFSM - Termignon, non publié.
- LEON VIZCAINO (L.), 1991. - Brucellose des ruminants domestiques et sauvages du Parc de Carzola. Réunion annuelle du GEEFSM. Salbertraud (Italie), non publié.
- MARTINOT (J.P.), DELMAS (M.), RUFFIER (A.) et RUFFIER LANCHE (F.), 1984. - Contribution à la connaissance de la biogéographie et de l'écoéthologie du bouquetin en Vanoise. *Actes du VII^e colloque de Mammalogie*, Grenoble.
- MICHAUD (G.) et GODFRAIN (J.C.), 1975. - La fluorose bovine d'origine industrielle. *Rec. Med. Vét.*, 151(5): 265-272.
- MILHAUD (G.) et GRAS (N.), 1978. - Lésions dentaires causées par la fluorose chez les ovins. C.R. du Symposium «Fluoride and bone». Genève: Médecine et Hygiène, p. 194-200.
- MONTAGUT (G.), HARS (J.), GIBERT (P.), PRUD'HOMME (C.) et HUGONNET (L.), 1981. - Observations sur la pathologie des ruminants sauvages de montagne (chamois, bouquetins, mouflons) dans le département de la Savoie du 1^{er} juillet 1977 au 30 juin 1980. *Trav. Sci. Parc nation. Vanoise*, XI: 202-225.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

- MONTAGUT (G.) et GAUTHIER (D.), 1984. - A propos des affections pulmonaires des bouquetins du Parc national de la Vanoise. Rapport interne du Laboratoire départemental des services vétérinaires de Savoie, 3 p.
- NASCETTI (G.), 1987. - Etudes électrophorétiques sur la variabilité et la divergence génétique de *Capra ibex ibex* et *Capra aegagrus hircus*. *Conférence internationale sur le bouquetin*; Valdieri (Italie), p. 11-16.
- PAIRAUDEAU (C.), MOULIN (A.), PRAVE (M.), GASTELLU (J.), HARS (J.) et JOUBERT (L.), 1977. - Sur deux enzooties ayant sévi dans le Parc national de la Vanoise: kératoconjunctivite infectieuse du chamois et pleuropneumonie enzootique du chamois et du bouquetin. *Trav. Sci. Parc nation. Vanoise*, VIII: 157-172.
- PERACINO (V.), LANFRANCHI (P.), GUARDA (F.), PERRUCIO (C.), ROSSI (L.), MENEGUZ (P.G.), CORNAGLIA (E.) et PAU (S.), 1982. - Expériences sur la kératoconjunctivite du chamois dans les Alpes occidentales. Communication présentée au *Symposium international de Vercelli* (Italie).
- ROSSI (L.), LANFRANCHI (P.), MENEGUZ (P.G.) et PERACINO (V.), 1984. - Sull'infestazione sperimentale e spontanea di ovini e caprini con nematodi gastro-intestinali di camosci e stambecchi del Parco nazionale Gran Paradiso. *Ann. Fac. Med. Vet. Torino*, XXX: 3-15.
- SARRAZIN (.), 1990. - Communication personnelle non publiée. Laboratoire vétérinaire départemental - GAP.
- SCHRÖDER (W.) et KOFLER (H.), 1986. - Do parasites play an important role in competition between ibex and chamois? *The biology and management of mountain ungulates*, p. 265-268. - Sandro Lovari ed.
- TOLARI (F.), MENEGUZ (P.G.), DE MENEGHI (D.), MACIANTI (F.), LANFRANCHI (P.) et ROSSI (L.), 1987. - Indagini sieroepidemiologiche su stambecchi, camosci e ovini presenti nel Parco naturale Argentera. Communication présentée à la *Conférence internationale sur le bouquetin*, 17-19 septembre, Valdieri (Italie), p. 83-92.
- VENTEJOU (B.), 1985. - Bilan du parasitisme digestif et respiratoire chez le chamois de l'est de la France. Considérations sur l'influence potentielle du climat. Th. Doct. vét. Lyon, 95 p.
- VILLARET (J.C.) et ESTEVE (R.), 1986. - Bilan de la réintroduction du bouquetin en Haute-Savoie, 65 p., non publié.
- WALLAYS (R.), 1978. - Le Parc national de la Vanoise: problèmes pathologiques et surveillance sanitaire. Th. Doct. Vét. Lyon, 98 p.

(Reçu pour publication, novembre 1991)



Ethologie

TAILLE ET COMPOSITION DES GROUPES SOCIAUX DANS SIX POPULATIONS DE BOUQUETINS DES ALPES

par Dominique GAUTHIER⁽¹⁾, Jacques MICHALLET⁽²⁾,
Jean-Charles VILLARET⁽³⁾ et Alain RIVET⁽⁴⁾

Introduction	101
1. — Matériel et méthodes	102
2. — Résultats	107
3. — Discussion	119
Conclusion	122
Références bibliographiques	123

INTRODUCTION

De 1986 à aujourd'hui, un Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes regroupant toutes les personnes et organismes concernés par la conservation de cette espèce, a permis d'étudier et comparer les différentes populations françaises en vue de connaître leurs caractéristiques écologiques et leurs structures sociales, de façon à disposer de bases scientifiques pour la restauration de cette espèce par réintroductions multiples.

Le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) est décrit comme un ongulé très grégaire avec une ségrégation sociale et spatiale des sexes (COUTURIER, 1962; FRANCISCI et al., 1985 et GAUTHIER et al., 1991). Or beaucoup d'auteurs ont relevé chez les artiodactyles la variabilité de la taille et de la composition des groupes sociaux selon les populations, au sein de la même espèce (SCHAAL, 1982; CLUTTON-BROCK et al.,

(1) Laboratoire départemental d'analyses vétérinaires, 321 chemin des Moulins, BP 1113, F-73011 Chambéry cedex.

(2) Office national de la chasse-CNERA Faune de Montagne, 8 impasse Champ Fila, F-38360 Eybens.

(3) Agence pour l'étude et la gestion de l'environnement (APEGE), F-74470 Duingt.

(4) THERMODATA/INPG/CNRS, 1001 avenue Centrale, BP 66, 38402 Saint-Martin d'Hères.

1982 ; LOTT et MINTA, 1983 ; HILLMAN, 1987 ; BARRETTE, 1991 ; GAUTHIER et al., 1991 ; RICHARD-HANSEN et al., 1992) : les groupes relevés à un instant donné sont en réalité très instables dans le temps.

Les facteurs déterminant la taille et la composition de ces groupes pourraient être la densité de la population, qui, si elle est faible, réduit la possibilité de constitution de grands rassemblements, et la qualité du milieu, qui, s'il est fermé ou fragmenté, a la même conséquence (ALADOS, 1985).

Par contre, certaines associations de classes d'âge et de sexe peuvent être constamment retrouvées, témoignant ainsi d'un trait social caractéristique de l'espèce.

Le but de cette étude est de comparer les structures sociales de six populations de Bouquetin des Alpes représentatives de la variété des situations françaises, afin de déterminer leurs traits communs et leurs différences, et tenter d'analyser les facteurs en cause, régissant l'organisation sociale de cette espèce.

La méthodologie utilisée repose sur une typologie originale des groupes de bouquetins, basée sur une analyse en composantes principales (A.C.P.) des données, suivie de deux méthodes de classification automatique (logiciel SPAD), et permettant de s'affranchir de l'a priori des combinaisons classiques entre mâles-femelles-cabris-jeunes.

1. - MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. SITES D'ÉTUDE

Les études ont été menées dans 6 sites des Alpes françaises, choisis d'après les résultats de nos précédentes investigations (BOUVIER, 1986 ; CHOISY, 1986a et 1986b ; GAUTHIER, 1986 ; MICHALLET et GRAND, 1986 ; TERRIER, 1986 ; VILLARET et ESTÈVE 1986 ; GAUTHIER et al., 1990 ; GAUTHIER et VILLARET, 1990) (fig. 1).

- La population indigène de **Maurienne**, dans le Parc national de la Vanoise.

- Une population en colonisation naturelle : **Prariond - Sassièr**e (Parc national de la Vanoise), accueillant des animaux provenant du Parc national italien du Grand Paradis.

- Quatre populations réintroduites :

• **Sous-Dine**, créée 11 ans avant le début de l'étude avec 10 individus fondateurs, montre un taux d'accroissement faible (fig. 2) ;

• **Bargy**, créée 12 ans avant le début de l'étude, avec 14 animaux, connaît actuellement une forte croissance (fig. 2) ;

• **Champagny-Peisey** dans le Parc national de la Vanoise, est composée des individus issus d'un premier lâcher de 5 animaux à Peisey-Nancroix, puis d'un second lâcher de 10 animaux à Champagny, respectivement 20 ans et 7 ans avant le début de l'étude. Elle montre un taux d'accroissement assez élevé (fig. 2) ;

• **Belledonne-Sept Laux**, créée avec 20 animaux, 4 ans avant le début de l'étude, connaît actuellement une forte croissance (fig. 2).

TAILLE ET COMPOSITION DES GROUPES SOCIAUX

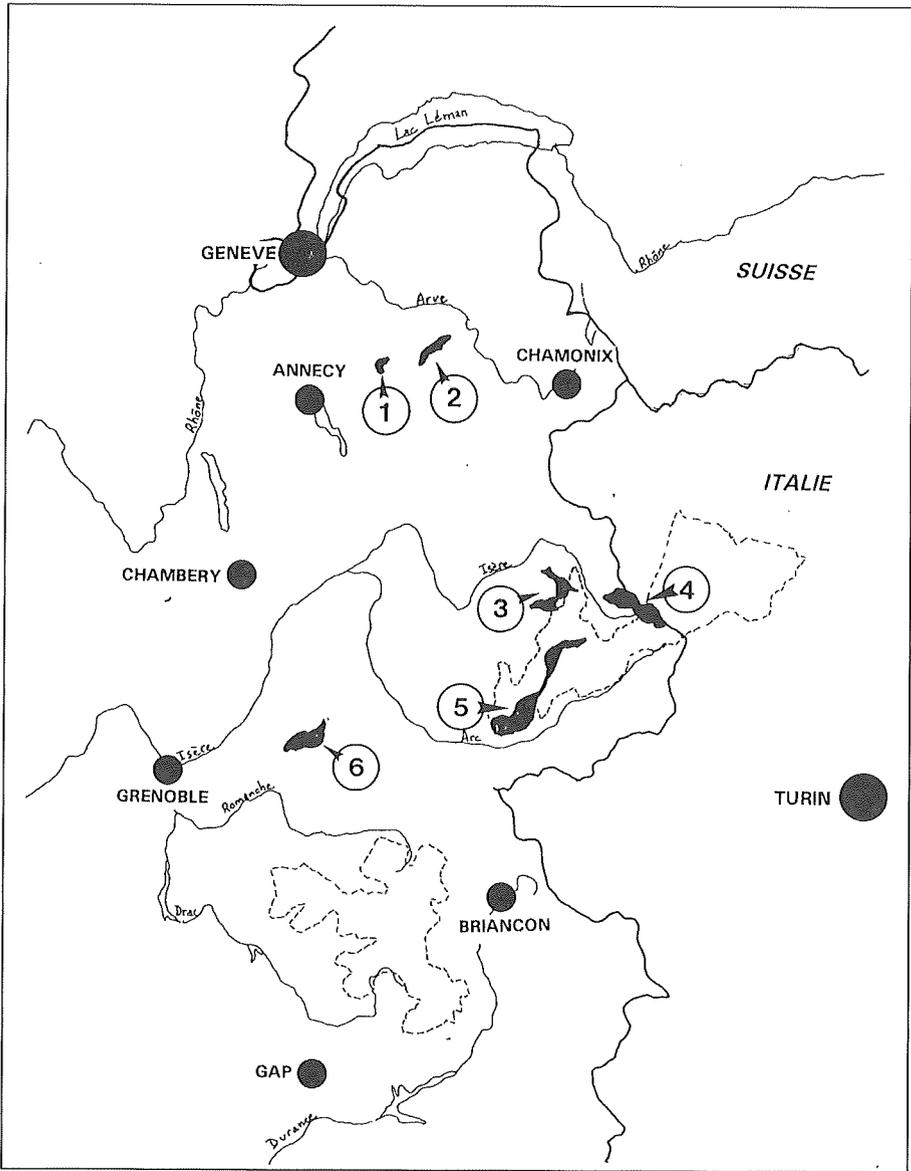


FIG. 1 - Localisation des sites d'étude

- 1= Sous-Dine;
- 2= Bargy;
- 3= Champagny-Peisey-Nancroix;
- 4= Prariond-Sassière;
- 5= Maurienne;
- 6= Belledonne-Sept-Laux.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

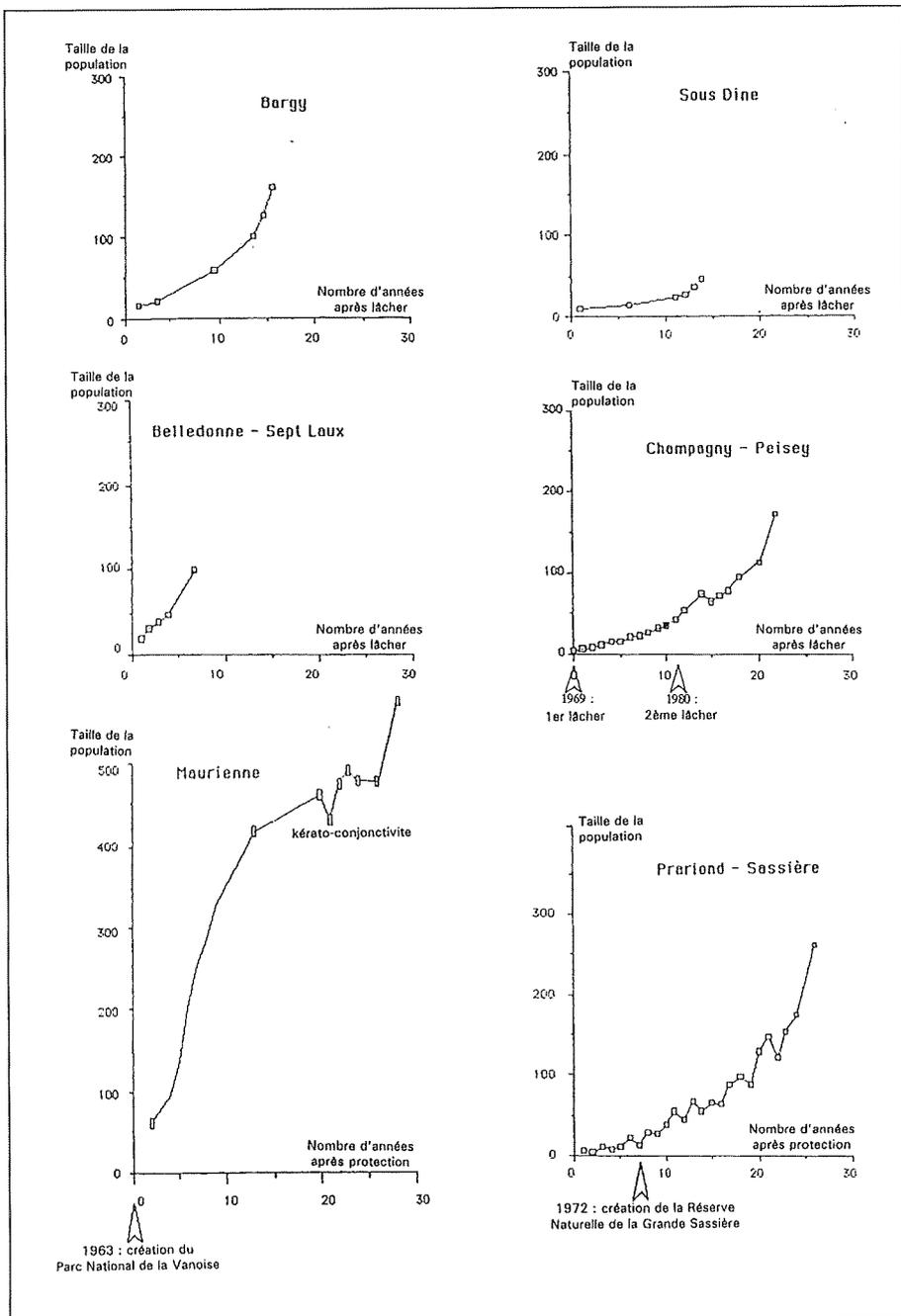


FIG. 2 - Courbes d'évolution des effectifs des six populations étudiées.

TAILLE ET COMPOSITION DES GROUPES SOCIAUX

Les principales tendances de ces 6 sites d'étude sont résumés dans le tableau I (d'après VILLARET, 1987 ; GAUTHIER et *al.*, 1990 ; GAUTHIER et VILLARET, 1990 ; MICHALLET, 1991) : 2 sites sont situés dans des massifs préalpins d'altitude modérée, 2 autres dans les Alpes externes avec des pentes accusées, les 2 derniers, placés à haute altitude (valeur moyenne dépassant les 2000 m), appartiennent aux Alpes internes.

	POPULATION AUTOCHTONE	POPULATION EN COLONISATION PRARIOND/SASSIERE	POPULATIONS REINTRODUITES			
	MAURIENNE		SOUS-DINE	BARGY	CHAMPAGNY PEISEY	BELLEDONNE SEPT-LAUX
Accroissement annuel	< 5%	25 à 30%	7%	33%	25%	30%
Densité (rapportée à tout le site)	3 / 100ha	4,1 / 100ha	0,93 / 100ha	2,4 / 100ha	1,5 / 100ha	1,7 / 100ha
Type biogéographique	Alpes Internes	Alpes Internes	Préalpes	Préalpes	Alpes Intermédiaires	Préalpes / Alpes Intermédiaires
Gradient altitudinal	de 1000 à 3697m	de 1800 à 3747m	de 610 à 2004m	de 620 à 2438m	de 1400 à 3779m	de 1200 à 2987m
VALEURS altitude MOYENNES	2350m	2646m	1344m	1415m	2420m	1787m
MOYENNES pente	59%	73%	47%	56%	73%	76%
% de surface sans couvert végétal	46%	57%	6%	15%	53%	43%

TABLEAU I - Principales caractéristiques des sites d'étude (d'après GAUTHIER et VILLARET, 1991).

1.2. RECUEIL D'INFORMATION

Les observations ont été recueillies par les auteurs et grâce aux agents des organismes concernés : gardes-moniteurs du Parc national de la Vanoise, gardes nationaux de la chasse et de la faune sauvage mis à disposition de la Fédération des chasseurs de l'Isère, d'après le suivi de 162 bouquetins identifiés individuellement par des marques auriculaires colorées (100 mâles et 62 femelles) (FAURE, 1993).

Le suivi des individus marqués présente un intérêt particulier pour le Bouquetin des Alpes, compte tenu de l'ampleur de son domaine vital (TERRIER et *al.*, 1994) : il oblige à une prospection active de tous les quartiers saisonniers fréquentés par les animaux recherchés, au lieu de se cantonner aux secteurs d'observation régulière, souvent choisis pour la présence de groupes sociaux importants, et facteurs de biais.

Les animaux ont été repérés et identifiés grâce à des optiques adaptées (jumelles 8x30 ou 10x40 ; longue-vues 25 ou 40x80) diminuant le risque de perturbation des groupes sociaux.

Il a été retenu comme définition du groupe un ensemble d'animaux dont la distance inter-individuelle est inférieure à 50m (BERDUCCOU et BOUSSES, 1985).

9076 groupes ont été décrits, selon 5 critères :

- date,
- heure,
- effectif total,
- composition selon 4 classes (mâle adulte, femelle adulte, jeune de 1 an, cabri),
- composition détaillée selon les 9 classes de sexe et âge retenus par GONZALEZ (1982), ALADOS (1985) : mâles de 1 an, de 2-3 ans, de 4-5 ans, de 6-7-8 ans, de plus de 8 ans ; femelles de 1 an, de 2 ans, de 3 ans et plus ; cabris.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Seul a été pris en compte le relevé relatif au premier contact de l'observateur avec son groupe.

Nous avons fait débiter le cycle annuel au 1^{er} juin, considérant que juin est le mois durant lequel la plupart des mises-bas ont lieu. Cette date du 1^{er} juin a été retenue comme «date d'anniversaire» marquant le changement de définition de certains individus: passage de «cabri» (individu de 0 an) à «jeune de 1 an»; passage de «jeune de 1 an» à «adulte de 2 ans», etc... L'âge a été comptabilisé en années révolues comme chez l'homme.

L'étude a porté sur 2 cycles annuels (du 1^{er} juin 1987 au 1^{er} juin 1989).

1.3. TRAITEMENT DES DONNÉES

1.3.1. Selon la taille des groupes

Nous avons établi des classes de taille selon une progression logarithmique, puis nous avons calculé leur distribution de fréquence relative, en rapportant les fréquences observées sur le terrain à une distribution de fréquence au hasard; si le rapport obtenu est supérieur à 1, nous sommes dans le cas d'un «préférendum»; s'il est inférieur à 1, dans celui d'un «évitement». La distribution de fréquence au hasard a été établie en calculant, relativement à toutes les combinaisons possibles d'individus au sein d'une population d'effectif total N ($N =$ moyenne des recensements des 2 années d'étude), quelle proportion de groupes d'effectif «i» pouvait être trouvée.

Cette méthode a deux justifications: d'une part, au sein d'un ensemble de N individus, les différentes combinaisons possibles de regroupement aléatoire de ces individus font apparaître beaucoup plus de petits groupes que de groupes de forte taille: il convient donc de relativiser les fréquences réelles d'observation de tel ou tel groupe, à la probabilité de les obtenir.

D'autre part, il faut prendre en compte le fait que dans les populations d'effectif total important comme en Maurienne (200 individus), la présence de groupes de grande taille sera possible alors qu'elle sera mathématiquement limitée dans les populations d'effectif total réduit comme Sous-Dine (40 individus).

Nous avons ainsi opté pour une interprétation des résultats en préférendum/évitement.

1.3.2. Selon la composition des groupes

La composition des groupes a fait l'objet d'un traitement au moyen d'une analyse multivariée (A.C.P.), complétée par une classification automatique des données. Nous avons ainsi obtenu un dendrogramme regroupant nos 9076 observations selon des partitions successives (classification ascendante hiérarchique). Nous avons examiné la signification de ces regroupements de données étape par étape, en recherchant pour chaque partition les variables les plus significatives (parmi les différentes classes de sexe et âge, le mois, le site) au moyen de tests statistiques.

Nous avons estimé que l'information était pertinente jusqu'au 19^e niveau de dichotomie, définissant ainsi 20 types de groupes sociaux.

Pour réaliser cette démarche de traitement de données, les méthodes suivantes ont été employées:

- L'analyse multivariée a consisté en une Analyse en Composantes Principales (A.C.P.) à partir de 4 variables actives quantitatives (nombre de femelles, de mâles, de jeunes d'1 an, cabris). En outre, 9 variables illustratives quantitatives (les différentes classes de sexe et âge) et 2 variables illustratives qualitatives (mois et site) ont été prises en compte pour le traitement informatique.
- Les méthodes de classification automatique ont consisté à classer les observations à partir de leurs coordonnées sur les différents axes factoriels de l'A.C.P. par la méthode du regroupement autour des centres mobiles. On définit ainsi les groupements stables, qui sont ensuite agrégés selon la méthode de Ward: méthode de classification hiérarchique qui permet l'obtention d'un dendrogramme. La mise en évidence de groupes ou classes d'observation se fait par la «coupure» de ce dendrogramme à différents niveaux successifs, sachant que plus on coupe à un niveau élevé, moins les groupes sont homogènes.
- La description de chaque type de groupes sociaux a consisté à calculer la moyenne et écart-type des variables quantitatives (nombre d'individus dans chaque classe de sexe et âge) et la distribution de fréquence des variables qualitatives (site et mois), puis à rechercher lesquelles étaient les plus significatives grâce au test F de Fisher et à un critère statistique spécifique: il s'agit d'une approximation d'une variable de Laplace-Gauss centrée et réduite, associée à la comparaison de la moyenne générale de la variable avec sa moyenne dans la classe (dans le cas des variables continues), ou mesurant la distance entre le % de la modalité dans la classe et son % dans la population globale (pour les variables qualitatives). Cette valeur que nous avons appelé V-test sert à ranger les variables ou modalités par ordre de «pouvoir descriptif» de la classe.

2. - RÉSULTATS

2.1. TAILLE DES GROUPES

Les figures 3 et 3' montrent la variation mensuelle de la taille moyenne des groupes comprenant des mâles marqués d'une part et celle des femelles marquées d'autre part. Pour les groupes de femelles de toutes les populations, la variation intermensuelle est faible, très inférieure à l'écart-type des effectifs mensuels. Il n'est donc pas possible de dégager une période annuelle de moindre ou de plus forte agrégation, y compris au cours d'évènements saisonniers comme rut (décembre) ou les mises-bas (juin), qui semblent donc peu influants sur le critère «taille moyenne des groupes».

Par contre, pour les groupes comprenant des mâles marqués, on a une nette différence entre, d'une part, les 4 populations réintroduites récemment, pour qui la courbe des mâles est pratiquement identique à celle des femelles, et, d'autre part, les populations plus anciennes où la grégarité s'affirme nettement. Pour Prariond en particulier, l'effectif moyen des groupes estivaux dépasse les 50 individus.

Ces résultats permettent ainsi de regrouper:

- Sous-Dine et Belledonne, où les groupes ont un effectif moyen inférieur à 10 individus, peu variable au cours de l'année;
- Bargo et Champagny-Peisey, où les groupes comprenant des mâles marqués ont un effectif moyen voisin de 10 et peu variable, alors que les groupes de femelles ont un effectif moyen de 10 ou plus. On note des écarts-type importants montrant l'hétérogénéité de ces groupes, et l'existence d'un pic en février pour

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

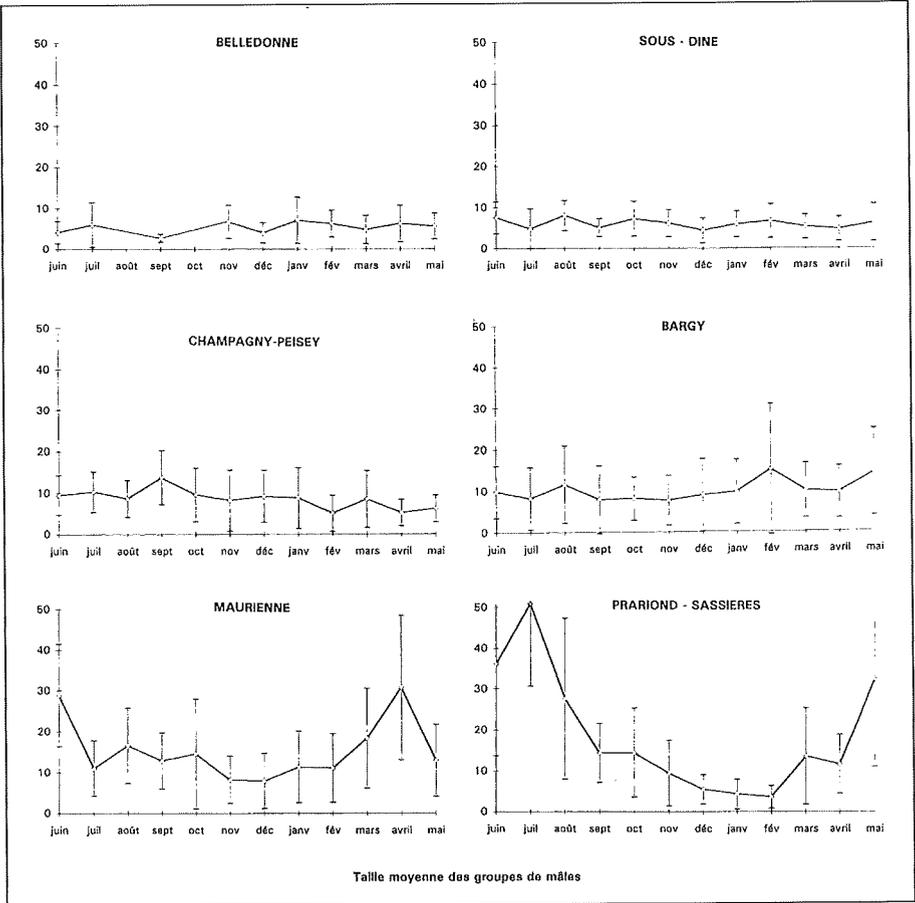


FIG. 3 - Variations mensuelles de la taille moyenne des groupes comprenant des individus marqués, mâles, pour les six populations étudiées.

TAILLE ET COMPOSITION DES GROUPES SOCIAUX

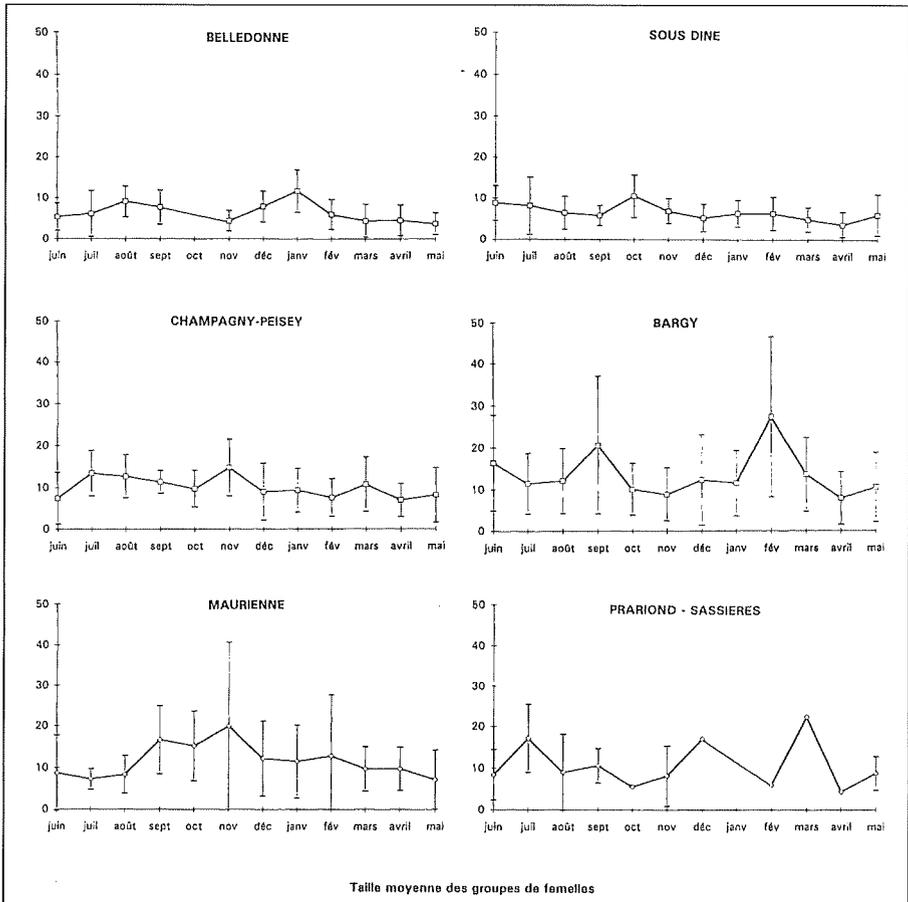


FIG. 3' - Variations mensuelles de la taille moyenne des groupes comprenant des individus marqués, femelles, pour les six populations étudiées.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Bargy, correspondant à une stratégie spécifique d'agrégation sur les placettes déneigées (VILLARET et BON, 1994);
- Maurienne et Prariond-Sassière, avec une nette dissociation en fonction du sexe; la taille maximale des groupes de mâles marqués est en avril en Maurienne, et en juillet pour Prariond-Sassière: cela correspond à leur localisation sur des faciès de pâture où l'herbe nouvelle repousse. Le décalage altitudinal, donc phénologique, explique le décalage temporel entre les 2 sites.

Compte tenu de la variabilité des regroupements d'animaux, montrée par l'importance de l'écart-type par rapport à la moyenne mensuelle, il est nécessaire pour approfondir l'analyse de prendre en compte les différents types de groupes et leur évolution.

Dans la figure 4, la taille des groupes observés est comparée avec celle d'une distribution au hasard, en étudiant séparément le cas des groupes auxquels appartiennent les femelles marquées de ceux incluant les mâles marqués.

Pour les femelles, on note comme points communs à tous les sites: un préférendum pour les structures sociales comprenant 3 à 15 animaux, et par contre, une sous-représentation des femelles isolées par rapport à une distribution au hasard.

Pour les groupes de 2 (femelle suivie ou femelle accompagnée d'un autre individu), on distingue le cas de Belledonne et Sous-Dine (respectivement population la plus récente, et population à plus faible effectif), où ces groupes sont représentés normalement par rapport à une distribution au hasard, et les quatre autres populations plus anciennes où ce type de groupe est sous-représenté.

Les groupes de taille supérieure à 15 sont bien évidemment rapidement limités dans les populations de faible effectif total (taille maximum observée: 18 à Sous-Dine, contre 25 à Belledonne et Champagny-Peisey, 35 à 40 pour la Maurienne et Prariond-Sassière). Toutefois, alors que les groupes de 15 à 25 sont sous-représentés par rapport à une distribution au hasard dans la population la plus récente (Belledonne), ils correspondent au contraire à un préférendum net dans les populations plus anciennes, montrant ainsi que les femelles y sont plus grégaires.

Enfin, un dernier préférendum autour de 35 individus est relevé dans les populations à effectif total important: Maurienne et Prariond-Sassière.

Quant aux mâles, la comparaison avec une distribution au hasard donne des résultats très variables d'une population à l'autre. Pour les populations récemment réintroduites, le profil obtenu est à rapprocher de celui des femelles; les caractéristiques sociales sont ainsi: sous-représentation des individus isolés (moins rares cependant que pour les femelles), préférendum pour les groupes de 2 à 12-13 individus, sous-représentation des groupes de grande taille (plus précoce que pour les femelles), avec toutefois existence de quelques rassemblements importants, mais moindre que dans une distribution au hasard.

Par contre, pour les populations anciennes et/ou à densité plus importante, la tendance est toute autre puisque la grégarité des groupes comprenant les mâles marqués s'affirme nettement. Ainsi, les petits groupes sont-ils sous-représentés jusqu'à 5 en Maurienne, jusqu'à 8 à Prariond-Sassière. On a ensuite une distribution bimodale des préférendums, avec un premier pic allant jusqu'à des groupes de 25 animaux, et un second pic pour des grands rassemblements: 35 à 60 en Maurienne, 40 à 80 à Prariond-Sassière qui est la population ayant la plus forte densité en bouquetins. On notera que les groupes les plus importants agrègent jusqu'à la moitié des mâles présents sur le site (6000 ha pour Prariond-Sassière).

TAILLE ET COMPOSITION DES GROUPES SOCIAUX

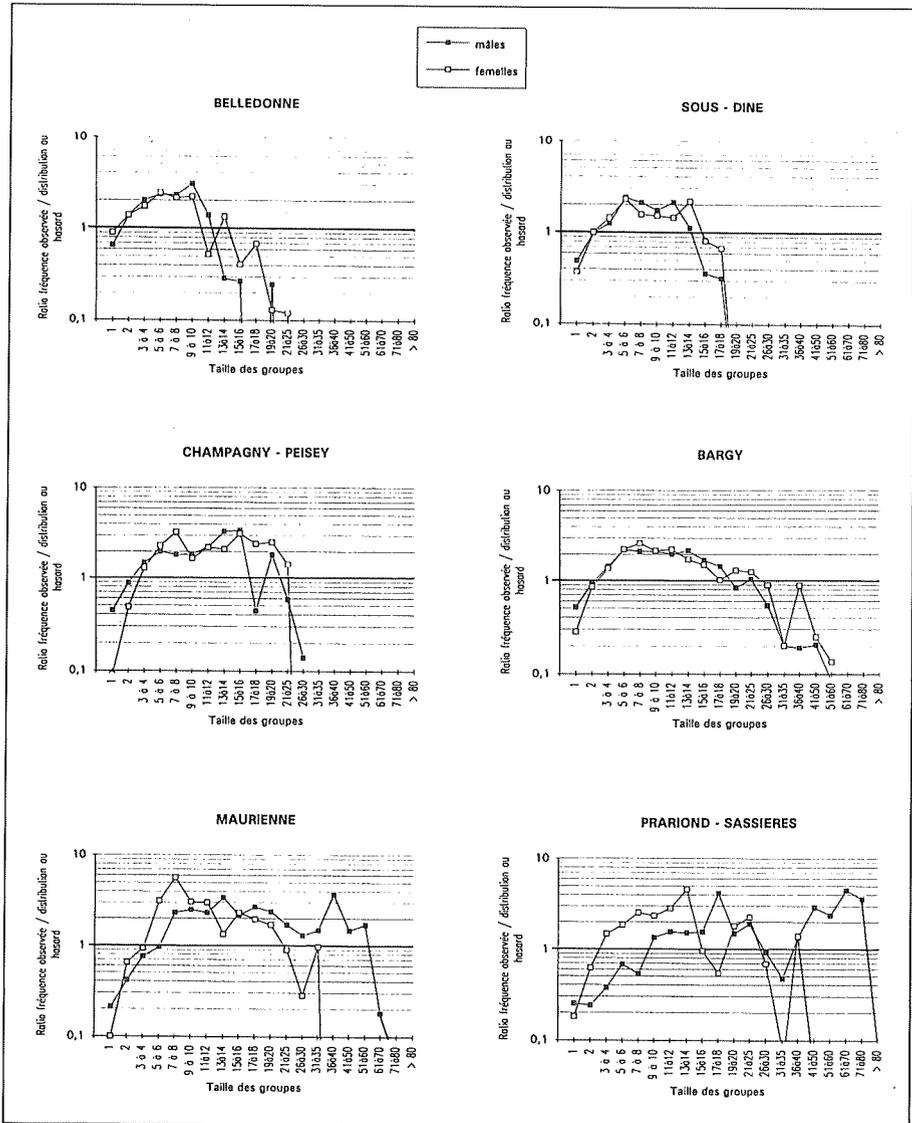


Fig. 4 - Distribution des groupes selon leur taille, en comparant leur fréquence d'observation avec une distribution au hasard.

2.2. TYPOLOGIE DES GROUPES SELON LES CATÉGORIES D'ÂGE ET DE SEXE

Les 9076 observations de groupes ont été traitées par une Analyse en Composantes Principales et ont fait l'objet d'une classification automatique (fig. 5). Le premier axe de l'A.C.P. représente 58%, le second 23%, le troisième 15%, de telle sorte que les 3 axes expliquent 96% de la variance totale. Dans le découpage en 20 types de groupes, les variables les plus significatives sont par ordre décroissant d'importance :

- **pour les critères qualitatifs** : le site (Prariond-Sassière, Maurienne, Bargy, Sous-Dine, Belledonne, Champagny) puis le mois (septembre, juillet, février, août, décembre, juin, janvier, octobre, mai, avril) où l'on constate l'importance de l'été;
- **pour les critères quantitatifs**: les effectifs de cabris, de mâles, de femelles, de jeunes de 1 an, l'effectif total, l'effectif des femelles > ou = à 3 ans, des éterles, des mâles de 6-8 ans, des mâles > 8 ans, des mâles de 4-5 ans, des éterlous.

La figure 6 permet de décrire les 20 types en donnant pour chacun, la taille moyenne des groupes, l'effectif moyen des mâles adultes, femelles adultes, jeunes de 1 an et cabris, et en signalant par un hachuré les valeurs reconnues comme significatives au seuil 1 p 1000 par un test de Fisher appliqué à une analyse de variance entre la partition et les différents paramètres. Nous obtenons ainsi :

- **Les groupes d'effectif réduit ER** (2 à 3 individus en moyenne), avec le type ER1 : mâles seuls ou très petits groupes de mâles ; et le type ER2 : femelles seules ou accompagnées d'1 ou 2 individus.
- **Les groupes composés quasi exclusivement de mâles MA** avec 4 types répartis suivant leur effectif total : des groupes à 6,1 +/- 1,1 mâles (type MA1) aux groupes à 52,8 +/- 10,7 mâles (type MA4).
- **Les groupes caractérisés par les jeunes de 1 an J** : ces jeunes de 1 an soit s'incluent individuellement dans des petits groupes avec le plus souvent des mâles peu âgés (type J1), soit participent à 2 ou 3 à des groupes mixtes et familiaux d'effectif moyen (type J2), soit se rassemblent entre eux à 5-6 en moyenne éventuellement accompagnés de quelques femelles (type J3).
- **Les groupes mixtes MI** : le regroupement concerne les mâles et femelles adultes, les femelles étant environ 2,5 fois plus nombreuses en moyenne (types MI1 et MI2).
- **Les groupes familiaux** que l'on peut répartir en 3 sous-ensembles :
 - Groupes familiaux complets FC avec femelles, cabris et jeunes de 1 an, distingués en fonction de leur taille qui est en général importante (d'une moyenne de 12,8 +/- 2,4 pour le type FC1, à 45,6 +/- 8,5 pour le type FC4).
 - Groupes familiaux avec peu ou pas de jeunes de 1 an FS (= femelles suitées), comprenant le type FS1 avec 1 cabri pour 2 femelles en moyenne, et le type FS2 avec 0,8 cabri pour 1 femelle en moyenne.
 - «Nurseries» NU, c'est-à-dire groupes caractérisés par des femelles et des cabris et où l'effectif moyen de cabris est supérieur à celui des femelles (types NU1, NU2, NU3).

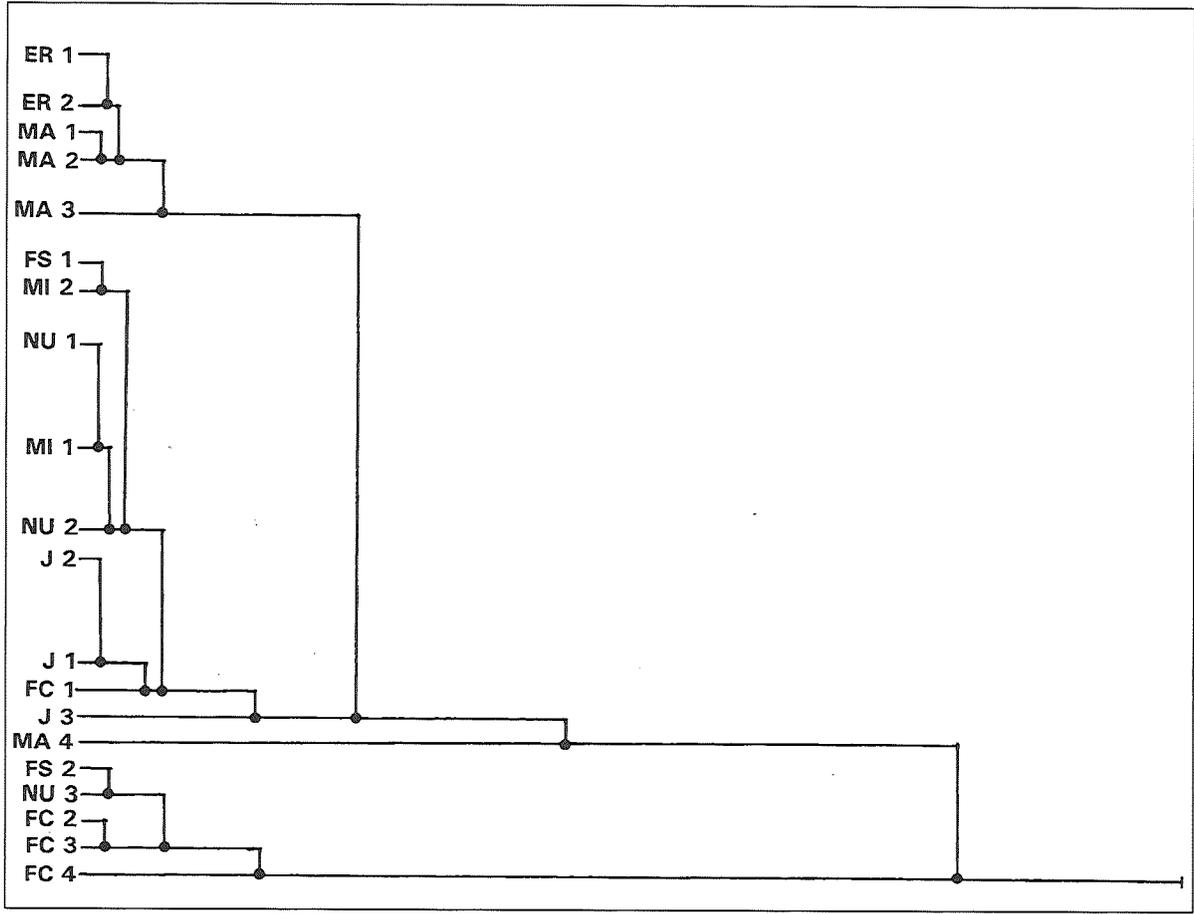


FIG. 5
Réarrangement
des types
de groupes
obtenus
par analyse en
composantes
principales,
à l'aide d'une
classification
ascendante
hiérarchique.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

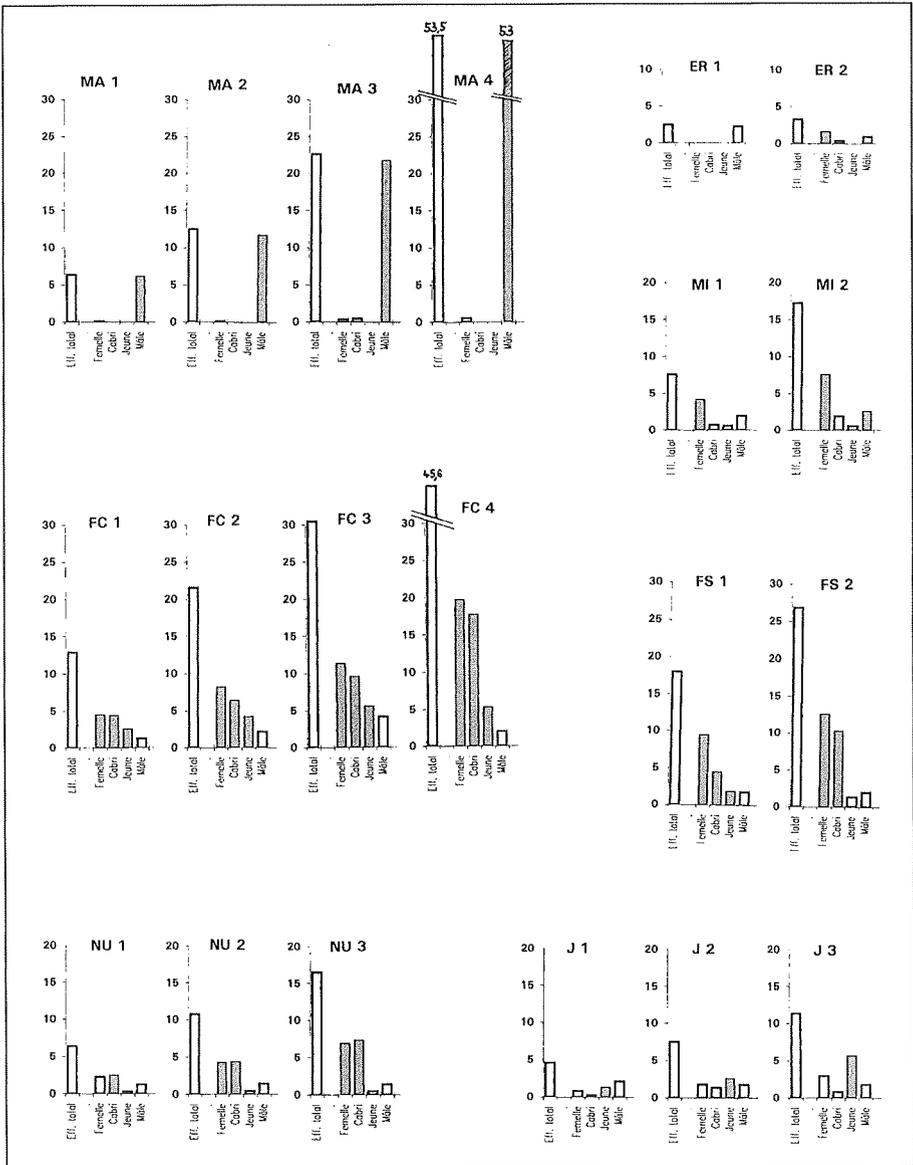


FIG. 6 - Taille et composition moyenne des 20 types de groupes de bouquetins issus de l'analyse multivariée. Les valeurs reconnues comme caractéristiques à $p < 0,001$ par un test de Fisher sont indiquées en hachuré.

2.3. CARACTÉRISTIQUES SOCIALES DES GROUPES DE BOUQUETINS

2.3.1. En fonction du site

La fréquence d'observation des 20 types de groupes définis dans le paragraphe précédent à partir de la totalité des données, est étudiée relativement à chaque site au moyen d'une analyse de variance, testée par un test de Fisher.

Les résultats sont synthétisés dans le tableau II, qui indique les types uniformément représentés dans les 6 sites, ceux qui sont significativement plus observés dans certaines populations, ou au contraire, significativement moins observés et enfin ceux jamais relevés dans certains sites.

Les deux populations anciennes, Maurienne et Prariond-Sassière, se distinguent nettement des 4 populations réintroduites : les grands groupes de mâles leur sont caractéristiques, alors que les individus isolés ou groupés à 2-3 sont rares. Les groupes familiaux sont plutôt de grande taille avec femelles plus nombreuses que les cabris, les nurseries étant rares. Au contraire, les populations réintroduites montrent une moindre grégarité avec plus de groupes de petite taille, et les groupes familiaux ont une dominance des jeunes générations : cabris et surtout importance des jeunes de 1 an.

Au sein des populations anciennes, Prariond-Sassière est caractérisée par une sous-représentation, voire une absence, des groupes incluant des femelles. Ceci est expliqué par la situation particulière de ce site en cours de colonisation : les individus présents l'été sont essentiellement des mâles qui viennent du massif du Grand Paradis, et qui y retournent l'hiver (GAUTHIER *et al.*, 1990). A titre d'exemple, sur 120 animaux recensés en été 1988, 25 seulement ont passé l'hiver 1988-1989 sur ce site.

En Maurienne, seul le type J3 (regroupement de plusieurs jeunes de 1 an entre eux et avec quelques autres individus) est absent ; par ailleurs on observe une dominance des types FC4 - FC3 (groupes de très grande taille femelle-cabri-jeune de 1 an), ainsi que du type FS1 (groupes femelle-cabri à rapport cabri/femelle faible). Cette typologie des groupes met en évidence l'insertion différente des jeunes de 1 an dans les groupes familiaux, en fonction de la population ; alors qu'ils sont plutôt évincés dans les quatre populations réintroduites, il apparaît que, pour la Maurienne, les jeunes de 1 an restent plus facilement avec les grands groupes familiaux. Compte tenu de la différence des taux de reproduction, 0,45 cabri/femelle/an en Maurienne, plus de 0,8 cabri/femelle/an dans les populations réintroduites (GAUTHIER et VILLARET, 1991), on peut supposer que cette tolérance est due aux femelles non reproductrices.

Parmi les 4 populations réintroduites, l'influence de la taille totale de la population est particulièrement révélée dans le site de Sous-Dine où tous les types de groupes comptant plus de 20 individus en moyenne sont exclus ; y sont par contre bien représentés : les petits groupes de mâles ou femelles, les groupes à jeunes de 1 an dominants et les petites nurseries. A l'inverse, le site de Bargy, de même ancienneté mais comportant la densité la plus élevée des populations réintroduites, montre la plus forte grégarité, spécialement quant aux groupes familiaux complets : femelles-cabris-jeunes de 1 an.

Le site de Champagny-Peisey est quant à lui caractérisé par une plus forte fréquence de groupes mixtes ; ceux-ci sont observés en particulier au printemps, et témoignent d'un regroupement sur les mêmes placettes d'alimentation à cause de

	Mâles				Effectifs réduits		Mixtes		Jeunes 1 an			Groupes familiaux									Nombre observ	
	MA1	MA2	MA3	MA4	ER 1	ER 2	MI 1	MI 2	J 1	J 2	J 3	FC 1	FC 2	FC 3	FC 4	FS 1	FS 2	NU1	NU 2	NU3		
Maurienne		■	■	■	■		■	■	■		■	■	■	■	■	■			■	■		919
Prariond		■	■	■	■				■	■	■	■	■	■	■				■	■		566
Champagny			■	■	■		■	■			■	■	■	■	■	■					■	683
Belledonne	■		■	■	■	■			■			■		■	■	■	■				■	1 024
Bargy	■						■					■	■	■	■		■					3 589
Sous-Digne	■		■	■	■	■		■	■	■	■		■	■	■		■	■	■	■		2 295



absent

fréquence d'observation significativement plus basse que la moyenne

fréquence d'observation significativement plus forte que la moyenne

TABLEAU II - Caractérisation des types de groupes de bouquetins selon le site (différences significatives à $p < 0,001$ selon un test de Fisher).

la conformation particulière du site (succession continue de banquettes herbeuses et de falaises rocheuses sur tout le versant): il y aurait ici une superposition de la niche écologique des mâles et femelles, non retrouvée dans les autres sites, plutôt qu'une agrégation sociale.

Enfin, le site de Belledonne qui héberge la population la plus récemment créée, présente les associations les plus réduites: forte représentation des individus solitaires ou groupés à 2 ou 3; dominance des petits groupes de même classe d'âge et de sexe, femelles suitées seules; jeunes de 1 an groupés ensemble.

La structure sociale dans les populations réintroduites semble donc évoluer à la fois en fonction de la densité des animaux, et de l'ancienneté de la population.

2.3.2. *En fonction du mois*

Une comparaison de la fréquence d'observation des 20 types de groupes selon le mois est présentée dans le tableau III, permettant de définir des périodes caractéristiques (fréquence d'observation significativement plus élevée ou significativement plus basse que la moyenne). Toutefois, ces résultats, reposant sur la totalité des observations, nivellent les particularités de chaque site et sont donc à interpréter comme une tendance générale.

La ségrégation des sexes est importante, mais présente un caractère saisonnier qui peut être décrit comme suit.

Les groupes composés quasi exclusivement de mâles (MA) sont essentiellement rencontrés en été-automne, alors qu'ils sont rares en hiver. Le type MA4 (groupes d'effectif moyen = 53 mâles) est caractéristique de juillet, à cause du site de Prariond-Sassière, ce mois correspondant également à la plus faible fréquence des groupes mixtes. La suite de l'été et l'automne (août à octobre) voient se fractionner ces groupes (cf. types MA1, MA2, MA3: groupes d'effectifs allant de 6 à 22 mâles en moyenne), avec même une proportion élevée de mâles solitaires ou en duo en octobre (cf. type ER1), alors que parallèlement les groupes de mâles de très grande taille deviennent rares dès septembre, et ce jusqu'en février.

Un autre moment d'agrégation des mâles entre eux est le printemps (mai-juin), mais sous forme de groupes d'effectif réduit (types ER1, MA1, MA2) allant pâturer en basse altitude l'herbe nouvellement repoussée. A cette époque, l'observation de groupes mixtes mâles-femelles est d'ailleurs significativement plus faible, sauf pour le cas particulier de Champagny où l'utilisation de l'espace par les mâles et les femelles coïncide.

La saisonnalité de la structure sociale peut être également décrite à travers les événements liés à la reproduction.

Immédiatement après les mises-bas (durant le mois de juin), les femelles reproductrices et leur cabri se rassemblent en grands groupes (types FS2 et NU3: rapport cabri/femelle élevé); il ne ressort pas de notre analyse de phase d'isolement des femelles suitées comme chez d'autres ongulés (groupes de femelles et cabris de très petit effectif: fréquence insignifiante), traduisant le fait que cette étape est très courte chez le bouquetin.

On note par ailleurs que tous les groupes familiaux comprenant des jeunes de 1 an sont rares, et que ces jeunes de 1 an se regroupent fortement entre eux et avec quelques femelles (cf. type J3). Cela semble traduire un évincement des jeunes de l'année précédente par les femelles reproductrices, et l'on constate même que ce fait débute dès le mois de mai, avant les naissances. Toutefois, nous avons vu précédemment que ce phénomène caractéristique des populations réintroduites, était atténué dans la population de Maurienne, à faible taux d'accroissement.

	Mâles				Effectifs réduits		Mixtes		Jeunes 1 an			Groupes familiaux									Nombre observ	
	MA1	MA2	MA3	MA4	ER 1	ER 2	MI 1	MI 2	J 1	J 2	J 3	FC 1	FC 2	FC 3	FC 4	FS 1	FS 2	NU1	NU 2	NU3		
juin	■		■					■			■	■	■			■	■					765
juillet			■				■	■			■	■	■	■	■	■	■				■	637
août		■	■			■		■		■		■	■	■	■	■	■					745
septembre	■		■		■			■		■		■	■	■	■	■	■					491
octobre	■				■			■				■	■	■	■	■	■					639
novembre	■		■				■	■		■		■	■	■	■	■	■					613
décembre		■	■				■	■	■	■						■	■	■		■		963
janvier	■		■				■	■	■	■	■			■	■	■	■	■	■	■		643
février				■			■	■				■	■	■	■	■	■					854
mars													■	■	■	■	■					686
avril							■	■					■	■	■	■	■					940
mai	■				■			■	■	■			■	■	■	■	■					1100



absent

fréquence d'observation significativement plus basse que la moyenne

fréquence d'observation significativement plus forte que la moyenne

TABLEAU III - Caractérisation des types de groupes de bouquetins selon le mois (différences significatives à $p < 0,001$ selon un test de Fisher).

TAILLE ET COMPOSITION DES GROUPES SOCIAUX

Durant le mois consécutif aux naissances (juillet), les groupes familiaux restent très regroupés, avec le type «nursérie» de forte taille bien représenté, alors que les jeunes de 1 an, toujours évincés de ces groupes, ont tendance à plus se disperser au sein de petites unités.

Puis dans les mois suivants (août à octobre-novembre), on assiste peu à peu à une réintégration des jeunes de 1 an, voire de jeunes mâles de 2-3 ans, dans les regroupements familiaux. La taille moyenne des groupes familiaux diminue toutefois, jusqu'à rendre dominants en arrière-saison les groupes d'effectif inférieur à 20 (types FC1, FS1 très représentés; types FC3, FC4 rares).

La période de rut est annoncée dès mi-novembre par un regroupement des jeunes de 1 an. Le rapprochement des sexes n'aura lieu que plus tard (mi-décembre-janvier) après une phase de «pré-rut» où les mâles déambulent, associés entre eux et avec 1 ou plusieurs jeunes (AESCHBACHER, 1978; ALADOS, 1985).

Durant le rut, outre les groupes mixtes caractéristiques de cette période, on note la plus grande fréquence de petites nurseries et de groupes de femelles seules ou accompagnées d'1 ou 2 individus, ce qui globalement, maintient une même moyenne pour la taille des groupes.

L'hivernage proprement dit, de janvier à avril-mai, offre des modalités variées de regroupement suivant les disponibilités écologiques du domaine vital (RAYE, 1994). La tendance générale est à la réduction des groupes familiaux, initialement dominés par les grands regroupements (moyenne = 30 individus), puis se dispersant dès avril, parallèlement à la stratégie d'agrégation sur des placettes déneigées (cf. Bargy).

Ainsi, si la taille moyenne des groupes reste globalement de même niveau selon les saisons, la répartition des animaux dans des groupes de composition et de fonctionnalité différentes, montre des séquences très tranchées au cours de l'année.

3. - DISCUSSION

3.1. TRAITS SOCIAUX CARACTÉRISTIQUES DE L'ESPÈCE

- La ségrégation des sexes est affirmée dans les 6 populations étudiées, hors période de rut, en conformité avec les dates précisées par NIEVERGELT, 1974; SCHALLER, 1977; ALADOS, 1985; GAUTHIER *et al.*, 1991 (fig. 7). On peut toutefois noter la situation particulière de Champagne à la repousse de l'herbe en avril, où la présence de groupes mixtes est expliquée par un recouvrement de leur niche écologique à cette époque plutôt qu'à un regroupement social (FRANCISCI *et al.*, 1985).

- La grégarité de l'espèce *Capra ibex* est marquée; elle est particulièrement importante pour les groupes de mâles où il apparaît un gradient tout à fait parallèle à la densité des animaux: ainsi les plus forts regroupements de mâles sont notés à Prariond où la population est la plus dense, et non en Maurienne où l'effectif total est le plus fort. La grégarité est maximale au mois de juillet, où l'on a probablement la meilleure adéquation entre la disponibilité alimentaire (floraison intense; épiaison) et le comportement de recherche alimentaire intense pour la constitution des réserves graisseuses. A cette époque, les groupes peuvent agréger jusqu'à la moitié de la population totale du site. Notons toutefois que ces groupes ne constituent pas un rassemblement social stable: le suivi des individus marqués a

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

montré la variation d'association de ces individus dans le temps et les différences de stratégies individuelles d'utilisation de l'espace. Ainsi, à Prariond, les individus régulièrement rassemblés en été proviennent de 6 sites d'hivernage différents (GAUTHIER *et al.*, 1989).

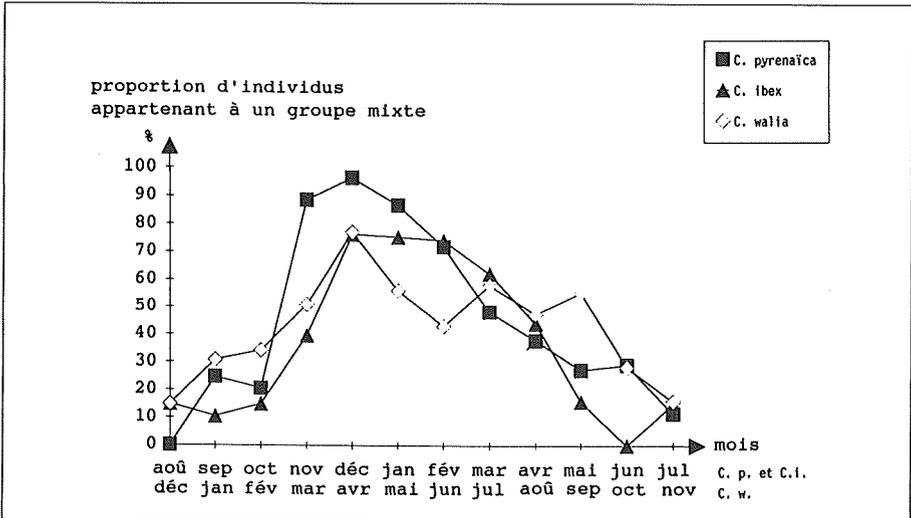


FIG. 7 - Rapprochement des sexes chez trois espèces de *Capra* en fonction du mois (d'après NIEVERGELT, 1974 et ALADOS, 1985).

Les regroupements sociaux apparaîtraient ainsi plus déterminés par un aspect fonctionnel que par une causalité éthologique (filiation, ontogenèse sociale); les bouquetins rejoignent les groupes dont l'activité leur convient: aire d'alimentation, de repos, etc (LOTT et MINTA, 1983). La cohésion ou la dispersion est ensuite modulée par l'évolution saisonnière ou climatique (GEIST, 1974), notamment pour l'assouvissement des besoins alimentaires.

Par ailleurs, le fait que cette grégarité soit plus marquée chez les mâles que chez les femelles oppose le bouquetin aux autres ongulés sauvages européens, où le regroupement des individus est plutôt lié à une organisation sociale matriarcale. Cela implique en corollaire une absence de territorialité des mâles bouquetins, traduite par l'existence d'un «rut collectif» (AESCHBACHER, 1978), et une grande richesse du répertoire comportemental lié aux actes de dominance/subordination (SCHALLER, 1977).

- Les relations mère-petit sont beaucoup moins serrées chez le bouquetin que chez l'isard (BOUSSES et CORNAIRE, 1982) ou le chamois (KRÄMER, 1969): l'isolement des femelles reproductrices après la mise-bas semble fugace, les couples mère-petit pouvant intégrer rapidement des nurseries où les cabris entretiennent des interactions sociales entre eux, avec une distance mère-cabri périodiquement relâchée.

- L'évincement des jeunes de 1 an semble temporaire, avec leur réintégration des groupes familiaux 2 mois après les mises-bas. Pour les populations à faible accroissement où une bonne partie des femelles n'est pas reproductrice, l'isolement des jeunes de 1 an, voire des mâles de 2-3 ans, est même peu marqué. La signifi-

tion de ce trait social est sans doute à rapprocher de l'absence de territorialité des mâles, contrairement au chamois où les éterlous effectuent une recherche active et individuelle de nouveaux territoires (PÉPIN *et al.*, 1991).

L'association familiale femelle-cabri-jeune semble donc prolongée chez le bouquetin par rapport au chamois ou au mouflon; elle est temporairement interrompue au moment des mises-bas où s'exerce une compétition intraspécifique (soins alimentaires et corporels intensifs aux nouveaux-nés).

3.2. TRAITS SOCIAUX DIVERGENTS ENTRE LES SIX POPULATIONS ÉTUDIÉES

3.2.1. *Influence de la densité*

L'agrégation en groupes de taille importante semble corrélée à la densité de la population, pour les mâles plus particulièrement (voir Prariond-Sassière par rapport à Modane; Bargy par rapport à Champagny-Peisey ou Belledonne). RICHARD-HANSEN *et al.* (1992) soulignent que la formation des groupes de grande taille est d'autant plus probable que la perception des congénères entre eux est facilitée, soit par la densité, soit par l'ouverture du milieu.

3.2.2. *Influence de la dynamique de population*

La composition des groupes familiaux s'avère très influencée par la proportion de femelles reproductrices, qui varie du simple au double entre les populations anciennes à effectif stabilisé et à taux de reproduction minimum (entre 0,4 et 0,5 cabri/femelle/an) et les populations en pleine ascension démographique (entre 0,8 et 1 cabri/femelle/an) (GAUTHIER *et al.*, 1991).

Un critère significatif apparaît être le regroupement des jeunes de 1 an: dans la population ancienne, ils sont plutôt dispersés au sein de groupes familiaux; leur évincement serait moindre dans la mesure où ils peuvent rester avec leur mère non reproductrice pour l'année en cours; alors que dans les populations en pleine ascension démographique, ils s'associent entre eux accompagnés par d'autres individus, probablement du fait de leur évincement temporaire des groupes reproducteurs, et de leur nombre proportionnellement plus élevé dans la population.

Un deuxième critère est la fréquence des nurseries (groupe comprenant plus de cabris que de femelles) caractéristique des populations à fort taux d'accroissement.

3.2.3. *Population en colonisation naturelle*

La population de Prariond-Sassière présente une organisation sociale particulière, essentiellement centrée autour des groupes de mâles d'effectif élevé. Or, elle constitue la frange colonisatrice de la population du massif du Grand Paradis. Cela illustre les mécanismes d'implantation du bouquetin sur de nouveaux territoires, qui apparaissent lents et graduels (NIEVERGELT, 1966; GAUTHIER et VILLARET, 1990). Ce sont en effet les mâles plus âgés qui s'agrègent d'année en année plus nombreux sur les mêmes lieux d'estive, en retournant dans leur secteur d'origine par de véritables migrations annuelles. Il n'y a pas une stratégie d'expansion individuelle comme pour le chamois ou le chevreuil. Les femelles n'interviendraient probablement pas en première intention dans ce processus de colonisation, mais seulement ultérieurement en assurant un auto-recrutement par la production de groupes familiaux.

3.2.4. Influence de l'ancienneté de la population

Pour les populations les plus récentes, il est apparu une certaine ressemblance dans la distribution de fréquence de tailles des groupes de mâles et des groupes de femelles, alors qu'elle s'en démarque nettement dans les populations anciennes.

Par ailleurs, l'organisation sociale de la population de Belledonne, réintroduite 4 ans avant le début de l'étude, a révélé des associations de classes de sexe et âge réduites, avec une dominance des individus isolés ou avec seulement 1 ou 2 accompagnants, ou encore avec une attirance réciproque des individus de même catégorie, et ce malgré un effectif total important.

Il semble donc que la socialisation soit encore primitive dans ce cas, avec 7 types de groupes absents sur les 20 définis pour cette étude. La poursuite des relevés sur ce site devrait nous permettre d'étudier l'évolution de l'organisation sociale en fonction de l'ancienneté de la population (ontogenèse de la socialisation).

CONCLUSION

Cette étude reposant sur un nombre important d'observations a conduit à utiliser des méthodes de traitement de données permettant de s'affranchir des classements *a priori* des différentes classes d'âge et de sexe. Le traitement multivarié bénéficiant d'un haut degré de signification a apporté une typologie des groupes mettant en exergue la grégarité des mâles.

Ce trait distingue le Bouquetin des Alpes des autres ongulés français de montagne, et implique des relations sociales où la territorialité est peu influente.

Un autre trait spécifique au Bouquetin des Alpes concerne le rapport entre les femelles et leurs petits : les cabris manifestent précocément une relative indépendance spatiale vis-à-vis de leur mère en se réunissant au sein de nurseries. Les jeunes de 1 an quant à eux sont évincés lors de la période de mise-bas par les femelles reproductrices, alors qu'ils peuvent continuer à côtoyer les femelles non reproductrices, puis réintègrent les groupes familiaux au bout de quelques mois avec également d'autres jeunes animaux de 2-3 ans. Aussi, suivant le taux de reproduction qui varie de 0,4 cabri/femelle/an dans les populations anciennes à effectif stabilisé, jusqu'à 1 dans les populations réintroduites en milieu vierge favorable, ces jeunes de 1 an interviennent-ils de façon très différenciée suivant les populations.

Les autres facteurs modifiant le plus le type de regroupement des individus entre eux sont la densité et l'ancienneté de la population. En particulier, l'organisation sociale de la population la plus récente (4 ans) s'est révélée primitive : il sera extrêmement intéressant de suivre l'ontogenèse de la sociabilité, par le suivi de populations comme Belledonne-Sept Laux au cours des 10 ans suivant leur réintroduction.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AESCHBACHER (A.), 1978. - Das Brunftverhalten des Alpensteinwildes. Eine ethologische Beschreibung des Fortpflanzungsverhaltens des Alpensteinwildes (*Capra ibex ibex* L.). Erlench, Zürich.
- ALADOS (C.L.), 1985. - Group size and composition of the Spanish Ibex (*Capra pyrenaica* Schinz) in the Sierras of Cazorla and Segura. In: The Biology and Management of Mountain Ungulates, Lovari, S. (ed.). Croom-Helm, London, pp. 134-147.
- BARRETTE (C.), 1991. - The size of axis deer fluid groups in Wilpattu national park, Sri Lanka. *Mammalia*, 55: 207-220.
- BERDUCOU (C.) et BOUSSES (P.), 1985. - Seasonal grouping patterns of a dense population of chamois in the western Pyrenees National Park, France. In: The Biology and Management of Mountain Ungulates, Lovari, S. (ed.). Croom-Helm, London, pp. 166-175.
- BOUSSES (P.) et CORNAIRE (S.), 1982. - L'ontogenèse du comportement du jeune isard. D.E.A., Université Paul Sabatier, Toulouse.
- BOUVIER (M.), 1986. - Réintroduction des bouquetins dans le Parc national des Ecrins en 1977. Rapport du Programme national de recherche sur le bouquetin. - Chambéry: Parc national de la Vanoise; Gap: Parc national des Ecrins. - 11 p.
- CHOISY (J.P.), 1986a. - La population de Bouquetin des Alpes (*Capra ibex* L.) du massif du Grand Perron des Encombres (Savoie). Rapport du Programme national de recherche sur le bouquetin. - Chambéry: Parc national de la Vanoise. - 38 p.
- CHOISY (J.P.), 1986b. - La population de Bouquetin des Alpes (*Capra ibex* L.) du massif des Cerces (Hautes-Alpes). Rapport du Programme national de recherche sur le bouquetin. - Chambéry: Parc national de la Vanoise; Gap: Parc national des Ecrins. - 14 p.
- CLUTTON-BROCK (T.H.), GUINNESS (F.E.) et ALBON (S.D.), 1982. - Red deer. Behavior and ecology of two sexes. Chicago: University of Chicago Press. - 378 p.
- COUTURIER (M.), 1962. - Le Bouquetin des Alpes. - Grenoble: Arthaud. - 1564 p.
- FAURE (E.), 1993. - Marquage optique de bouquetins et de chamois à l'aide de bagues auriculaires dans le Parc national de la Vanoise. Dans: Actes du Symposium sur les techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages; Mèze; 20 au 22 mars 1990. - p. 303.
- FRANCISCI (F.), FOCARDI (S.) et BOITANI (L.), 1985. - Male and female Alpine ibex: phenology of space use and herd size. In: The Biology and Management of Mountain Ungulates. Lovari S. (ed.), Croom-Helm, London, pp. 124-133.
- GAUTHIER (D.), 1986. - Les populations de bouquetins du Parc national de la Vanoise: population autochtone de Maurienne, population réintroduite de Champagny-Peisey et colonisation de Prariond-Sassière. Rapport du Programme national de recherche sur le Bouquetin. - Chambéry: Parc national de la Vanoise. - 65 p.
- GAUTHIER (D.) et VILLARET (J.C.), 1990. - Réintroduction d'une espèce protégée: le Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*. Supplément 5: 97-120.
- GAUTHIER (D.), BOUVIER (M.), CHOISY (J.P.), ESTEVE (R.), MARTINOT (J.P.), MICHALLET (J.), TERRIER (G.) et VILLARET (J.C.), 1990. - Bilan sur le statut du bouquetin dans les Alpes françaises en 1986. Dans: Actes de la Conférence internationale «Le Bouquetin des Alpes: réalité actuelle et perspectives»; 17-19 septembre 1987; Valdieri (Cuneo-Italie) / ed. par T. Balbo et al. - p. 25-37.
- GAUTHIER (D.), MARTINOT (J.P.), CHOISY (J.P.), MICHALLET (J.), VILLARET (J.C.) et FAURE (E.), 1991. - Le Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, suppl. 6: 233-275.
- GEIST (V.), 1974. - On the relationships of ecology and behaviour in the evolution of ungulates: theoretical considerations. In: The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management, Geist, V. & Walther, F. (eds.). - p. 235-246. - (Publ. UICN; n° 24).
- GONZALEZ (G.), 1982. - Eco-éthologie du bouquetin en Sierra de Gredos. *Acta biologica Montana*, 1: 177-215.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

- HILLMAN (J.C.), 1987. - Group size and association patterns of the common eland (*Tragelaphus oryx*). *J. Zool.* London, 213: 641-663.
- KRÄMER (A.), 1969. - Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gems-population der Alpen. *Z. Tierpsychol.*, 26: 889-964.
- LOTT (D.F.) et MINTEA (S.C.), 1983. - Random individual association and social group instability in American bison (*Bison bison*). *Z. Tierpsychol.*, 61: 153-172.
- MICHALLET (J.) et GRAND (B.), 1986. - Statut du bouquetin en France: massif de Belledonne-Sept Laux. Rapport du Programme national de recherche sur le bouquetin. - Chambéry: Parc national de la Vanoise; Grenoble: Office national de la chasse. - 32p.
- MICHALLET (J.), 1991. - Inventaire des populations de Bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex* L.) en France. *Bull. mens. de l'Office national de la chasse*, 159: 20-27.
- NIEVERGELT (B.), 1966. - Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum. Ein oekologischer Vergleich. *Mammalia depicta*, Hambourg et Berlin.
- NIEVERGELT (B.), 1974. - A comparison of rutting behaviour and grouping in the Ethiopian and Alpine Ibex. In: *The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management*, Geist, V. & Walther, F. (eds.). - p. 324-340. - (Publ. UICN; n° 24).
- PÉPIN (D.), GONZALEZ (G.) et BON (R.), 1991. - Le chamois et l'isard. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Suppl. 6: 111-153.
- 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 nation. Vanoise*, XVIII.
- RICHARD-HANSEN (C.), GONZALEZ (G.) et GÉRARD (J.F.), 1992. - Structure sociale de l'isard (*Rupicapra pyrenaïca*) dans trois sites pyrénéens. *Gibier Faune Sauvage*, 9: 137-149.
- SCHAAL (A.), 1982. - Influence de l'environnement sur les composantes du groupe social chez le daim (*Dama dama*). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36: 161-174.
- SCHALLER (G.B.), 1977. - *Mountain Monarchs*. - Chicago: Chicago University Press.
- TERRIER (G.), 1986. - Histoire naturelle, éléments de démographie et biotope de la population de Bouquetins des Alpes (*Capra ibex* L.) du Parc national du Mercantour. Rapport du Programme national de recherche sur le bouquetin. - Chambéry: Parc national de la Vanoise; Nice: Parc national du Mercantour. - 39p.
- TERRIER (G.) et al., 1994. - Approche comparative des modalités d'occupation de l'espace par les populations de bouquetins (*Capra ibex* L.) des Alpes françaises. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, XVIII.
- VILLARET (J.C.) et ESTEVE (R.), 1986. - Bilan de la réintroduction du bouquetin en Haute-Savoie. Rapport du Programme national de recherche sur le bouquetin. - Chambéry: Parc national de la Vanoise; Annecy: DDAF. - 72p + annexes.
- VILLARET (J.C.), 1987. - Approche bio-climatologique et géomorphologique des sites à bouquetin dans les Alpes françaises. Rapport du Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes. - Chambéry: Parc national de la Vanoise.
- VILLARET (J.C.) et BON (R.), 1994. - Social and spatial segregation in Alpine ibex (*Capra ibex*) in Bargy, French Alps. *Ethology* (sous presse).

(Reçu pour publication, juillet 1993)

RELATIONS DE DOMINANCE-SUBORDINATION CHEZ LE BOUQUETIN DES ALPES (*Capra i. ibex L.*)

par Carole MONGAZON⁽¹⁾ et Dominique GAUTHIER⁽¹⁾

Introduction	126
I. — Matériel et méthodes	127
II. — Répertoire comportemental fonctionnel du Bouquetin des Alpes - actes sociaux ...	129
III. — Analyse des suivis individuels journaliers	131
IV. — Discussion	139
Conclusion	143
Références bibliographiques	144
Planches	146

Résumé. - Un répertoire des actes impliquant deux individus au moins (actes sociaux) a été établi pour le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) à partir d'observations réalisées dans le Parc national de la Vanoise. Les items ont été regroupés en quatre catégories : agression directe (9 actes), agression indirecte (12 actes), subordination (7 actes), actes initiateurs de comportements collectifs (11 actes).

La mise en œuvre de ces actes a été étudiée hors période de rut, grâce à 38 séquences de suivi en continu d'individus-cibles. Le dépouillement des données de durée, nombre et nature des actes a permis de différencier les femelles adultes, qui n'ont jamais été impliquées dans des comportements pseudo-agonistiques ou initiateurs d'activités collectives, des autres catégories de sexe et d'âge. Les jeunes individus sont les plus actifs, ils utilisent plutôt des actes primitifs comme «donner un coup de corne»; les cabris femelles subissent souvent des situations de subordination. Les mâles adultes émettent avec une grande efficacité hiérarchique des actes agonistiques indirects («ritualisés»).

Les séquences agonistiques sont majoritairement dirigées vers des individus de classe immédiatement inférieure. Les séquences pseudo-agonistiques jouent probablement un rôle important d'ajustement quotidien des individus entre eux, à faible coût énergétique.

Mots-clés. - Bouquetin des Alpes - Comportement - Dominance - Subordination - Répertoire des actes.

Abstract. - A behavioural study on Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) was carried out in Vanoise national Park during may-july 1989. A repertory of social patterns was set: agonistic acts were shared in direct aggression (9 acts), indirect aggression (12 acts), subordination (7 acts) and acts initializing collective behaviour (11 acts).

(1) Laboratoire départemental d'analyses vétérinaires de la Savoie, 321, chemin des Moulins, F-73000 CHAMBERY.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

An analysis of the recorded data (time, number, typology) showed that:

- Adult males interacted more frequently than adult females. Both sexes greatly differed in their expression of aggressivity: males used more indirect acts (ritualized patterns) and female more direct primitiv acts (for example «give a horn pain»). Females never used pseudoagonistic behaviour.
- Yearlings and kids involved more frequently in acts of direct aggression as well as pseudoagonistic acts.
- Agonistic interaction tended to reach rather slightly less aged-animals; though aggression acts were of daily occurrence, none of the animals get injured: these acts, especially those involved in ritualized patterns, appeared to be an economical way of readjusting the social order within the population.

Key-words. - Alpine ibex - Behaviour - Dominance - Subordination - Ethogramme.

INTRODUCTION

Le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) est une espèce essentiellement grégaire, mais mâles et femelles vivent séparés la majeure partie de l'année (COUTURIER, 1962). Ils se regroupent en hardes au sein desquelles les distances interindividuelles sont faibles. Ces hardes constituent des groupes sociaux vrais répondant à la définition de GRASSE (1981): «animaux rassemblés par des facteurs spécifiques émanant de leurs congénères; chaque individu exerce sur les autres membres du groupe (ou dans les sociétés populeuses sur les plus proches d'entre eux) des stimulations spécifiques et reçoit d'eux des stimuli non moins spécifiques». Comme pour tous les ongulés grégaires, la cohésion des groupes et le partage des ressources alimentaires et spatiales vont de pair avec l'existence d'un ordre hiérarchique qui met en jeu des relations de dominance-subordination.

A propos de ces dernières, la littérature s'attarde surtout sur le rut qui en offre les manifestations les plus spectaculaires: le répertoire des actes en a été établi par HAINARD (1953), AESCHBACHER (1978), ALADOS (1984), GAUTHIER (1989). Mais COUTURIER (1962) signale qu'à l'inverse des autres ongulés, il s'agit le plus souvent «d'escarmouches, de défis passagers ou bien de coups de cornes isolés, ... ce sont des luttes de prestige... manquant de conviction... sans aucune commune mesure avec l'âpreté et la violence que l'on observe chez le chamois». Leur signification est précisée par AESCHBACHER (1978): cet auteur est le premier à parler de «rut collectif» pour le Bouquetin des Alpes; pour lui, «la position hiérarchique est généralement déterminée par les interactions qui ont eu lieu tout au long de l'année». Ainsi la période hors rut apparaît-elle déterminante pour analyser les phénomènes de dominance-subordination, bien qu'étant moins spectaculaire que la période des pariades. Toutefois nous ne disposons pas d'études réalisées durant cette période qui puisse illustrer ce constat.

Aussi les comportements sociaux hors période de rut ont-ils fait l'objet de premières investigations dans le cadre du Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes. Nous avons pour cela choisi d'étudier la population ancienne de Maurienne (Parc national de la Vanoise - Savoie) qui est réputée présenter l'organisation sociale la plus élaborée (GAUTHIER *et al.*, ce volume).

Dans un premier temps, un répertoire comportemental fonctionnel de l'espèce a été défini. Nous en extrayons pour le présent article les actes relatifs aux relations de dominance-subordination.

Dans un second temps, grâce à des suivis individuels réalisés sur une période de deux mois, nous nous sommes attachés à quantifier ces actes par classes d'âge et de sexe, pour déterminer leur importance au regard des autres comportements, et pour analyser leur signification : quels sont les plus utilisés, par qui, et avec quelle efficacité ?

I. - MATÉRIEL ET MÉTHODES

A) ÉTABLISSEMENT DU RÉPERTOIRE DES ACTES

Le répertoire des actes a été établi à partir des observations de terrain et des relevés filmographiques (caméra-vidéo avec téléobjectif 150), réalisés sur la population de Maurienne. Chaque item a été ramené à un verbe d'action ; les définitions se réfèrent aux répertoires établis pour différents caprinés par HAINARD (1953), COUTURIER (1962), SHANK (1972), WALTHER (1974), SCHALLER (1977), AESCHBACHER (1978), ALADOS (1984, 1985, 1986), ALADOS et ESCOS (1987), ou pour d'autres ongulés (KRÉMER, 1969 ; DARDAILLON, 1980 ; GONZALEZ, 1984 ; LOVARI, 1985 ; DARDAILLON et TEILLAUD, 1987).

Nous avons ainsi distingué les **comportements auto-centrés** (53 actes pour le bouquetin adulte), des **comportements sociaux** ; ces derniers, définis comme intéressant au moins deux individus, incluent, d'une part, les interactions de type agonistique (30 actes), établissant de façon visible un dominant et un dominé vis-à-vis d'une ressource : emplacement, nourriture, congénère ; et d'autre part, les interactions qualifiées de ludiques et pseudo-agonistiques (15 actes supplémentaires) qui n'apportent aucune relation hiérarchique visible. Par ailleurs, tous les actes liés à la reproduction ont été décrits spécifiquement : ils comprennent le rut (outre les actes agonistiques déjà décrits, 30 items supplémentaires ont été définis) et les comportements maternels (14 actes).

B) RELEVÉS COMPORTEMENTAUX SUR INDIVIDUS-CIBLES

Dans le cadre des travaux de D.E.A. (Diplôme d'études approfondies) de Carole MONGAZON (1989), il a été ensuite étudié la mise en œuvre de ces actes dans les relations interindividuelles en effectuant des séquences de relevés du 17 mai au 15 juillet 1989 sur la population de bouquetins de Haute-Maurienne (Savoie - France).

Il s'agit d'une population autochtone protégée depuis 1963, date de la création du Parc national de la Vanoise ; elle comprend entre 600 et 700 individus et semble être parvenue à un état de stabilité démographique (pour plus de renseignements, voir GAUTHIER, 1986 ; GAUTHIER et VILLARET, 1990). Les groupes sociaux sont décrits par GAUTHIER et *al.* (ce volume) comme présentant généralement une grande taille et une composition variée : *preferendum* pour les groupes de 5 à 25 et 35 à 60 chez les mâles ; pour les groupes de 15 à 25 et 30 à 35 chez les femelles.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Trois classes d'âge ont été distinguées chez les mâles et les femelles : cabris, jeunes de 1 an et adultes. Toutefois, ces définitions étaient ambiguës dans la mesure où la période des naissances était comprise dans le temps de l'étude : en effet, la majorité des mises-bas a lieu durant le mois de juin dans cette population (extrêmes 28 mai / fin juillet). Aussi avons-nous retenu comme critère : l'âge des individus au début de l'étude, et maintenu la même appellation par la suite. Les « cabris », nés en 1988, ont entre 11 et 13 mois ; les « éterlous et éterles », nés en 1987, ont entre 23 et 25 mois ; les « adultes » sont âgés de plus de 35 mois. Parmi ces derniers, nous avons distingué, selon des critères de taille, développement des masses musculaires et longueur des cornes (COUTURIER, 1962 ; GIACOMETTI, 1988 ; MICHALLET *et al.*, 1994), les catégories suivantes : femelles de 3^{ème} année, femelles âgées ; mâles de 3 et 4^{ème} année, mâles de 5^{ème} à 9^{ème} année, vieux mâles.

Nous référant à ALTMANN (1974) (tabl. I), nous avons choisi pour observer les comportements sociaux une méthodologie polyvalente permettant une quantification en fréquence et durée : il s'agit de relevés d'actes sur des individus-cibles, suivis en continu durant une plage de temps fixe (une journée entière), grâce à des optiques adaptées évitant de s'approcher des animaux (jumelles et longue-vue). Chacun des actes observés est décrit oralement au magnétophone avec indication des individus récepteurs ; le dépouillement des enregistrements permet d'ajouter la notion de temps (heure de début et de fin de chaque acte).

Méthode d'échantillonnage	Nature du relevé	Usages recommandés
<i>Ad Libitum</i>	Etats & actes	Première approche heuristique ; relevés d'actes rares mais significatifs
Matrice sociométrique (<i>Sociometric Matrix Completion</i>)	actes	asymétrie au sein de couples émetteurs-récepteurs
Individu-cible (<i>Focal-Animal</i>)	Etats & actes	Suites séquentielles ; budget-temps ; taux, durées ; relations aux plus proches voisins
Relevés exhaustifs de certains comportements définis	Actes surtout	Simultanités ; taux
Séquences	Etats & actes	Suites séquentielles
Présence - absence	Etats surtout	(non défini)
Méthode focale (photographie éthologique d'un groupe à un instant t) (<i>Instantaneous and Scan</i>)	Etats	Budget-temps ; simultanités ; sous-groupes

TABLEAU I - Méthodes de relevé du comportement et leurs conditions d'emploi, d'après ALTMANN (1974).

Les observations commençaient entre 6h15 et 7h30 (en fonction du temps initial de recherche des bouquetins) et s'achevaient entre 17h30 et 18h30. Cinquante-deux bouquetins ont été suivis pour échantillonner successivement les différentes catégories de sexe et d'âge telles que définies ci-dessus. Les groupes de mâles ont été suivis sur les lieux-dits « le Barbier » (commune de Villarodin - le Bourget) et « l'Arpont » (commune de Termignon) ; les groupes de femelles et jeunes sur les lieux-dits « Aiguille Doran » et « col de la Masse » (commune de Villarodin - le Bourget). Compte tenu des difficultés de suivi en milieu naturel, 14 séquences de relevés ont subi des interruptions d'observations (mauvaises conditions météorolo-

giques, dérangements touristiques, déplacements des animaux dans des sites inaccessibles) et nous n'avons pu retenir que 38 observations complètes d'individus de 7h00 à 17h30, soit 399 heures de relevé comportant 305 séquences d'actes agonistiques.

II. - RÉPERTOIRE COMPORTEMENTAL FONCTIONNEL DU BOUQUETIN DES ALPES - ACTES SOCIAUX (cf. Planches)

A) LES INTÉRACTIONS AGONISTIQUES

Elles révèlent de façon claire et immédiate à l'observateur une relation de dominance vis-à-vis d'une ressource.

1) Actes d'agression directe

a) Items de menace

- «**présenter-secouer les cornes**» : secouer la tête vers le bas ou sur le côté en pointant les cornes vers l'opposant.

- «**charger**».

- «**pourchasser**» l'opposant qui s'enfuit.

- «**cabrer**» devant l'opposant, face à l'adversaire ou légèrement de profil.

b) Affrontements

- «**mouvement de corner**» en direction de l'adversaire sans le toucher.

- «**donner un coup de corne**» avec la partie convexe des cornes chez les mâles adultes, avec le bout chez les femelles et les jeunes mâles. Pour les animaux en position parallèle, mouvement de la tête sur le côté pour atteindre le cou de l'adversaire; pour les animaux placés perpendiculairement, coup porté droit au flanc ou à la cuisse; pour les animaux l'un derrière l'autre, corner à la croupe; pour les animaux l'un au-dessus de l'autre et face à face, corner à la tête celui qui est dessous.

- «**pousser**» le partenaire, soit avec le front contre la croupe ou l'épaule; soit épaule contre épaule.

- «**pousser-corner**», les quatre pattes au sol. Les partenaires entrecroisent leurs cornes et se repoussent: d'abord il y a engagement en frappant les cornes (corps face à face ou perpendiculaires); puis pousser avec tous les angles possibles en fonction des appuis et de la progression (de la position face à face, à la position parallèle).

- «**cabrer-corner**» : se dresser sur les postérieurs et plonger sur les cornes de l'adversaire, de face ou de côté. Cet acte peut être «unilatéral»: l'agresseur seul se cabre, l'agressé pare le coup avec ses cornes. Ou «synchrone»: les deux adversaires se cabrent et se laissent tomber en même temps pour entrechoquer leurs cornes, de face ou de côté.

2) Actes d'agression indirecte (sans combat)

- «**arriver parallèle**» : l'animal dominant se place parallèlement à son partenaire et, par cet acte, fait se déplacer un animal en activité ou se lever un animal au repos.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

- «**gratter le sol avec sa patte**» (patte antérieure) devant un congénère ; les actes «**présenter des cornes**» ou «**poser la patte antérieure sur le corps du congénère**» lui sont quelquefois associés, de même qu'une expulsion violente d'air par le nez avec une sonorité grave (pfffrt).

- «**menacer par la stature, parader**», démonstration latérale: l'animal dominant se présente de profil, dos voûté, cou gonflé, et regarde son partenaire.

- «**parader avec déplacement**»: l'animal adopte la posture précédemment décrite, contourne son partenaire et vient se placer devant lui pour lui bloquer le passage. La queue peut être relevée, les oreilles légèrement en arrière; peut quelquefois être accompagné d'une érection. Il existe ce même comportement accompagné d'un ébrouement après s'être uriné sur le poitrail et la tête.

- «**présenter les cornes**» tête baissée, l'animal s'immobilise, les épaules sont voûtées, le cou gonflé; la queue peut être relevée.

- «**sucer son pénis**» devant le partenaire.

- «**comportement de cour**»: cornes renversées sur la nuque, cou étiré, position fléchie, queue relevée.

- «**poser le menton sur un partenaire**», le plus souvent sur la croupe lorsqu'il y a abord par derrière, mais aussi sur le dos et l'épaule s'il y a abord latéral du partenaire.

- «**chevaucher**»: le dominant place ses pattes antérieures de part et d'autre du flanc du dominé, sa queue est légèrement relevée, les oreilles droites. Les deux partenaires peuvent se déplacer ainsi sur plusieurs mètres.

- «**uriner**» après avoir pris la place d'un autre individu, souvent suivi d'un coucher.

- «**frotter sa face contre le sol**».

3) Actes de subordination (en réponse aux items précédents)

- «**indifférence**», pas de modification décelable de son activité.

- «**céder sa place**» de repos, de pâturage, ...et s'éloigner en marchant.

- «**brouter**»: l'animal se met à brouter ou change brusquement d'activité: acte de substitution traduisant une situation de conflit.

- «**détourner la tête**».

- «**reculer**», mouvement de retrait brusque.

- «**fuir**» en marchant rapidement ou en courant.

- «**éviter**»: modification de l'occupation spatiale ou du déplacement destinée à maintenir une certaine distance avec un dominant.

B) LES INTERACTIONS PSEUDO-AGONISTIQUES

On retrouve ici tous les actes rencontrés au cours des interactions agonistiques avec ou sans affrontements, à la différence que ceux-ci ne débouchent pas sur un résultat de dominance-subordination décelable par l'observateur (DARDAILLON, 1980).

Ces comportements pseudo-agonistiques sont notamment observés lors des séquences où les partenaires sont alternativement dominants et dominés. Par exemple, au cours de «**joutes**», les deux adversaires s'échangent leur emplacement à plusieurs reprises, alors que l'animal situé au-dessus de son partenaire a généralement l'initiative des actes d'affrontement directs. On classe également dans cette catégorie les séquences faisant intervenir simultanément plus de 2 individus sans que l'un d'eux se détache particulièrement.

RELATIONS DE DOMINANCE-SUBORDINATION

C) LES ACTES INITIATEURS DE COMPORTEMENTS COLLECTIFS

Ce sont des actes de sollicitation d'un partenaire, ou des actes déclenchant un comportement effectué simultanément par un groupe d'individu.

Au sein des groupes de mâles et durant l'été, nous avons noté deux séquences d'émission intense de ces actes: le matin en transition entre le pâturage et le repos-rumination (vers 9 heures environ) et surtout l'après-midi une fois le repos achevé, avant de descendre pour s'alimenter (vers 16-17 heures) (données non publiées).

- «**sentir**» les genitalia, l'épaule, le museau ou la joue d'un congénère.
- «**décher**» le museau, la joue, les yeux, la base des cornes ou le cou d'un congénère.
- «**frotter**» doucement le front et la base des cornes sur un congénère.
- «**pousser avec le museau**» au niveau de la croupe ou du cou.
- «**solliciter avec la patte antérieure**» : si les partenaires sont face à face, avancer la patte vers l'autre ; si l'individu récepteur est couché, poser sa patte sur son dos.
- «**se cabrer**» devant un ou plusieurs congénères en guise d'invite au jeu. Cet item se retrouve dans les comportements agonistiques.

- «**courir**».
- «**tourner sur soi-même**».
- «**sauter sur place**».
- «**se cabrer en pivotant sur soi-même**» ou «valse».
- «**glisser - volte face**» par un coup de rein, accompagné de mouvements des oreilles, agitation de la tête et frétillement de la queue.

Ces items sont souvent accompagnés par un sifflement nasal aigu.

On peut également rencontrer tous les actes d'alerte sans qu'il y ait motif de danger : «**siffler**», «**agiter la tête**», «**se regrouper**», «**partir en courant**», avec un relevé fréquent de la queue.

III. - ANALYSE DES SUIVIS INDIVIDUELS JOURNALIERS

A) PART RESPECTIVE DES COMPORTEMENTS AUTOCENTRÉS ET DES COMPORTEMENTS SOCIAUX DANS LE BUDGET-TEMPS DES INDIVIDUS SUIVIS

La figure 1 indique le temps consacré aux actes sociaux, au cours des 38 séquences continues d'observation des différentes classes de sexe et d'âge, de 7h00 à 17h30. Nous noterons au préalable que ces données reposent sur les actes moteurs visibles, interprétés comme établissant des relations hiérarchiques entre les individus: ce qui sous-estime probablement la réalité par défaut de perception d'autres formes plus discrètes de relations sociales et de communication; l'appartenance à un groupe à rythme d'activité homogène, la réduction des distances interindividuelles, les phénomènes de «contagion» comportementales, en sont autant d'indices.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Les actes sociaux représentent pour les mâles en moyenne 12,98% de leur budget-temps ($x = 1h22mn\ 12s$ sur $10h30mn$ d'observation, $s.d. = 20mn$, $n = 19$), et pour les femelles en moyenne 6,98% seulement ($x = 44\ mn$ sur $10h30$ d'observation, $s.d. = 29mn\ 49s$, $n = 19$). Nous constatons également que ces comportements sociaux occupent significativement plus de temps chez les jeunes (cabris des deux sexes, éterlous, éterles) que chez les adultes.

Parmi ces actes sociaux, ce sont les comportements que l'on qualifie communément (et improprement) de «ludiques» (affrontements sans issue, démonstrations, sollicitations des partenaires, actes déclenchant des phénomènes de groupes), qui occupent le temps le plus important chez les mâles, et particulièrement chez les jeunes. D'après BOUISSOU (1985) et DARDAILLON (1980), ils permettent un meilleur ajustement de leur comportement à leur environnement et à leurs congénères : durant les «jeux» sociaux, les réactions des partenaires permettent à l'animal de tester et d'apprendre la signification de ses actes moteurs, conséquences et portée.

Si leur fréquence diminue ensuite avec l'âge, elle reste toujours élevée chez les mâles adultes relativement aux actes d'agression proprement dits (c'est-à-dire amenant un avantage de l'un des partenaires vis-à-vis d'une ressource) (fig. 1).

On peut ainsi supposer que ces comportements pseudo-agonistiques, qui offrent un faible coût énergétique, ont un poids important dans l'élaboration et dans le maintien de la hiérarchie chez les mâles : lors de ces «joutes» ou de ces démonstrations (qui peuvent durer plusieurs minutes d'affilée), les individus se mesurent et apprécient sans dommage la force de leur adversaire. Ils pourront par la suite, dans la mesure où ils sont capables de reconnaissance individuelle, modifier leur comportement spatial en conséquence : rester à l'écart, contourner les dominants, déterminer une priorité d'accès à certaines ressources convoitées (salines, aires de repos). De plus, la composition des groupes variant sans cesse dans le temps comme l'ont prouvé les études sur individus marqués (GAUTHIER et VILLARET, 1990), ces séquences pseudo-agonistiques pourraient permettre d'ajuster en permanence la structure sociale du groupe : le «jeu» pourrait jouer un rôle organisateur de la socialisation (GAUTIER, 1982).

Chez les femelles, le fonctionnement social semble très différent. Pour les cabris femelles et éterles, qui sont le plus souvent associés avec des cabris mâles, éterlous et femelles adultes, la différence comportementale liée au sexe n'est pas encore très forte : les actes «ludiques» restent prépondérants. On note toutefois une participation inférieure aux actes sociaux que chez les mâles à âge égal.

Par contre, les femelles ayant acquis leur maturité sexuelle ont un comportement radicalement différent : aucun acte pseudo-agonistique ou initiateur d'activités collectives n'a été relevé chez 7 femelles adultes en $73h30$ d'observation. Seuls des actes agresseur-agressée, représentant en moyenne $2mn\ 52s \pm 1mn\ 56s$ par animal sur $10h30$ de suivi, leur ont été imputés.

B) ACTES AGONISTIQUES

Les comportements agonistiques, c'est-à-dire les actes d'agression directe ou indirecte et les comportements de subordination, représentent une part du budget-temps plus importante chez les jeunes mâles que chez les adultes (revoir fig. 1). Chez les femelles, ils restent approximativement de même niveau selon les différentes classes d'âge (0,6% du budget-temps).

RELATIONS DE DOMINANCE-SUBORDINATION

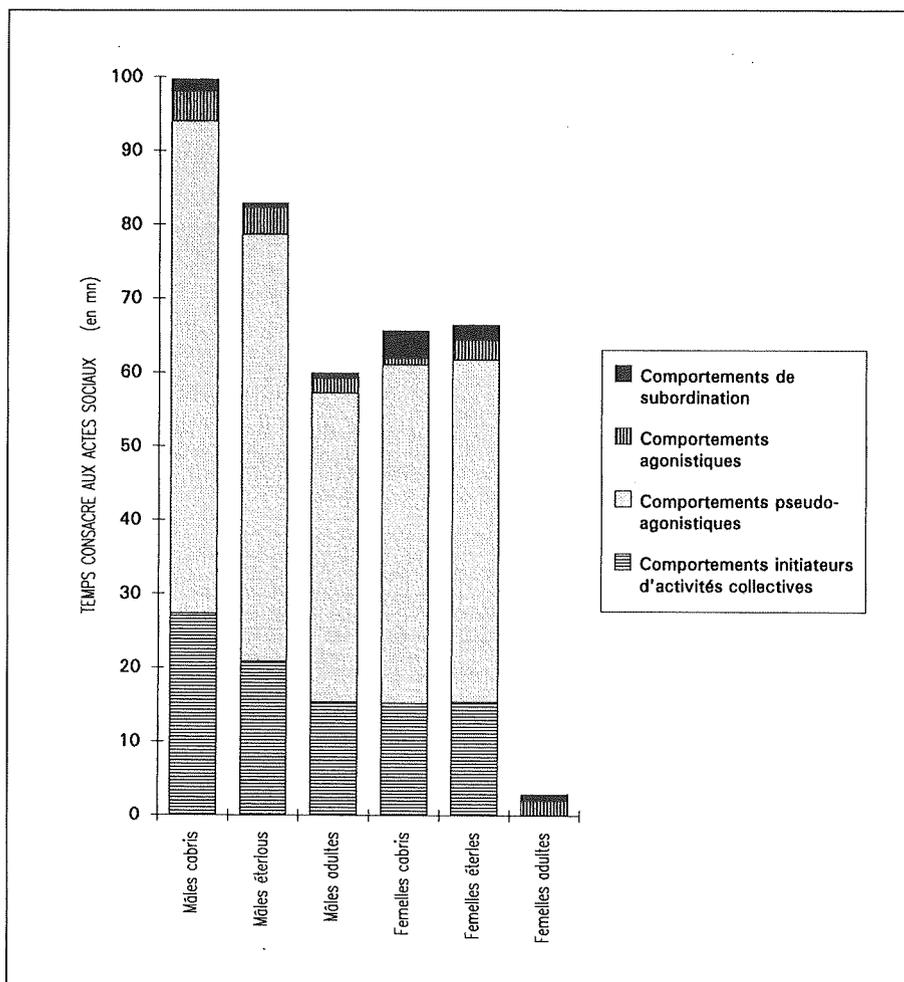


FIG. 1 - Temps consacré aux actes sociaux par différentes catégories de sexe et d'âge de Bouquetin des Alpes (moyenne par individu, sur 10h30 de suivi en continu).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Par contre, le rapport entre le temps consacré aux actes de subordination et celui consacré aux actes de dominance est significativement différent pour les différentes catégories de sexe et âge (tabl. II): les cabris sont plus souvent agressés et évincés des bonnes places. Les jeunes femelles, de corpulence plus petite que leurs congénères, sont particulièrement victimes de ces affrontements hiérarchiques ou d'accès à une ressource.

		MALES			FEMELLES		
		cabris	étiérous	adultes	cabris	étiéres	adultes
		n = 7	n = 6	n = 6	n = 6	n = 6	n = 7
comportements agonistiques	moyenne écart-type	4' 05" ± 2' 10"	3' 40" ± 2' 16"	2' 02" ± 1' 43"	55" ± 52"	2' 46" ± 1' 32"	2' 04" ± 1' 11"
comportements de subordination	moyenne écart-type	1' 33" ± 42"	32" ± 25"	41" ± 54"	3' 43" ± 52"	1' 59" ± 58"	48" ± 46"

TABLEAU II - Temps consacré aux actes d'agression et de subordination chez le Bouquetin des Alpes (moyenne par individu, sur des séquences de suivi en continu de 10h30, effectuées du 17 mai au 15 juillet 1989).

L'examen de la nature et du nombre d'actes émis (tabl. III) permet de préciser notre analyse. L'évolution du nombre respectif des actes d'agression directe, des actes agonistiques indirects et des actes de subordination selon les 6 classes de sexe et d'âge est représentée dans la figure 2. Globalement, plus les animaux sont âgés, moins ils sont engagés dans des relations agonistiques.

		MALES			FEMELLES		
		cabris	étiériou	adultes	cabris	étiéres	adultes
		n = 7	n = 6	n = 6	n = 6	n = 6	n = 7
comportements agonistiques directs	présenter, secouer cornes	2			1		
	pourchasser	3	2		2	2	4
	mouvement de corner			5	3		4
	donner un coup de corne	32	23		5	26	14
	pousser	1	1		2		
comportements agonistiques indirects	arriver parallèle		3	5		1	1
	gratter avec la patte ant	1	4	2		1	
	poser la patte sur parten.	1	3	1		2	
	menacer par la stature	1		1			
	parader avec déplacement					1	
	présenter les cornes	1		5			1
	poser menton sur parten.	1		1			1
	chevaucher	1	6	1	2	3	1
	comportement de cour						2
comportement de subordination	céder sa place	4	1	5	13	5	3
	brouter ou autre acte de substitution	3		2	4	3	1
	détourner la tête			1			
	reculer	7	1		11	1	2
	fuir	8	3		12	8	4
autres réactions	indifférence	4			2	6	2
	riposte	1			1		1

TABLEAU III - Quantification des actes agonistiques émis par le Bouquetin des Alpes lors de 38 séquences de suivi en continu de 10h30, effectuées du 17 mai au 15 juillet 1989.

RELATIONS DE DOMINANCE-SUBORDINATION

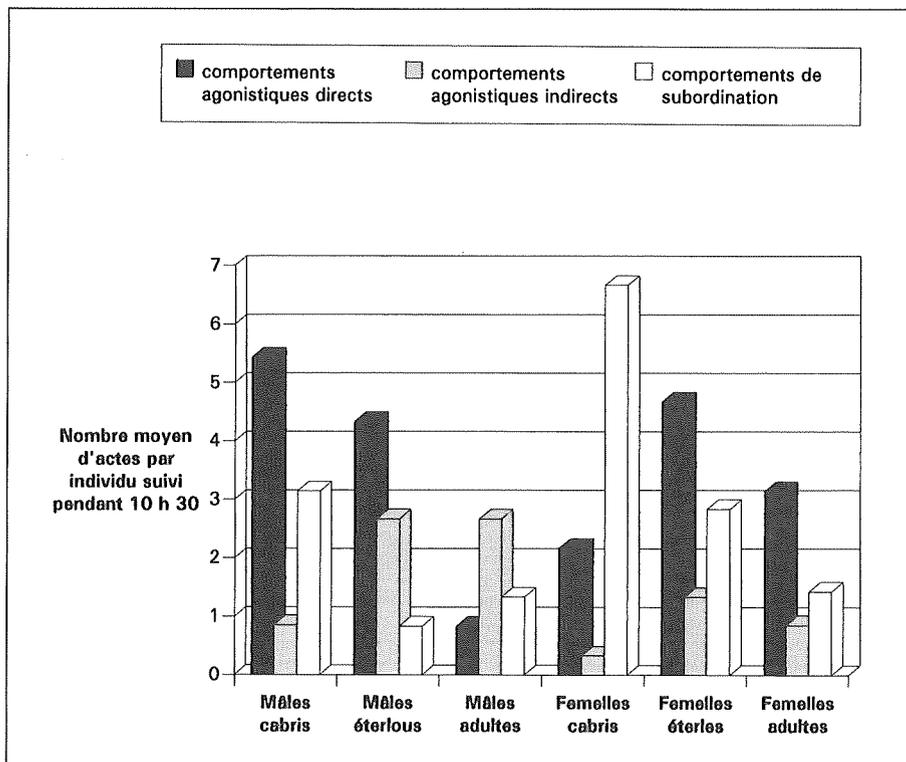


FIG. 2 - Comportement agonistique du Bouquetin des Alpes : comparaison du nombre d'actes en fonction du sexe et de l'âge.

De plus, pour les mâles, outre cet aspect quantitatif, on note sur le plan qualitatif, une inversion remarquable entre les actes d'agression directe et les interactions indirectes :

- Les cabris s'expriment surtout par des actes primitifs tels que «donner des coups de corne» et «pourschasser».

- Les éterlous enrichissent leur répertoire par des actes indirects notamment ceux impliquant un contact: «chevaucher», «poser la patte sur le partenaire».

- Enfin les mâles adultes utilisent majoritairement des actes ritualisés basés sur l'apparence (taille, poids, cornes) : «se présenter parallèlement», «présenter les cornes». Parmi les différentes classes d'âge et de sexe, ils sont les seuls à émettre plus d'actes agonistiques indirects que d'actes d'agression directe. En outre, pour ces derniers actes, on n'observe pas les «coups de corne» qui prédominent chez les jeunes et les femelles, mais seulement des «mouvements de corner» menaçant l'adversaire. SCHALLER (1977) et ALADOS (1986) interprètent cette évolution comme une façon de réduire le coût énergétique des combats; elle irait de pair avec la perception hiérarchique mutuelle des animaux, acquise au cours des séquences pseudo-agonistiques telles que décrites dans le paragraphe précédent.

L'existence de ces interactions agonistiques ritualisées complexes qui limitent les risques de blessure au combat et les dépenses énergétiques, font aujourd'hui apparaître le Bouquetin des Alpes comme une des espèces d'ongulés les plus évoluées phylogénétiquement (WALTHER, 1974; GEIST, 1974; SCHALLER, 1977), le «terme à la fois ultime et momentané des ongulés de montagne» (GONZALEZ, 1982). Mais si cette considération s'applique bien aux relations de dominance-subordination chez les mâles, elle concerne beaucoup moins les relations sociales des femelles, qui reposent sur des affrontements moins complexes, moins diversifiés et plus primitifs.

L'analyse du nombre et de la nature des actes agonistiques émis par les femelles met effectivement en évidence la prépondérance des actes d'agression directe et tout particulièrement «donner des coups de cornes» (revoir tabl. III).

Chez les cabris femelles, on retrouve un statut social de dominé: 70% des actes émis sont des actes de subordination (revoir fig. 10), essentiellement des actes d'évitement: «fuir», «céder sa place», «reculer», plutôt que des actes de soumission.

Les éterles emploient une plus grande variété d'actes agonistiques indirects (ceux-ci étaient pratiquement absents chez les cabris femelles). Les nombres respectifs d'actes d'agression directe, indirecte, et subordination, les rapprochent des cabris mâles.

Quant aux femelles adultes, elles se manifestent, outre les agressions directes, par des comportements habituellement prêtés aux mâles lors du rut: «comportement de cour», «poser le menton sur la croupe», «chevaucher». Ces actes, probablement liés à des perceptions hormonales, forment une composante sociale originale des groupes de femelles.

Le répertoire utilisé par les 38 bouquetins suivis individuellement du 17 mai au 15 juillet reprend 75% des actes définis dans notre répertoire général des comportements agonistiques. Sont notamment absents de nos relevés, les items «cabrer», «cabrer-corner», «pousser-corner». Or ceux-ci, considérés comme caractéristiques des caprinés par SCHALLER (1977), sont pourtant largement décrits dans la littérature consacrée aux «combats» de mâles. La raison pourrait en être la suivante: nous avons effectivement observé ces actes au sein des «groupes objet» de nos suivis, mais ils ne concernaient pas les individus-cibles au moment de leur journée de relevé.

Selon nous, il convient de relativiser la part de ces actes spectaculaires dans l'établissement des relations de dominance-subordination, car ils auraient tendance à retenir prioritairement l'attention de l'observateur dans les relevés *ad libitum*, alors qu'ils ne sont pas émis couramment par les individus. La période de notre étude, de mai à juillet, pourrait également être moins propice aux «combats».

C) COUPLES ÉMETTEURS-RÉCEPTEURS IMPLIQUÉS DANS LES SÉQUENCES À CARACTÈRE AGONISTIQUE

La figure 3 présente un sociogramme visualisant les partenaires engagés dans 305 séquences à caractère agonistique. Nous constatons que les individus émettent des actes d'agression presque exclusivement sur des partenaires de classe inférieure ou égale ; la majorité des individus-récepteurs se recrute d'ailleurs dans la catégorie immédiatement inférieure. Des constats identiques avaient été faits par ALADOS (1986) chez le Bouquetin ibérique de la Sierra de Gredos.

Chez les jeunes, les cabris femelles sont agressés par l'ensemble des autres classes, et agressent surtout des congénères de même classe. Les cabris mâles dirigent 75% de leurs actes vers les petites femelles et le restant vers des individus de même classe. Les éterles s'adressent majoritairement aux cabris, et au sein de ceux-ci, plus aux femelles ; alors que les éterlous agressent également les éterles. On retrouve ainsi la même hiérarchie que celle indiquée par le rapport actes de subordination / actes d'agression.

Chez les adultes, les actes agonistiques sont dirigés suivant un gradient parallèle à l'âge. Les femelles, rassemblées dans des groupes comprenant des jeunes, agressent les individus d'âge juste inférieur ; elles ne s'adressent toutefois que rarement aux plus jeunes, et ce d'autant plus qu'elles sont vieilles.

Pour les mâles, seuls les plus âgés ayant fait l'objet d'un nombre suffisant d'observations, ont été inclus dans le sociogramme : ils s'affrontent également plus volontiers à la classe immédiatement inférieure.

D) EFFICACITÉ DES ACTES AGONISTIQUES

La figure 4 (pour les mâles) et la figure 5 (pour les femelles) illustrent les associations actes émis – réponses du récepteur, au cours des 305 séquences agonistiques enregistrées du 17 mai au 15 juillet.

Les actes les plus efficaces, c'est-à-dire ceux relevés le plus fréquemment comme faisant «fuir» l'individu-récepteur ou «céder sa place», sont les suivants :

- «donner un coup de corne» de la part des femelles adultes et des éterlous surtout, dans une moindre mesure des cabris.

- «mouvement de corner» en direction de l'adversaire, de la part des bouquetins adultes.

- l'item «chevaucher» déclenche souvent la fuite quand il est émis par un mâle, alors qu'il n'a que peu d'impact de la part des femelles.

- les actes d'agression indirecte émis par les mâles adultes : «arriver parallèlement», «gratter le sol avec la patte devant un congénère», «présenter les cornes à l'adversaire», sont très efficaces : lorsqu'ils sont employés, le résultat «céder la place» est assez systématiquement obtenu. Le but recherché étant l'accès à une ressource (spatiale, alimentaire, ou autre), l'objectif est ainsi atteint sans engendrer le coût démesuré d'une réaction de fuite ou de course de l'individu-récepteur.

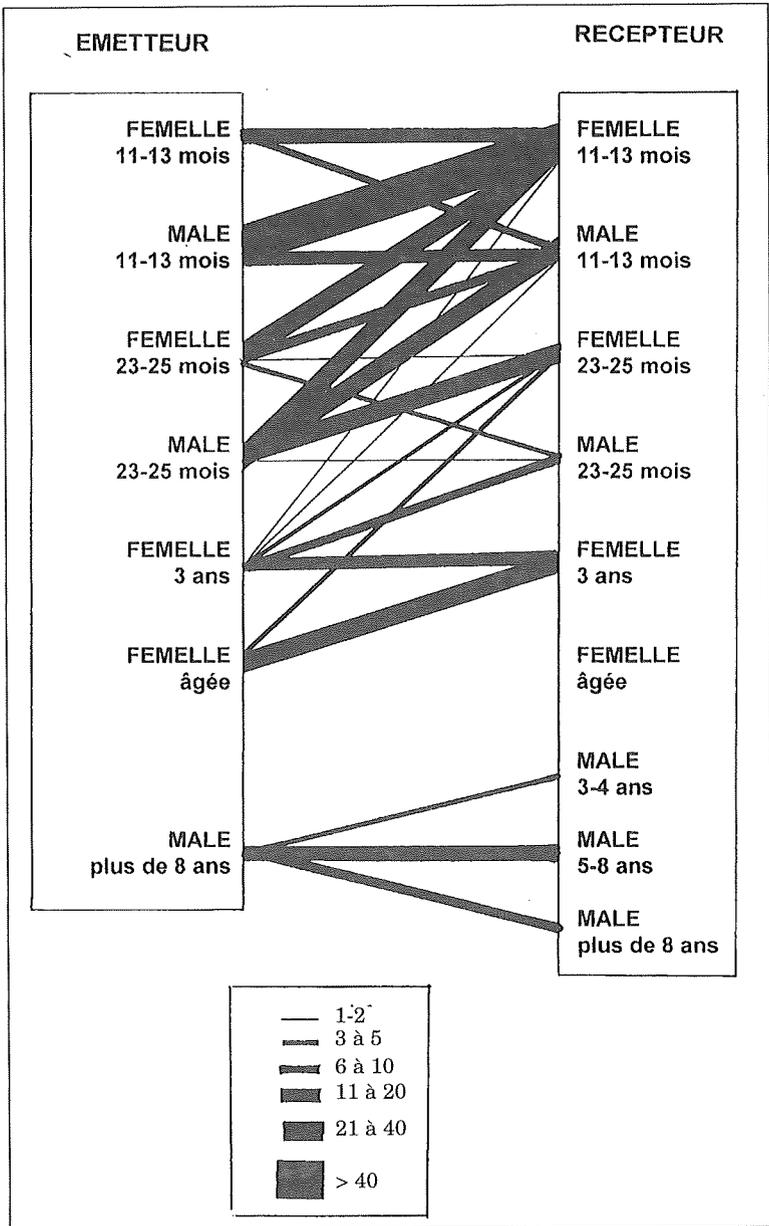


FIG. 3 - Sociogramme établi pour le Bouquetin des Alpes, période 17 mai / 15 juillet.

Ces actes et leur succès sont essentiellement le fait des mâles, on ne retrouve pas ce phénomène chez les femelles.

A noter que l'acte «pourchasser» est exclusivement associé à l'acte «fuir» pour les 6 classes d'âge et de sexe: nous interpréterons cela en supposant que «pourchasser» est une réaction du dominant devant l'acte «fuir» et non une cause.

A l'inverse, les actes débouchant sur un échec («indifférence» voire «riposte»), sont surtout attribuables aux jeunes (cabris des deux sexes, éterles et éterlous) lorsqu'ils utilisent des actes ritualisés comme «présenter les cornes», «menacer par la stature», «poser la patte sur le congénère».

L'acte «présenter, secouer les cornes» est très associé avec une riposte: il s'agirait peut-être d'un acte initiateur de comportement agonistique.

Si certains items déclenchent une réaction invariable, d'autres offrent une grande diversité de réponses, comme par exemple «donner un coup de corne», «présenter les cornes», «poser la patte sur le corps du partenaire». Il semble que l'efficacité de ces actes soit très fortement modulée par les places hiérarchiques respectives de l'émetteur et du récepteur, et que leur utilisation ne soit pas l'apanage d'un statut social, au contraire d'actes tels «arriver parallèlement» attachés aux mâles dominants par exemple.

IV. - DISCUSSION

L'étude du comportement des animaux sauvages dans leur milieu naturel offre de nombreuses difficultés, de méthodologie d'une part, et de représentativité d'autre part, dont une revue a été réalisée par ALTMANN (1974).

Le choix de suivre en continu des individus-cibles était impératif pour quantifier en durée et en nombre les actes émis. Toutefois, cela a représenté un investissement de terrain considérable et a fortement soumis le recueil de données aux aléas du milieu de haute montagne. Ainsi, un quart des données n'a pu être exploité à cause des interruptions du suivi en continu (déplacements des animaux, inaccessibilité de certains secteurs, météorologie défavorable à la visibilité).

Par ailleurs, ce mode de relevé ne permet pas d'acquérir un nombre suffisant d'observations de certains actes ou associations d'actes, en fonction des différentes classes de sexe et d'âge: il est alors nécessaire de recourir à d'autres méthodes tels la matrice sociométrique ou le relevé sélectif de certains comportements.

A la différence d'une étude éthologique en laboratoire, les animaux ne sont pas ici confrontés à un milieu constant (ou tout du moins standardisé par l'observateur). Ils vont adapter leurs comportements aux situations diverses qu'ils rencontrent. Les variations de comportement d'un animal à l'autre, pour une même classe d'âge et de sexe, peuvent donc être importantes. LAGORY (1986), CIBIEN *et al.* (1989), BARETTE (1991) notent que la formation des groupes dépend de la probabilité qu'ont les animaux de se voir: la densité de la population, la fermeture du milieu, influant ainsi sur la facilité de perception visuelle interindividuelle, sont autant de facteurs modifiant les modalités de confrontation des différentes classes de sexe et d'âge. De plus, nos résultats soulignent le rôle de l'apparence physique notamment dans les actes ritualisés: le milieu d'étude apporterait ainsi un biais supplémentaire à l'interprétation des relations de dominance-subordination.

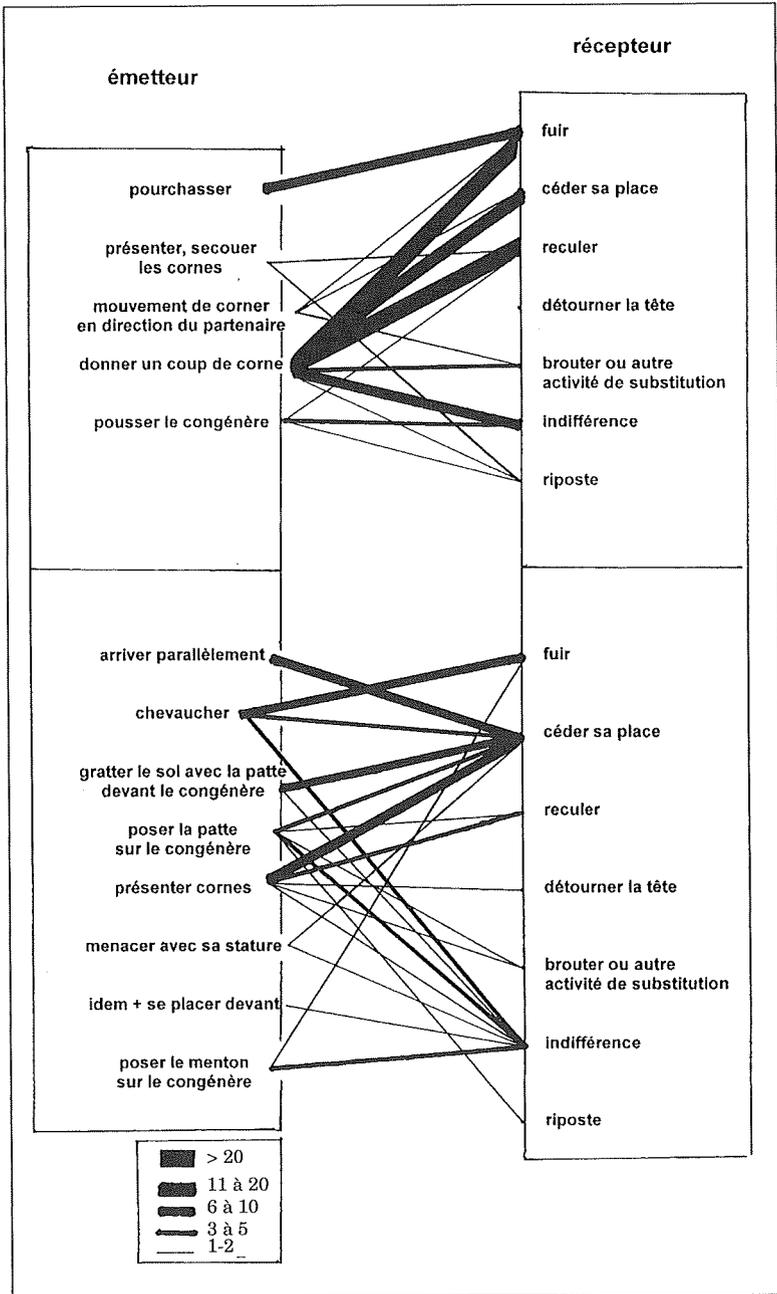


FIG. 4 - Associations actes émis/actes répondus au cours de 305 séquences agonistiques relevées du 17 mai au 15 juillet chez le Bouquetin des Alpes - cas des mâles.

RELATIONS DE DOMINANCE-SUBORDINATION

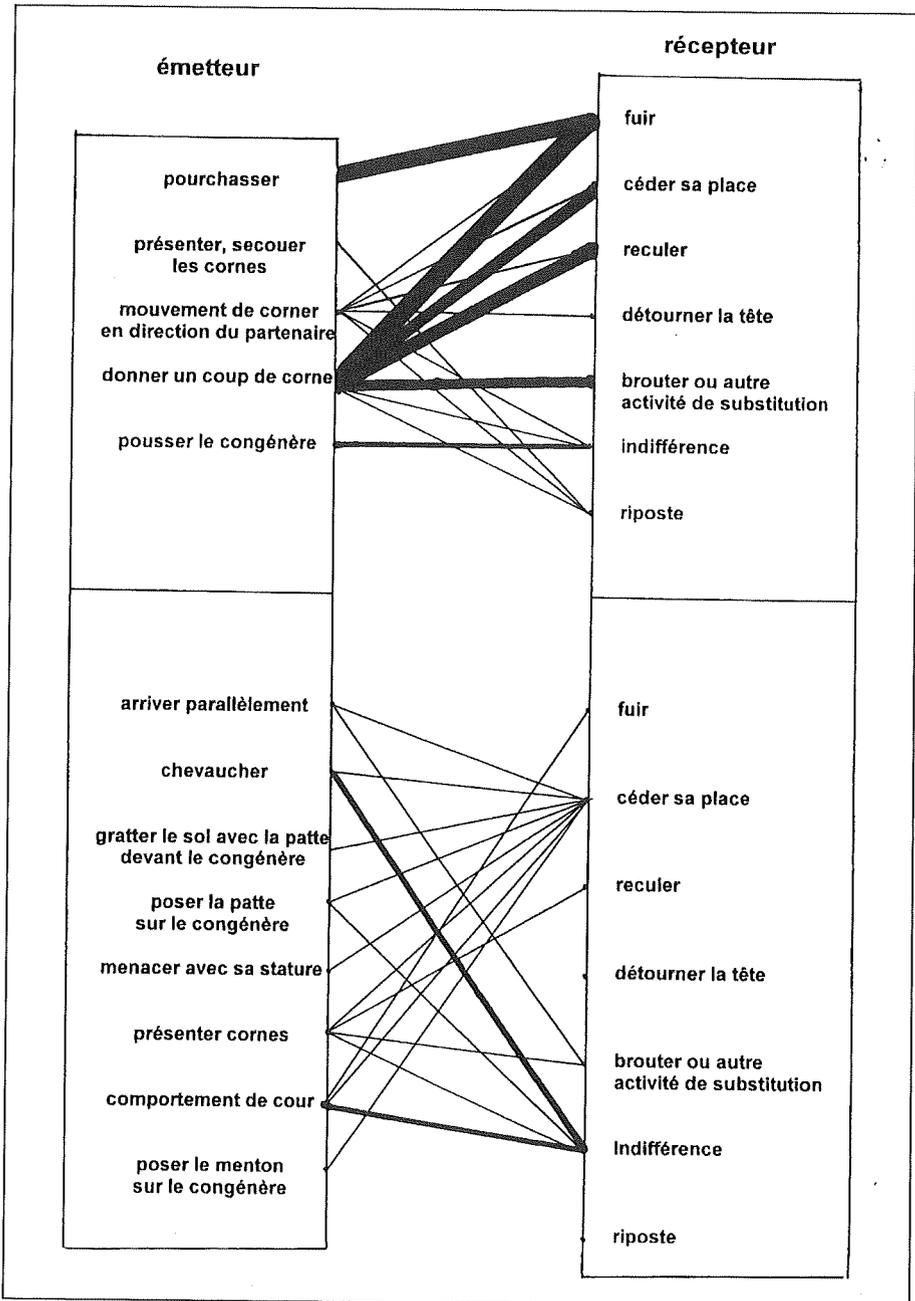


FIG. 5 - Associations actes émis/actes répondus au cours de 305 séquences agonistiques relevées du 17 mai au 15 juillet chez le Bouquetin des Alpes - cas des femelles.

Enfin, la période de relevé influe certainement sur la nature et le taux des relations interindividuelles : d'une part par l'évolution des ressources trophiques au cours de la saison et donc de la compétition intraspécifique qui lui est liée, et d'autre part, par la maturation sociale des jeunes classes d'âge au fil des mois.

Toutes ces réserves étant faites, nous pouvons examiner les modalités de fonctionnement hiérarchique illustrées par notre étude de quelques groupes lors d'une séquence saisonnière hors période de rut, en caractérisant le choix des partenaires et la signification des actes utilisés.

Les confrontations agonistiques concernent essentiellement les animaux de développement morphologique proche. Pour les autres, il semble que l'appréciation de la différence de stature de l'adversaire soit suffisamment significative pour que chacun connaisse son rang d'accès aux ressources. Les comportements agonistiques directs ou indirects sont très rarement dirigés vers des individus plus forts : les quelques cas identifiés dans cette situation (qui engendrent généralement une riposte agressive), sont essentiellement le fait de cabris, dont l'expérience sociale reste encore à acquérir.

Les jeunes animaux consacrent beaucoup plus de temps que leurs aînés à se situer hiérarchiquement, par des affrontements directs de type primitif aussi bien que par des séquences pseudo-agonistiques leur servant à ajuster leur comportement aux contraintes sociales. Chez les adultes, on observe une totale opposition d'émission d'actes sociaux entre les mâles et les femelles. Les mâles bouquetins montrent la plus forte grégarité (COUTURIER, 1962; GAUTHIER *et al.*, ce volume); chez eux, certains actes de démonstration hautement ritualisés suffisent à faire trouver une issue à une confrontation. Les comportements pseudo-agonistiques restent fréquents alors qu'ils sont absents chez les femelles adultes. Ces interrelations plus complexes et élaborées que les combats permettent une socialisation élevée (GONZALEZ, 1982), dont la modalité la plus caractéristique sera le «rut collectif» décrit par AESCHBACHER (1978).

Cette apparente pauvreté d'actes d'agression violente, ne permettant pas de visualiser avec évidence des vainqueurs et des vaincus, avait conduit par le passé à des interprétations erronées : les bouquetins étaient présentés comme «dénusés d'organisation sociale, tout au plus, pouvait-on supposer un aspect coopératif faible» (COUTURIER, 1962). Les mâles s'engageant dans des combats violents dominés par les «cabrer-corner» établissaient selon cet auteur une hiérarchie reposant «sur le poids et l'agressivité et non sur l'intelligence».

Chez les femelles adultes, et avec les réserves signalées plus haut quant à la représentativité des individus-cibles, notre étude a montré l'absence totale d'actes pseudo-agonistiques ou initiateurs de comportements collectifs, et à l'inverse, des actes agonistiques dominés par les items primitifs tels «donner un coup de corne». On peut rattacher ce résultat au dimorphisme sexuel très important chez le bouquetin et chercher à établir un parallèle avec l'évolution phylogénique des caprinés. GEIST (1974) estime en effet que l'apparition des actes ritualisés de combat a été rendue possible par l'acquisition de nouvelles caractéristiques morphologiques (le développement et la spécialisation des cornes; le développement des structures crâniennes d'amortissement) survenues au Pléistocène, et parce que dans ces milieux les affrontements augmentaient en nombre et en quantité.

Pour les mâles, l'acquisition d'un rang hiérarchique élevé revêt un enjeu majeur d'accès à la reproduction, alors que pour les femelles, il est plus efficace de conser-

ver la plus grande discrétion pour assurer la survie de la descendance. Mais pour le bouquetin dont la fonction écologique est celle d'un « pionnier des milieux rudimentaires » (SCHALLER, 1977), la grégarité des mâles est une nécessité pour exploiter au mieux les ressources de son habitat. Aussi l'organisation sociale au sein des groupes de mâles ne peut-elle reposer sur des agressions débouchant sur l'exclusion de l'un des partenaires ; elle aurait plutôt une finalité d'épargne énergétique permettant à travers les actes ritualisés et les relations pseudo-agonistiques de maintenir la cohésion sociale et le partage des ressources tout en faisant émerger des individus dominants.

CONCLUSION

Les observations de bouquetins dans le parc national de la Vanoise durant les deux mois entourant les naissances ont montré que les comportements moteurs impliquant plusieurs individus (qualifiés d'actes sociaux) représentaient une proportion non négligeable du budget-temps des individus-cibles suivis par séquences de 10h30 : environ un dixième de leur temps pour les cabris atteignant leur 1 an, les éterlous et éterles atteignant leurs 2 ans et les mâles adultes. Par contre, les femelles adultes n'emploient que 1% de leur budget-temps pour les relations motrices interactives avec leurs congénères. Le net dimorphisme sexuel de l'espèce semble de plus se répercuter par une utilisation radicalement différente du répertoire agonistique chez les mâles et femelles adultes.

La nature et la signification des actes utilisés varient avec l'âge ; il apparaît qu'une grande efficacité est attribuée aux actes ritualisés émis par les mâles adultes pour l'expression d'un rang hiérarchique. Les comportements pseudo-agonistiques, c'est-à-dire ne débouchant pas sur une relation claire dominant-dominé, sont également privilégiés pour permettre aux individus de se « tester » les uns aux autres avec un coût énergétique modéré. Il semblerait ainsi que la période hors rut soit effectivement déterminante dans l'élaboration et le maintien du fonctionnement social et hiérarchique de la population.

Toutefois notre étude n'a permis d'aborder que les relations de type agonistique. Or les notions d'attachement mutuel et les relations d'affinité interviennent probablement de façon non négligeable chez cette espèce où la fonction du matriarcat est assez bien reconnue. Le fait que nous observions des groupes sans nouveaux-nés et où les cabris étaient déjà âgés et sevrés a gommé cet aspect.

Par ailleurs, les études récentes sur animaux marqués ont montré que chaque bouquetin possédait sa propre stratégie d'occupation de l'espace, qui le conduisait à s'associer avec d'autres animaux au sein de groupes successifs au fur et à mesure de ses déplacements dans ses différents quartiers saisonniers. Il apparaît donc intéressant de pouvoir suivre le même animal dans les différents groupes qu'il intègre, et d'envisager ses rapports de dominance-subordination avec ses partenaires successifs, afin de mieux comprendre les déterminismes de son statut.

Enfin, l'observatoire privilégié et pérenne que constitue le Parc national de la Vanoise, appuyé par des professionnels compétents et motivés, peut permettre d'envisager ce type d'étude sur un long terme, pour caractériser la trajectoire sociale d'individus marqués, au cours de leur vie de bouquetin.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AESCHBACHER (A.), 1978. - Das Brunftverhalten des Alpensteinwildes. Eine ethologische Beschreibung des Fortpflanzungsverhaltens des Alpensteinwildes (*Capra ibex ibex* L.). Erlench, Zürich.
- ALADOS (C.L.), 1984. - Etograma de la Cabra montes (*Capra pyrenaica*) y comparacion con otras especies. *Donana Acta Vertebra*, 11: 289-309.
- ALADOS (C.L.), 1985. - An analysis of vigilance in the Spanish ibex (*Capra pyrenaica*). *Z. Tierpsychol.*, 68: 58-64.
- ALADOS (C.L.), 1986. - Aggressive behaviour, sexual strategies and their relation to age in male Spanish ibex (*Capra pyrenaica*). *Behav. Processes*, 12: 145-158.
- ALADOS (C.L.) et ESCOS (J.), 1987. - Relationship between movement rate, agonistic displacements and forage availability in Spanish ibexes (*Capra pyrenaica*). *Biol. behav.*, 12: 245-255.
- ALTMANN (J.), 1974. - Observational study of behaviour, sampling methods. *Behaviour*, 49 (3-4): 227-267.
- BARRETTE (C.), 1991. - The size of axis deer fluid groups in Wilpattu national park, Sri Lanka. *Mammalia*, 55: 207-220.
- BOUISSOU (M.F.), 1985. - Contribution à l'étude des relations interindividuelles chez les bovins domestiques femelles (*Bos taurus*). Thèse Doct.: Sci. nat.: Université Paris VI.
- CIBIEN (C.), BIDEAU (E.), BOISAUBERT (B.) et MAUBLANC (M.L.), 1989. - Influence of habitat characteristics on winter social organisation of in field roe deer. *Acta Theriol.*, 34: 219-226.
- COUTURIER (M.), 1962 - Le Bouquetin des Alpes. - Grenoble: Arthaud. - 1564 p.
- DARDAILLON (M.), 1980. - Dynamique de la relation mère-jeune chez les ongulés. Mémoire bibliographique de D.E.A.: Université Paul Sabatier, Toulouse.
- DARDAILLON (M.) et TEILLAUD (P.), 1987. - Ethogramme du sanglier adulte et du marcassin (*Sus scrofa* L.). *Monit. zool. ital.*, 21: 41-68.
- GAUTHIER (D.), 1986. - Les populations de bouquetins du Parc national de la Vanoise: population autochtone de Maurienne, population réintroduite de Champagny-Peisey Nancreix, et colonisation de Prariond-Sassièrre. Rapport Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes. - Chambéry: Parc national de la Vanoise.
- GAUTHIER (D.), 1989. - Synthèse des interactions mises en jeu lors du rut chez le Bouquetin des Alpes. Rapport Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes. - Chambéry: Parc national de la Vanoise.
- GAUTHIER (D.) et VILLARET (J.C.), 1990. - Réintroduction d'une espèce protégée: le Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Supplément 5: 97-120.
- GAUTHIER (D.), MARTINOT (J.P.), CHOISY (J.P.), MICHALLET (J.), VILLARET (J.C.) et FAURE (E.), 1991. - Le Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Supplément 6: 233-275.
- GAUTHIER (D.), MICHALLET (J.), VILLARET (J.C.) et RIVET (A.), 1994. - Taille et composition des groupes sociaux dans six populations françaises de Bouquetins des Alpes. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, t. XVIII.
- GAUTHIER (J.Y.), 1982. - Socioécologie: l'animal et son univers. - Privat; Toulouse: Bios.
- GEIST (V.), 1974. - On the relationship of ecology and behaviour in the evolution of Ungulates: theoretical considerations. In: The behaviour of ungulates and its relation to management GEIST, V. & WALTHER, F. (eds.). - Morges: IUCN. - p. 235-246. - (Publication; 24).
- GIACOMETTI (M.), 1988. - Zur Bewirtschaftung der Steinbockstände (*Capra i. ibex* L.). Mit einem geschichtlichen Abriss der Steinbockkolonien im Kanton Graubünden. Thèse de Doctorat Vétérinaire: Zürich.
- GONZALEZ (G.), 1982. - Eco-éthologie des ongulés de montagne dans la zone paléarctique. *Acta biologica montana*, 1: 121-152.
- GONZALEZ (G.), 1984. - Écoéthologie du mouflon et de l'isard dans le massif du Carlit (Pyénées Orientales). Thèse de 3^{ème} cycle: Université Paul Sabatier, Toulouse.
- GRASSE (P.P.), 1981. - Le fait social et la sociabilité chez les animaux. *J. Psychol.* 2-3: 165-196.

RELATIONS DE DOMINANCE-SUBORDINATION

- HAINARD (R.), 1953. - Notes sur le rut du bouquetin *Capra i. ibex* Linné, 1758. *Säugetierk. Mitteil.*, 1: 26-28.
- KRÄMER (A.), 1969. - Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gemspopulation *Rupicapra rupicapra* L., der Alpen. *Z. Tierpsychol.*, 26: 889-964.
- LAGORY (K.E.), 1986. - Habitat, group size, and the behaviour of white-tailed deer. *Behaviour*, 98: 168-179.
- LOVARI (S.), 1985. - Behavioural repertoire of the Abbruzzo Chamois *Rupicapra pyrenaica ornata* Neumann, 1899 Artiodactyla, Bovidae. *Säugetierk. Mitteil.*, 32: 113-126.
- MICHALLET (J.), LOISON (A.), GAILLARD (J.M.) et GAUTHIER (D.), 1994. - Valeur de critères biométriques externes pour la détermination de l'âge du Bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*): rôle du sexe et de l'habitat. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildl.*, 11: 99-118.
- MONGAZON (C.), 1989. - Etude sur les phénomènes hiérarchiques au sein de populations de Bouquetins des Alpes, *Capra i. ibex* Linné, 1758. Mémoire de D.E.A.: Université François Rabelais, Tours.
- SCHALLER (G.B.), 1977. - Mountain Monarchs, wild sheep and goats of Himalaya. Chicago University Press, Chicago.
- SHANK (C.C.), 1972. - Some aspects of social behaviour in a population of Feral goats (*Capra hircus*). *Z. Tierpsychol.*, 30 (5): 488-528.
- WALTHER (F.), 1974. - Some reflexions on expressive behaviour in combats and courtship of certain horned ungulates. *In: The behaviour of ungulates and its relation to management* GEIST, V. & WALTHER, F. (eds.). - Morges: IUCN. - p. 56-106. - (Publication; 24).

(Reçu pour publication, décembre 1994)

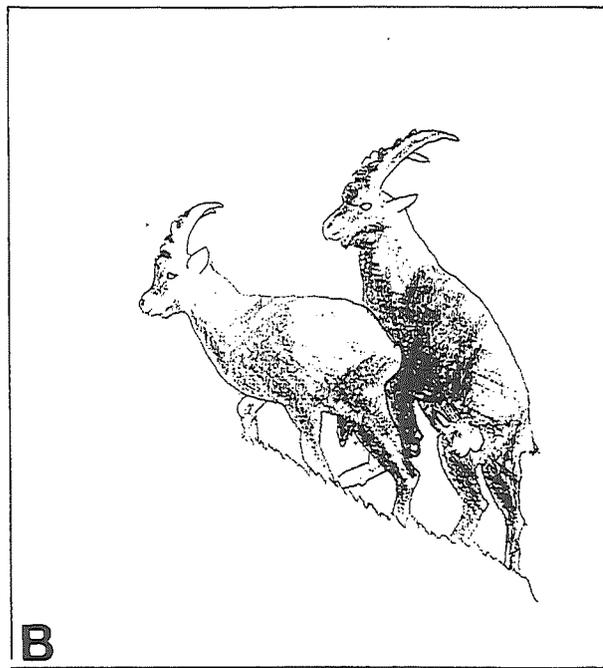


PLANCHE 1

A- «Poser le menton sur la croupe du partenaire». B- «Chevaucher».

RELATIONS DE DOMINANCE-SUBORDINATION

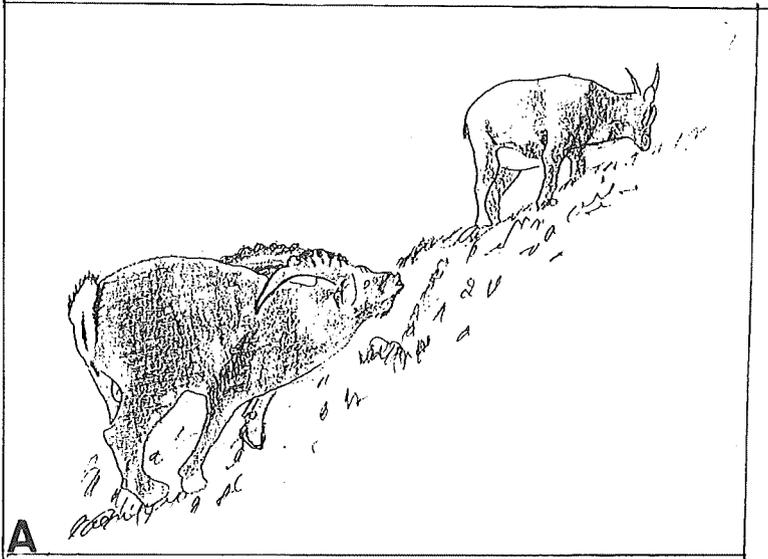


PLANCHE 2

A- «Comportement de cour»: queue relevée, cornes rabattues sur la nuque, position fléchie, lèvres retroussées. B- «Menacer par la stature en barrant le chemin». Présentation perpendiculaire, regardant ses adversaires, dos légèrement voûté.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

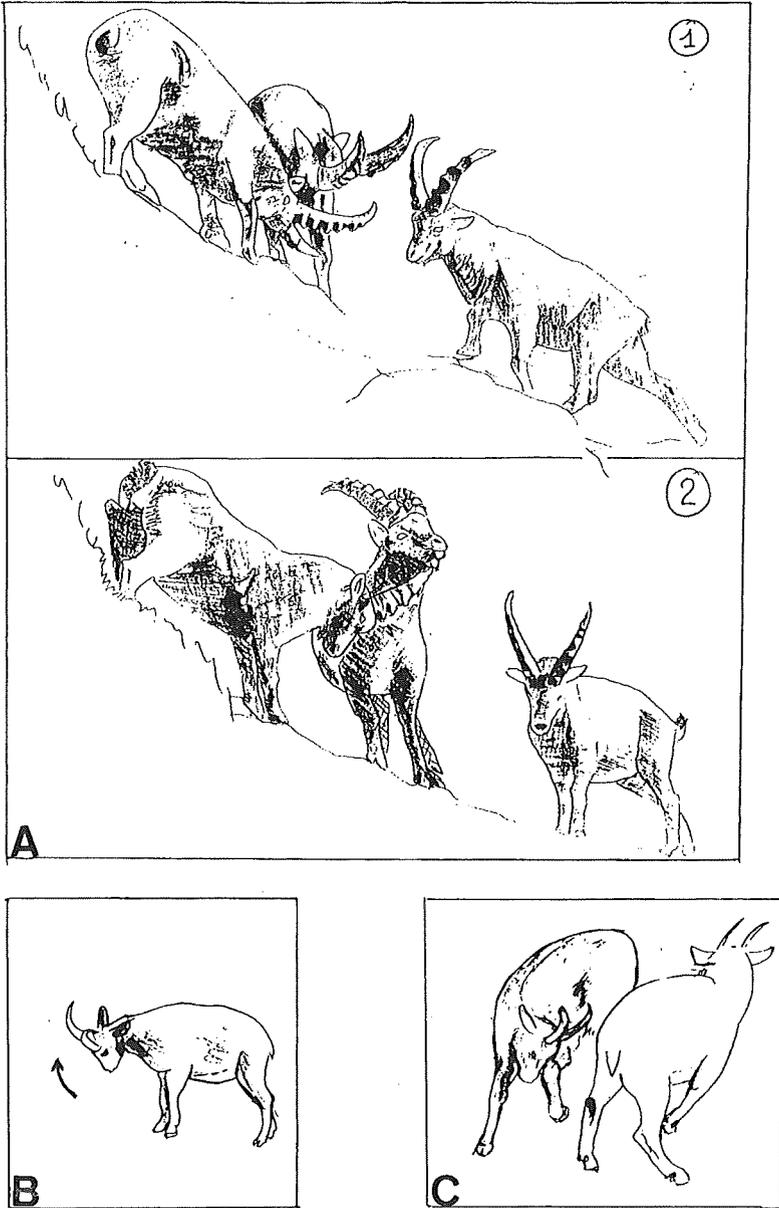


PLANCHE 3

A (1) et (2) - «Pousser-cornier» en position perpendiculaire. L'animal situé dessous dégage ses cornes en relevant la tête. Un troisième animal approche, intéressé (1), il présente les cornes (2). B- «Mouvement de cornier» avec la pointe des cornes chez la femelle. C- «Donner un coup de corne» au flanc à partir d'une position parallèle inversée.

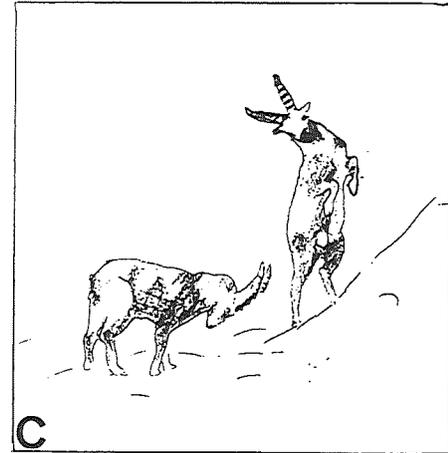
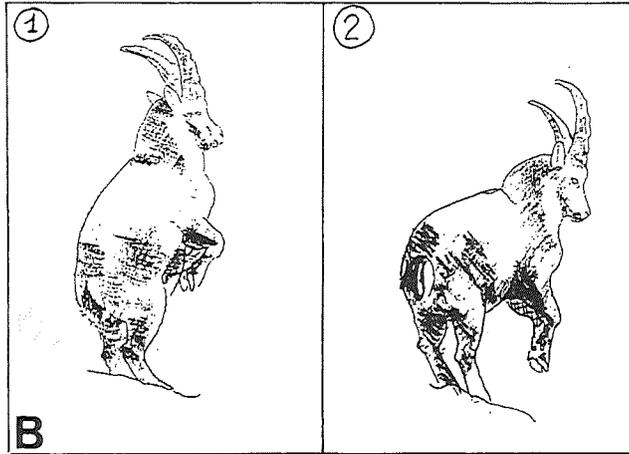
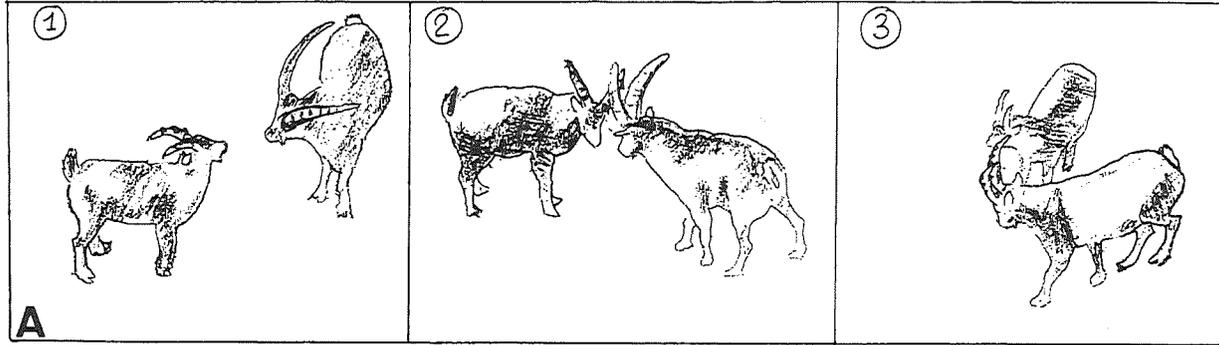


PLANCHE 4. - A (1), (2) et (3) - Comportements pseudo-agonistiques sans contact, avec présentation des cornes (1), mouvement de corner (2) et contournement du partenaire (3). B (1) et (2) - «Cabrer» devant un congénère en guise d'invite aux actes sociaux. C- «Cabrer» en position latérale devant un congénère; celui-ci se met en position de parer le coup éventuel avec ses cornes.

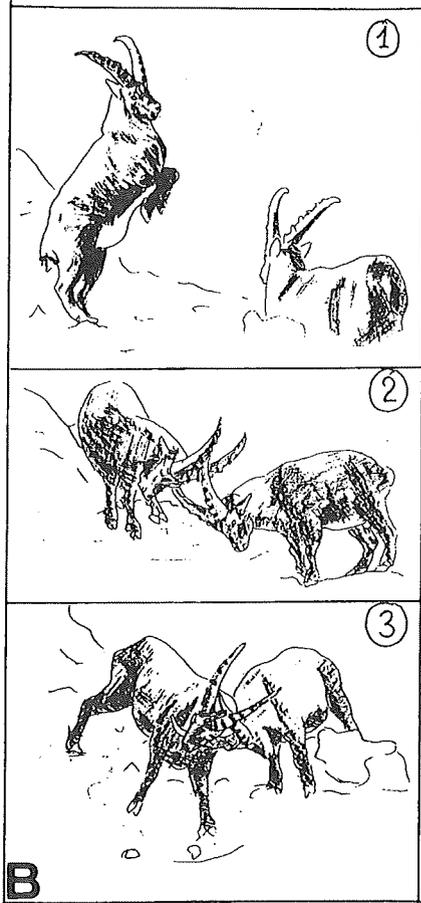
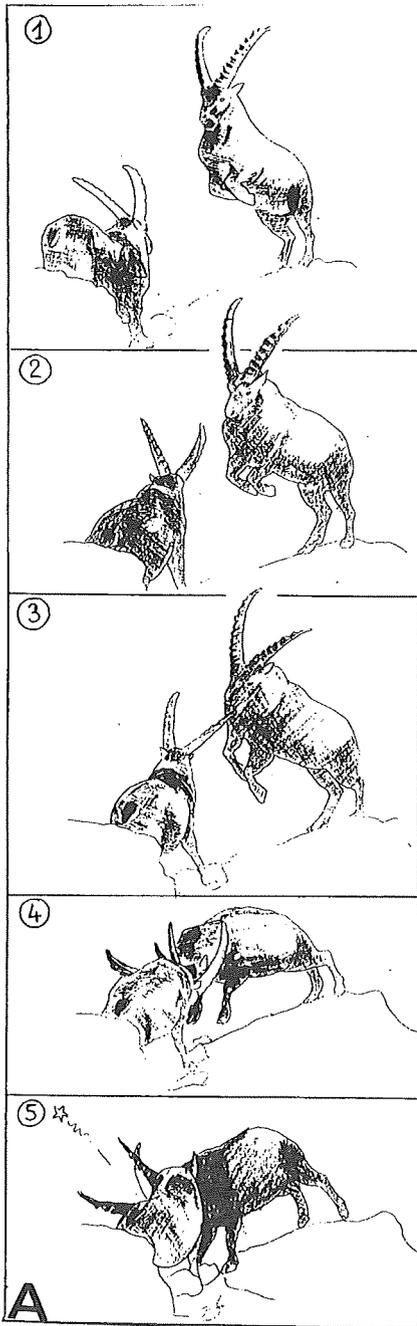


PLANCHE 5

A (1) à (5) - «Cabrer-cornier» effectué avec violence: l'agresseur plonge sur les cornes de son adversaire, ses pattes postérieures décollent quand le coup est porté (centre de gravité reporté à l'avant). L'animal récepteur positionne ses cornes pour parer le coup.

B (1) à (3) - «Cabrer» face à un congénère (1), puis «pousser-cornier» (2) et (3). Les animaux passent de la position face à face à la position perpendiculaire. L'animal récepteur est plus puissant sur cet acte. A noter que l'animal émetteur n'a pas porté de coup.

VARIATIONS SAISONNIÈRES DANS L'UTILISATION DU MILIEU PAR LE BOUQUETIN IBÉRIQUE SELON L'ÂGE ET LE SEXE

par Georges GONZALEZ⁽¹⁾

Introduction	152
I. — Animaux étudiés, site et méthodes	152
II. — Résultats	159
III. — Discussion	166
Bibliographie	171

Résumé. — Des observations réalisées en 1979 et 1980, dans la réserve nationale de la Sierra de Gredos (Castille), ont permis de rendre compte des principaux traits de l'utilisation de l'espace, caractérisé à l'aide de cinq descripteurs environnementaux (exposition, pente, altitude, relief et faciès végétal) par une population de bouquetins ibériques (*Capra pyrenaica*) répartis selon six classes d'âge et de sexe.

Une analyse factorielle des correspondances a permis d'évaluer et de comparer deux sources de variabilité: l'une déterminée par la saison, l'autre liée à l'âge et au sexe des animaux. Les mâles, en été, correspondent à la classe qui se différencie le plus dans l'ensemble des données notamment au travers d'une utilisation quasi exclusive des hautes altitudes à cette saison. Si l'on prend en compte l'âge des mâles, il apparaît que ce sont les individus de plus de cinq ans qui sont à la base de ces différences, les mâles plus jeunes utilisant l'espace sur un mode plus similaire aux femelles.

Les résultats sont comparés aux données de la bibliographie et les implications de cette diversité comportementale dans le domaine de la gestion sont envisagées.

Mots-clés. — Bouquetin ibérique, utilisation de l'espace, âge, sexe, saison, Massif de Gredos.

Summary. — Observations were made between 1979 and 1980 in the national reserve of Gredos (Castilla) in order to determine the principal features of space use of a population of spanish ibex classified in six age-sex classes. Space were described using five environmental descriptors (exposition, slope, altitude, topography and type of habitat).

Factorial correspondance analysis was used to estimate and compare two kinds of variability that were seasonal variability and age-sex variability. Data corresponding to males over five years old in summer explain the major part of variability especially by using almost exclusively the highest altitudes at this season. Young males use the space in a most similar way that females.

Results are discussed according bibliography and implications of such variabilities on management are considered.

Key-words. — Spanish ibex, space use, age, sexe, season, Gredos massif.

(1) Institut de Recherche sur les Grands Mammifères, I.N.R.A., B.P. 27, 31326, Castanet-Tolosan Cedex.

INTRODUCTION

Les études écologiques menées sur les capridés sauvages depuis de nombreuses années ont largement démontré la diversité des habitats fréquentés et des stratégies d'utilisation de l'espace ; fluctuations saisonnières tout d'abord au sein d'une même population entre des sites d'hivernage, des sites de printemps et de mise-bas, des sites d'estive, de pre-rut, de rut (GEIST, 1971 ; PFEFFER et SETTIMO, 1973 ; SCHALLER, 1977 ; GONZALEZ, 1985 ; FESTA-BIANCHET, 1986 a et b ; GREEN, 1987 ; WIERSEMA, 1989 a, etc...). Puis, avec l'accroissement et la diversification géographique des études, des différences marquées apparaissent entre les différentes populations d'une même espèce (SCHALLER, 1977 ; BERGER, 1979 et 1980 ; WIERSEMA, 1989 a, etc...) et les spectres écologiques s'élargissent, mettant parfois à mal les idées reçues sur les préférences écologiques d'espèces «cadrées» dans des types d'habitats bien déterminés, on pourra à ce sujet se référer aux articles de CHOISY (1990 a et b) pour le bouquetin et autres ongulés de montagne.

D'autres chercheurs engagés dans une approche plus détaillée des populations animales ont également mis en évidence des variations d'ordre inter-individuel. Ces études, menées dans un premier temps sur des races domestiques, visaient à dégager des différences dans le comportement d'animaux d'âge et de sexe différents, elles furent rapidement étendues aux ongulés sauvages grâce notamment à l'amélioration technique des systèmes de suivis optiques et radiotéléométriques (NIEVERGELT, 1966 ; STEINBORN, 1973 ; SCHALLER, 1977 ; MORGANTINI et HUDSON, 1981 ; SHANK, 1982 ; FRANCISCI et al., 1985 ; FANDOS, 1986 ; ALADOS et ESCOS, 1987 ; JAKIMCHUK et al., 1987, etc...). Restées longtemps d'ordre ponctuel et naturaliste, de telles recherches ont rapidement permis de quantifier des comportements variant non seulement avec le sexe et l'âge mais aussi avec l'identité de l'animal lui-même. Ces différences dans l'utilisation du milieu par des individus d'une même population sont de plus en plus considérées comme un phénomène important dans la dynamique vitale des systèmes population-milieu (POLIS, 1984 ; ROSENWEIG, 1987) notamment lorsqu'il existe des pressions saisonnières importantes (rigueur hivernale ou sécheresse estivale). Outre ces aspects, de telles analyses permettent d' envisager la dimension ontogénétique, jusqu'ici peu abordée.

Je tenterai dans ce travail sur l'utilisation de l'espace de mettre en évidence la part de variabilité attribuable au facteur saisonnier et de la confronter à une variabilité plus directement associée à l'âge et au sexe des individus. Ces sources de variation sont en interaction permanente, ce qui justifie leur analyse simultanée.

I. - ANIMAUX ÉTUDIÉS, SITE ET MÉTHODES

Peu de personnes savent qu'il existe deux genres d'ongulés autochtones dans les Pyrénées : l'isard *Rupicapra pyrenaica* répandu sur presque toute la chaîne, bien connu des randonneurs et surtout des chasseurs, mais aussi le bouquetin *Capra pyrenaica* beaucoup plus associé au massif alpin dans l'imagerie populaire.

En fait, cette méconnaissance est justifiable car le bouquetin pyrénéen, largement répandu dans le sud de la France au paléolithique, ne survit actuellement qu'en un point des Pyrénées : la vallée d'Arrazas dans le Parc national espagnol d'Ordessa (fig. 1) qu'il quittait parfois jadis pour errer dans le secteur du Mont-Perdu. Leur nombre serait aujourd'hui réduit à une dizaine d'individus, mais cet ongulé présente de beaucoup plus fortes densités dans les montagnes de la péninsule ibérique (fig. 1). Un recensement effectué en 1982 faisait état de plus de 30000 bouquetins répartis en onze populations (DE LA PENA PAYA, 1982).

A) POPULATION ÉTUDIÉE

Cette étude a été réalisée sur les versants nord de la réserve de chasse de Gredos (fig. 2), quelques observations proviennent des versants sud et de secteurs périphériques. La zone protégée fut instituée au début du siècle par le roi Alphonse XIII qui en fit une réserve royale. A cette époque, la pression de chasse avait réduit les effectifs de bouquetins du massif à un vieux mâle, sept femelles et trois ou quatre chevreux (ELOSEGUI ALDASORA, 1975). Mais grâce à une gestion assurée sur le terrain par des gardes dont certains se succèdent de père en fils depuis plus de 80 ans, la situation a considérablement évolué et le recensement de 1970 donnait un effectif de 2500 bouquetins pour la réserve et un millier supplémentaire pour les terrains privés qui la bordent. La gestion cynégétique maintient les effectifs à ce niveau puisque CRAMPE (1989) fournit un chiffre de 3700 animaux pour l'ensemble du massif.

CABRERA (1911) reconnaît quatre sous-espèces de bouquetins espagnols (fig. 1):

- *Capra pyrenaica pyrenaica* dans les Pyrénées,
- *Capra p. lusitanica* en Galice et au nord du Portugal (éteinte),
- *Capra p. victoriae* dans la sierra de Gredos,
- *Capra p. hispanica* dans les massifs du sud et de l'est.

Ce zoologue fondait ces subdivisions sur l'étendue des marques noires du pelage estival des mâles et sur la forme de leurs cornes (CLOUET, 1979). J'adopterai pour ma part la classification de SCHALLER (1977) qui regroupe toutes les populations espagnoles en une même espèce, *pyrenaica*, les données disponibles à ce jour ne permettant pas de confirmer l'existence de sous-espèces. Que ce soit pour la forme des cornes ou pour l'étendue des marques noires qui, soulignons-le, concernent seulement les mâles adultes en pelage d'été (CLOUET, 1979), on note une forte variabilité au sein des sous-espèces définis par CABRERA et de plus des similitudes entre individus appartenant à des sous-espèces différentes. La variabilité des formes de cornes évoquée par cet auteur existe bien mais sous forme de tendances et j'ai relevé de façon certaine au moins trois types cornaux lors de mes observations à Gredos (types Malaga, Granada et Gredos-Cazorla).

La figure 3 présente les variations morphologiques selon l'âge et le sexe d'après des clichés réalisés sur le site d'étude. Les classes d'individus prises en compte dans ce travail sont indiquées au tableau I. On pourra en outre se référer à GONZALEZ (1982) pour de plus amples développements.

Pour situer sommairement les périodes importantes du cycle annuel (rut, naissances, estive) sur lesquelles ont porté mes observations, je schématise le calendrier de celles-ci sur la figure 4 en précisant par ailleurs les changements notables des structures sociales.

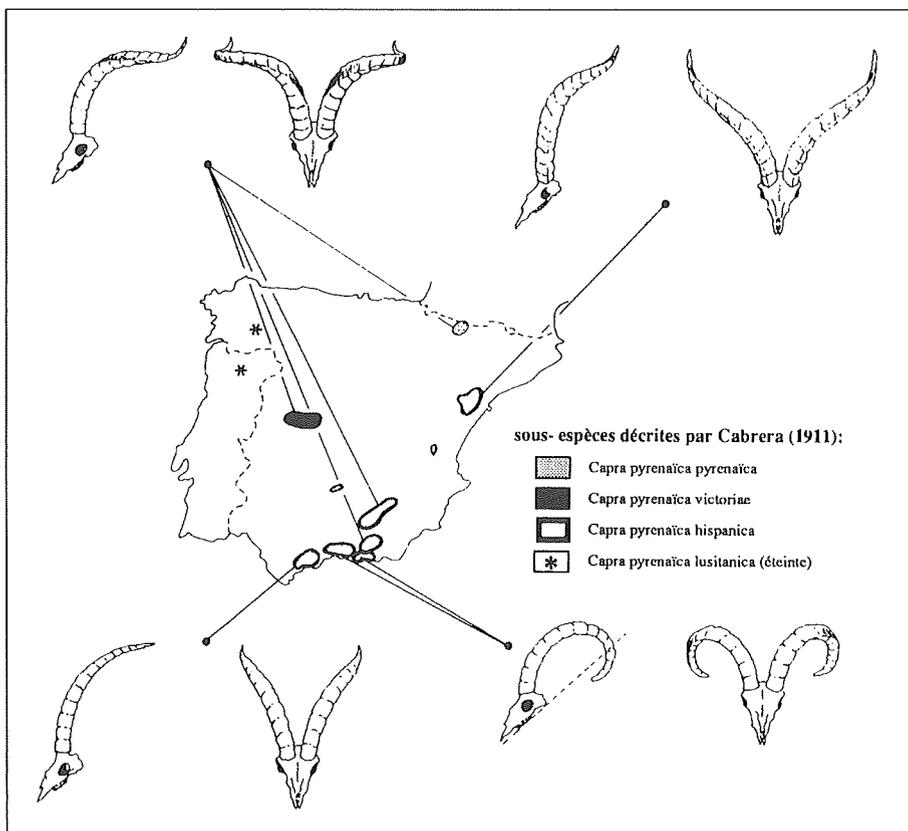


FIG. 1 - Répartition des différentes colonies ibériques de bouquetins. La taxonomie proposée par CABRERA ne correspond pas à la répartition des types cornaux (d'après DE LA CERDA et DE LA PEÑA, 1962).

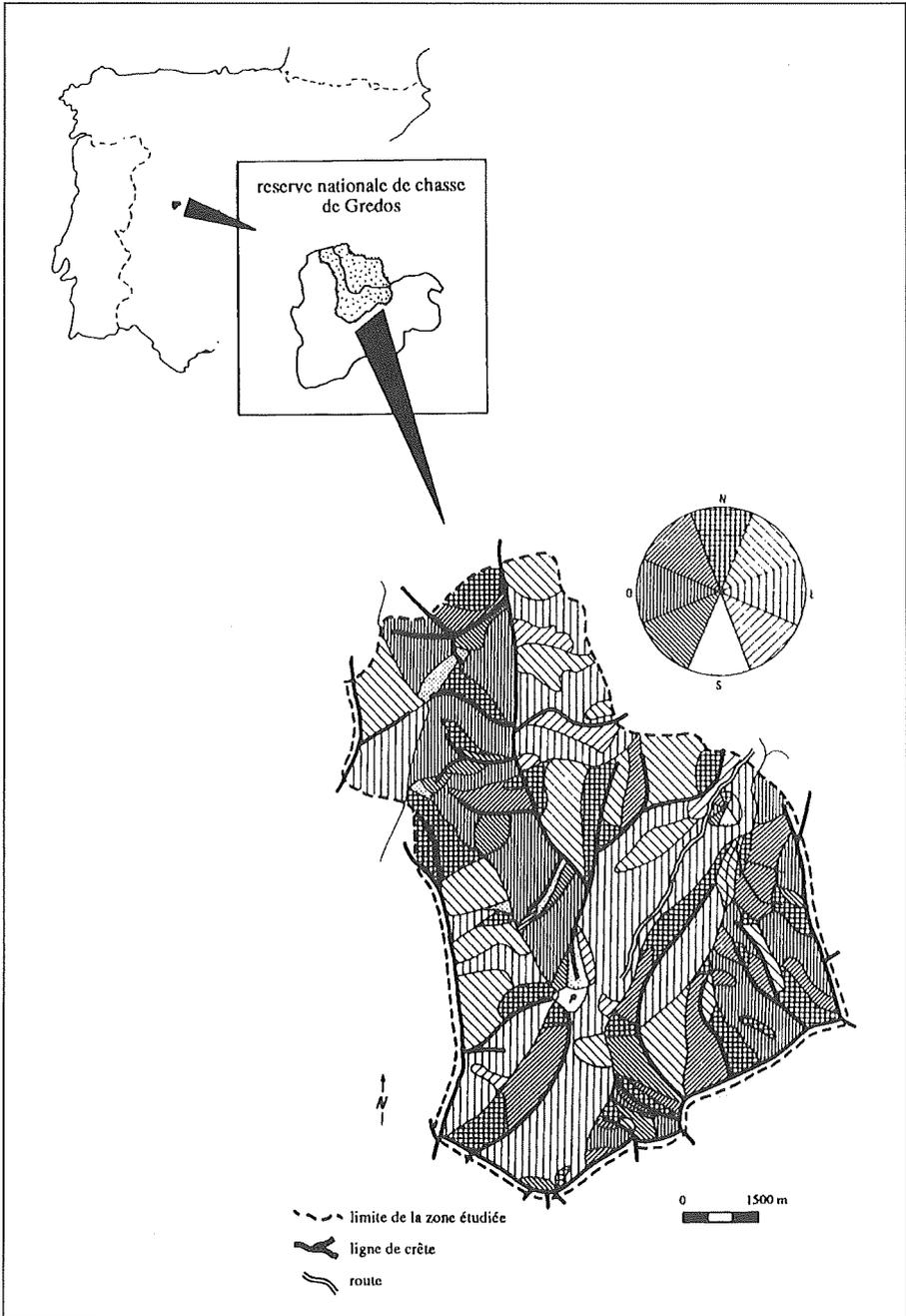


FIG. 2 - Localisation de la réserve nationale de Gredos et cartographie des topographies et orientations de la zone d'étude.

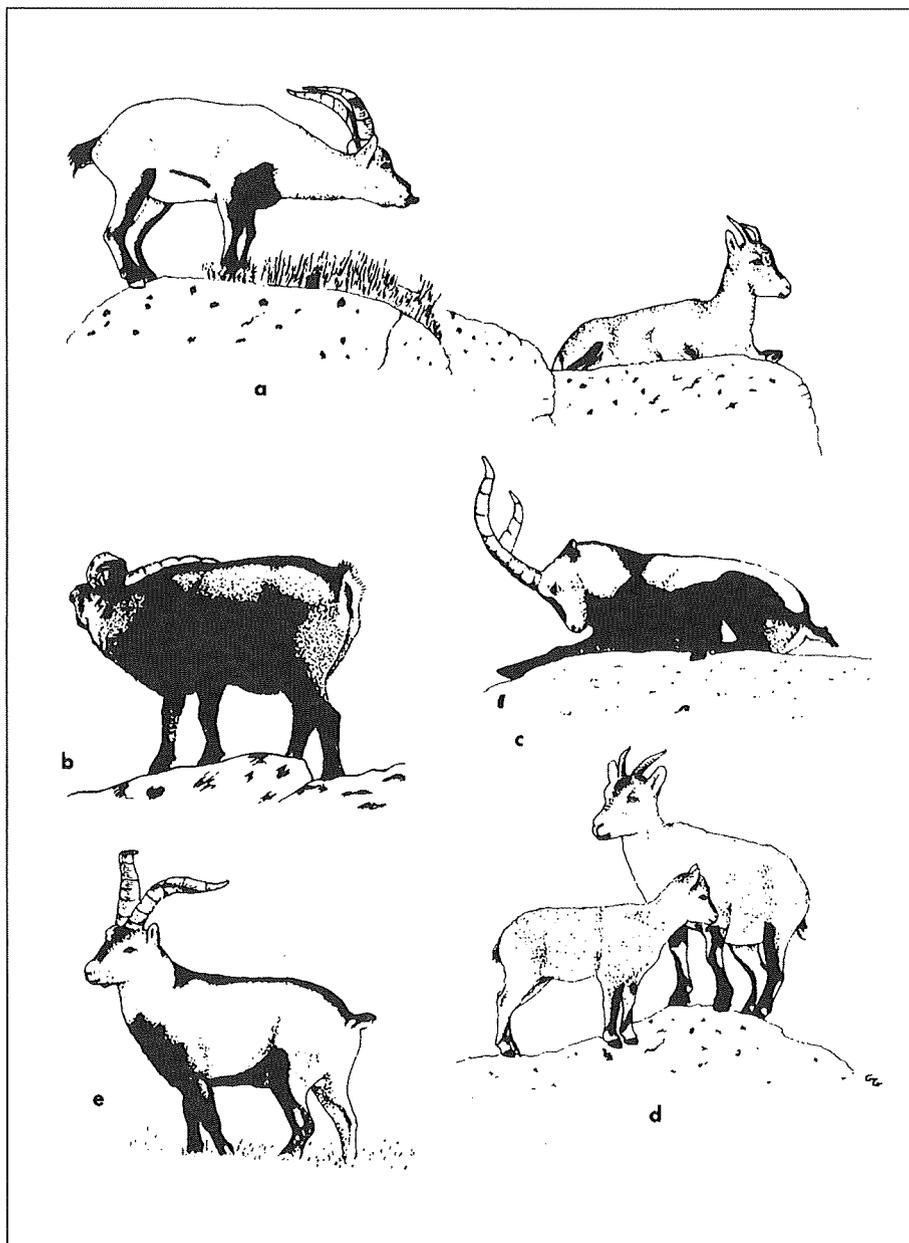


FIG. 3 - Aspect et morphologie d'individus de différents âges et sexes au mois de décembre : a/ mâle de sixième année courtisant une femelle ; b/ mâle âgé en posture de cour ; c/ mâle de neuvième année en somnolence, les cornes entraînent la tête vers le bas ; d/ femelle et son cabri de l'année ; e/ mâle de septième année légèrement alerté par l'observateur.

CLASSES DE DESCRIPTEURS DU MILIEU				
Exposition	Altitude	Faciès	Pente	Topographie
E1: nord	A1: 1500-1600m	M1: rocher	P1: 0° à 5°	R1: versant uniforme
E2: nord-est	A2: 1600-1700m	M2: terre	P2: 6° à 30°	R2: ligne de crête
E3: est	A3: 1700-1800m	M3: pelouse	P3: 31° à 60°	R3: fond de vallée
E4: sud-est	A4: 1800-1900m	M4: lande basse		R4: replas
E5: sud	A5: 1900-2000m	M5: lande haute		R5: base de barre rocheuse
E6: sud-ouest	A6: 2000-2100m	M6: éboulis		R6: étendue plane
E7: ouest	A7: 2100-2200m	M7: prés		
E8: nord-ouest	A8: 2200-2300m			

CLASSES D'INDIVIDUS		
C: jeunes de 1 ^{ère} année	F: femelles de plus de 2 ans	J: femelles ou indéterminés de 2 ^{ème} année
MA: mâles de 1 à 2 ans	MB: mâles de 3 à 5 ans	MC: mâles de plus de 5 ans

TABLEAU I - Classes de descripteurs du milieu et d'individus.

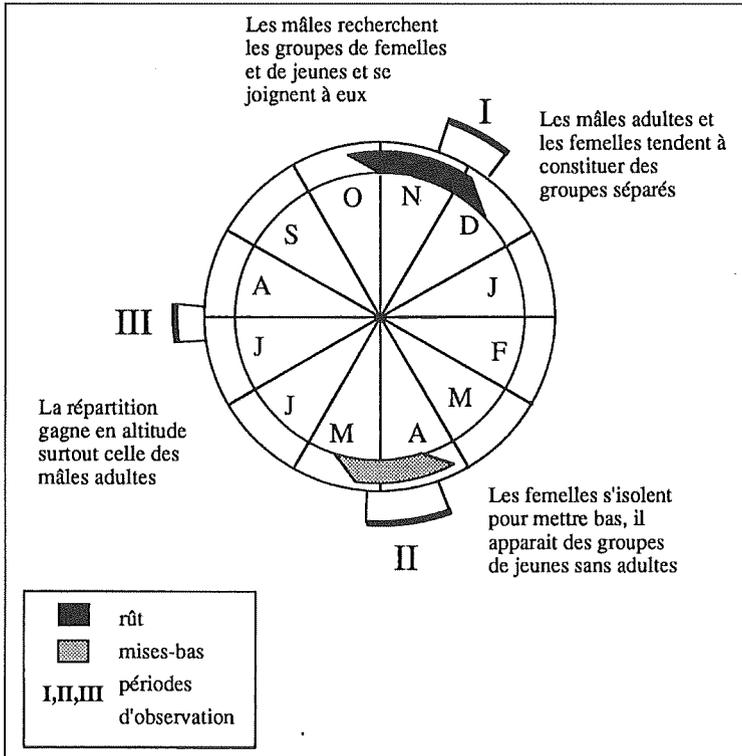


FIG. 4 - Localisation des trois périodes d'observation selon les événements importants du cycle annuel.

B) SITE D'ÉTUDE

La sierra de Gredos fait partie des cordillères centrales espagnoles; son axe s'étire d'est en ouest, créant ainsi des versants nord et sud bien différenciés. Les altitudes dans le périmètre de la réserve oscillent entre 1600 et 2500 mètres pour le versant nord et débutent un peu plus bas (600 mètres) au sud. Le point le plus haut de la chaîne, le pic Almanzor, culmine à 2592 mètres. Couvrant quelques 10 000 ha, cette réserve est située à cheval sur la crête constituant l'axe de la chaîne, la zone habitée par les bouquetins s'étend au-delà des limites de l'aire protégée.

Le massif est d'origine granitique; d'énormes blocs, empilés les uns sur les autres et extrêmement stables, confèrent au site son aspect remarquable. Ces chaos rocheux sont très fréquentés par les bouquetins (repos, fuite,...) et alternent avec des terrasses gazonnées caractéristiques.

Le climat se présente sous deux aspects. L'orientation de la chaîne crée sur le versant nord un climat assez froid et la neige est présente de 4 à 6 mois par an. Un vent glacial, presque continu, soufflant souvent du nord rend, même par beau temps, les observations statiques difficiles. L'exposition méridionale de l'autre versant conditionne un climat sec et plus chaud avec des températures souvent torrides en été, incitant les bouquetins à rechercher l'ombre des failles et cavernes. Malgré ce climat froid, les précipitations sont rares et les ruisseaux, marqués au printemps par la présence d'herbe bien verte le long de leur cours, sont pratiquement tous asséchés en été. La brume de prédominance Sud en passant les crêtes a souvent gêné mes observations.

Cette dualité climatique a bien sûr des répercussions sur la végétation. Pour les versants sud, l'exposition alliée à une tranche altitudinale plus étendue (600 à 2 500 mètres) permet la présence d'étages bien marqués. Aux forêts de chênes *Quercus pyrenaica*, *Q. toza* et de pins pignons *Pinus pinaster* succèdent des forêts de pin sylvestre modelées en bosquets vers 1300 mètres. Plus haut, les maquis de genévriers *Juniperus communis*, de bruyère arborescente *Erica arborea* et surtout de genêt *Genista florida* dominant et rendent la progression difficile hors des sentiers. Ce genêt, véritable petit arbre pouvant atteindre deux à trois mètres de haut, est souvent incendié pour accroître la superficie des pâturages utilisés par les troupeaux de vaches, chèvres et chevaux en été. Cette plante est aussi un élément important dans l'alimentation des bouquetins: les tiges sont broutées toute l'année et représentent une part considérable de la ration alimentaire lors des hivers rigoureux; au printemps, ce sont surtout les fleurs qui sont recherchées alors que les jeunes rameaux et les fruits (gousses) sont consommés en été. Les bouquetins ont d'ailleurs des attitudes caractéristiques lorsqu'ils broutent cette plante, le seul moyen pour eux de briser les tiges très élastiques consiste en effet à mordre le végétal en tirant d'un coup sec vers le haut. Mais l'utilisation de ces végétaux n'est pas uniquement d'ordre alimentaire, ainsi les mâles les utilisent souvent comme partenaires de leurs joutes solitaires (horning). Sur les lignes de crêtes, j'ai relevé deux autres espèces de genêts *Genista lusitanica* et *G. carpenata* qui forment des coussinets hérissés de piquants pouvant être malgré tout consommés par les bouquetins (J.P. CRAMPE, comm. pers.).

Constituant les taches claires sur les versants, les pelouses et garrigues occupent les places laissées libres par les rochers et le maquis. Elles sont principalement constituées de graminées:

- l'*Agrotis Agrotis trunculata*, de loin la plus répandue;
- le Nard raide *Nardus stricta*, plante silicole aux touffes serrées;
- la Canche flexueuse *Deschampaia flexuosa* aux tiges raides de 30 à 80 cm;
- de nombreuses variétés de Linaires *Linaria sp.*, Saxifrages *Saxifraga sp.*, Digitales *Digitalia sp.*, colorent les prairies au printemps;
- sur les zones de garrigue du versant sud existe aussi une lavande *Lavandula stoechas*.

Les versants nord présentent à peu près les mêmes espèces, principalement le maquis de genêts. Les différences les plus notables concernent l'absence d'étagé forestier, du moins à l'intérieur du périmètre de la réserve et la présence de zones occupées par la fougère aigle *Pteris aquilina*.

C) MÉTHODE D'ANALYSE DES DONNÉES

Les données ont été recueillies lors de parcours systématiques visant à couvrir les zones les plus régulièrement fréquentées par les bouquetins. L'information, portant sur la composition des groupes, leur localisation, le milieu fréquenté, était consignée sur des cassettes audio puis retranscrite par fiches. Cet ensemble a ensuite été soumis à une analyse factorielle des correspondances (AFC) permettant de définir quels sont les paramètres (descripteurs du milieu et classes d'individus : cf. tableau I) qui contiennent le plus de variabilité dans les données. En d'autres termes il s'agit de dégager quelles sont les conditions du milieu qui ont été le plus diversement utilisées, au fil des trois périodes d'observation, par les bouquetins et quelles sont les classes d'âge et de sexe qui présentent les plus fortes variations saisonnières dans l'utilisation de cet espace. En outre, on peut par cette approche dégager les redondances entre variables, soit les paramètres qui sont utilisés sur le même mode par les animaux, soit les classes d'individus qui utilisent le milieu de façon similaire, ces redondances sont décelées par la proximité des éléments dans l'espace factoriel. Souvent ces relations mettent en évidence des «complexes» de descripteurs qui correspondent à des habitats bien déterminés. Une analyse plus approfondie peut permettre alors de déceler au sein de cet ensemble de variables celles qui sont «pertinentes», supposées donc déterminantes dans les choix des animaux.

J'ai également réalisé un ajustement polynomial sur les fréquences relatives d'utilisation des descripteurs les plus significatifs sur les différents axes (fig. 7 à 10). Cette procédure n'a pas dans le cas présent valeur de modèle, elle permet simplement de comparer plus aisément les évolutions saisonnières selon les descripteurs, l'âge et le sexe des animaux.

II. - RÉSULTATS

A) INTERPRÉTATION DE L'AFC

	<i>fact. 1</i>	<i>fact. 2</i>	<i>fact. 3</i>	<i>fact. 4</i>
Contribution (%) à l'inertie totale du nuage des données	39	17,8	14,0	10,5
Contributions cumulées	39	56,8	70,8	81,3

Les quatre premiers axes expliquent près de 82% de l'inertie du nuage de données. Dans les figures qui suivent, on n'a pris en compte que les classes de paramètres ayant les plus fortes corrélations aux 4 premiers axes.

Axe 1 (fig. 5)

Il oppose les conditions de haute altitude : topographies de crête (R2), expositions au Nord-Ouest (E8) et surtout altitudes comprises entre 2200 et 2300 m (A8), à toutes les autres conditions de milieu (fig. 5a), notamment aux altitudes comprises entre 1900 et 2000 m (A5). Comme l'indiquent les positions des classes d'individus, sur la partie positive de l'axe (fig. 5b), ces descripteurs (R2, E8, A8) caractérisent l'environnement utilisé durant l'été. On peut considérer que cet axe différencie cette saison des autres par la dimension altitudinale, notamment pour les mâles de classe C associés à la tranche 2200-2300 m. Ces altitudes ne sont utilisées qu'à cette saison ce qui explique une position très à l'écart sur l'axe pour cette tranche. Ce trait est moins marqué pour les mâles de 3 à 5 ans (classe B). Les autres classes, à cette saison, présentent aussi cette tendance à l'élévation altitudinale mais à des niveaux moins marqués que les mâles.

Axe 2 (fig. 5)

Il dégage certaines conditions d'exposition (E6 : Sud-Ouest et E5 : Sud) et les topographies de replat (R4), secondairement les expositions au N.-E. (E2), en les opposant aux pentes comprises entre 6 et 30° (P2). Si l'on considère la position des classes d'individus sur l'axe (fig. 5b), celui-ci différencie les observations de printemps de celles recueillies en hiver. On remarque que c'est à cette saison du rut qu'apparaît la plus grande homogénéité des environnements fréquentés par les différentes classes d'âge et de sexe (les points sont très regroupés), les individus tendent à s'associer en groupes mixtes importants.

Axe 3 (fig. 5)

Il contient une plus faible part de la variabilité. La dimension du facies végétal apparaît sur cet axe. Selon sa direction s'opposent les environnements rocheux (M1), les expositions au Nord (E1) et les pentes fortes (P3) sur la moitié négative aux facies de lande basses (M4) sur la moitié positive.

Cet axe tend surtout à différencier les conditions de milieu utilisées par les différentes classes d'âge et de sexe en été (fig. 5b). Les mâles les plus âgés (MC) apparaissent à l'extrémité positive de l'axe, occupant une position symétrique de celle des femelles et jeunes, situés sur l'extrémité négative. Les descripteurs qui marquent cette opposition sont les landes basses (M4) côté positif, associées aux mâles âgés et un ensemble de trois conditions sur la partie négative : les facies rocheux (M1), les expositions au Nord (E1) et les pentes fortes (P3), à proximité de la position factorielle des femelles et jeunes (fig. 5a). On remarque que les mâles d'âge intermédiaire (classe B) occupent une position proche de l'origine de l'axe. En fait, si l'on excepte l'absence de localisation sur des terrains fortement pentus, qui rendrait compte de leur position intermédiaire sur l'axe, les tendances sont très voisines de celles des femelles et des jeunes pour les descripteurs considérés. Il y a donc une ségrégation sexuelle mais aussi selon l'âge des mâles dans l'utilisation du milieu en été.

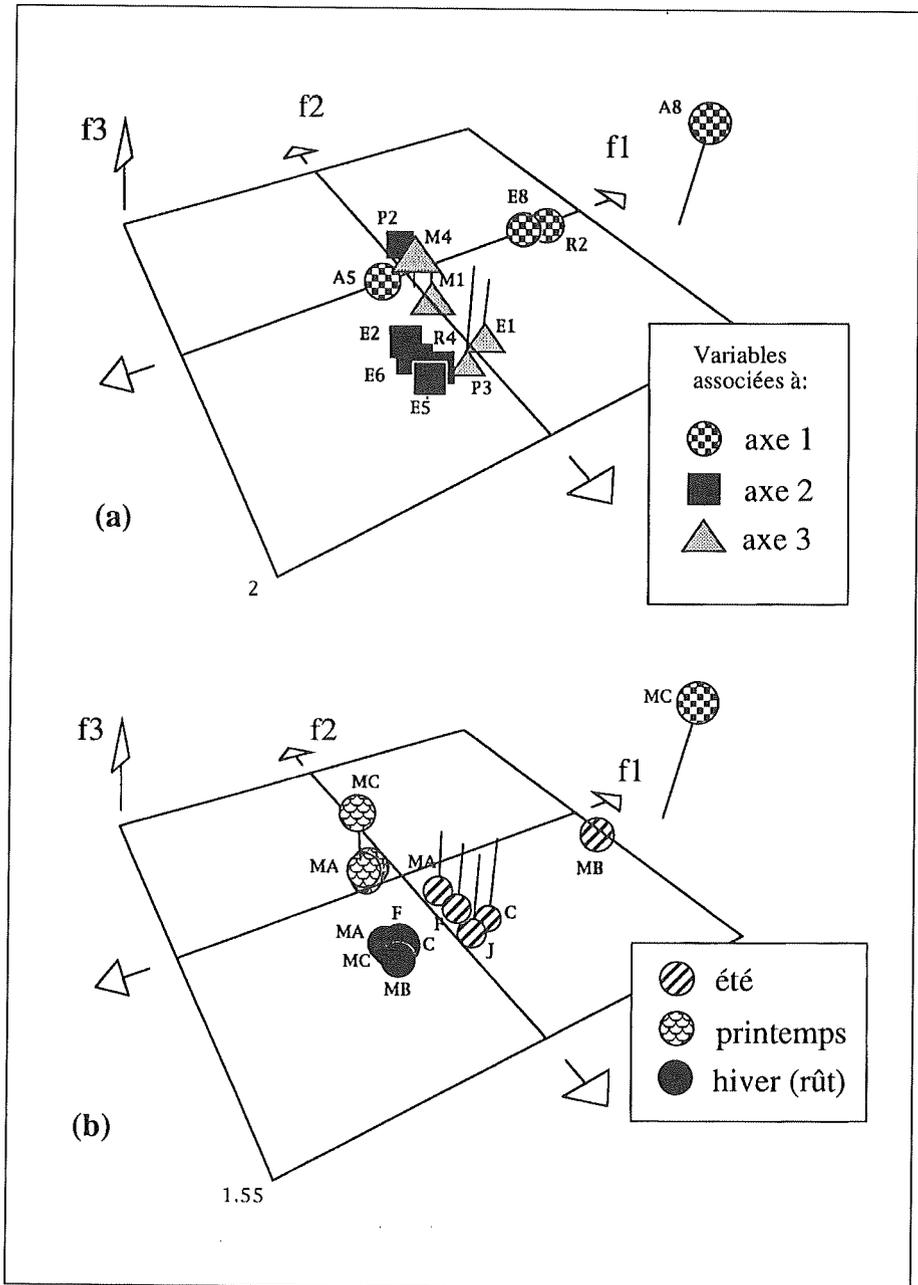


FIG. 5 - Organisation des descripteurs environnementaux (a) et des classes d'individus (b) dans l'espace des trois premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances (cf. tableau I pour la signification des codes).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Enfin, on remarque, lorsque l'on considère l'espace factoriel des trois premiers axes (fig. 5b), que l'axe 3 différencie une fois de plus les mâles C au printemps des autres classes, du reste très regroupées dans l'espace factoriel; les milieux utilisés par ces classes à cette saison sont semblables pour les descripteurs corrélés à ces axes. Si l'on considère la position des descripteurs environnementaux les plus significatifs, cet écart semble rendre compte d'une utilisation plus faible des faciès rocheux (M1) par les mâles âgés à cette saison.

B) ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DE LA RELATION

AUX CLASSES DE PARAMÈTRES LES PLUS SIGNIFICATIVES SELON L'ÂGE ET LE SEXE

Les figures 6 à 8 présentent, pour les variables les plus associées aux trois premiers axes de l'AFC, une schématisation des variations saisonnières de l'utilisation de ces variables ainsi qu'une comparaison de ces valeurs pour les différentes classes d'âge et de sexe (partie b des figures).

Les variations d'utilisation des conditions du milieu les plus liées à l'axe 1 de l'AFC sont importantes. On note un accroissement important de l'utilisation des crêtes (R2), des expositions à l'ouest (E8) et de la tranche altitudinale 2200-2300 m (A8) de l'hiver à l'été (fig. 6a), notamment chez les mâles âgés (fig. 6b). Les mâles de 3 à 5 ans présentent des tendances intermédiaires entre leurs aînés et les femelles et jeunes pour lesquels cette évolution est moins marquée. Les données correspondant aux mâles de 1 et 2 ans doivent être considérées avec circonspection car elles sont peu nombreuses et soumises à erreurs de détermination. On remarque malgré tout une localisation importante de cette classe sur des expositions au Nord-Ouest, tendance apparue pour les mâles les plus âgés. Par contre une diminution dans l'utilisation des altitudes 1900-2000 m existe pour toutes les classes d'individus (fig. 6), les données semblent en outre indiquer que les femelles observées dans cette tranche altitudinale en été ne sont pas accompagnées de chevreux (fig. 6b).

la figure 7a schématise les fluctuations saisonnières dans l'utilisation des variables-milieu les plus associées à l'axe 2 de l'AFC. On remarque une utilisation importante par toutes les classes d'individus des pentes comprises entre 6° et 30° au printemps. La différence entre les classes d'âge et de sexe est moins marquée que dans le cas des variables associées à l'axe 1 (fig. 7b). On notera cependant que le niveau de présence sur ces valeurs de pentes est distinct entre mâles et femelles pour l'hiver et l'été et que les mâles de plus de 5 ans présentent des variations plus marquées que les mâles de 3 à 5 ans. Enfin, les expositions au sud-ouest sont délaissées dès le printemps.

L'utilisation des faciès rocheux (fig. 8a), descripteur qui explique le plus d'inertie sur l'axe 3, ne contribue pas à différencier fondamentalement les tendances globales entre les mâles et les femelles-jeunes. On observe une augmentation dans l'utilisation de ce substrat de l'hiver à l'été, même si au printemps les mâles âgés (fig. 8b) l'utilisent peu (ce sont les prairies humides qui sont à cette saison régulièrement fréquentées). C'est en été que cette classe se différencie le plus des autres par une présence importante dans des faciès de landes basses, contrairement aux mâles plus jeunes qui présentent des tendances similaires aux femelles et chevreux.

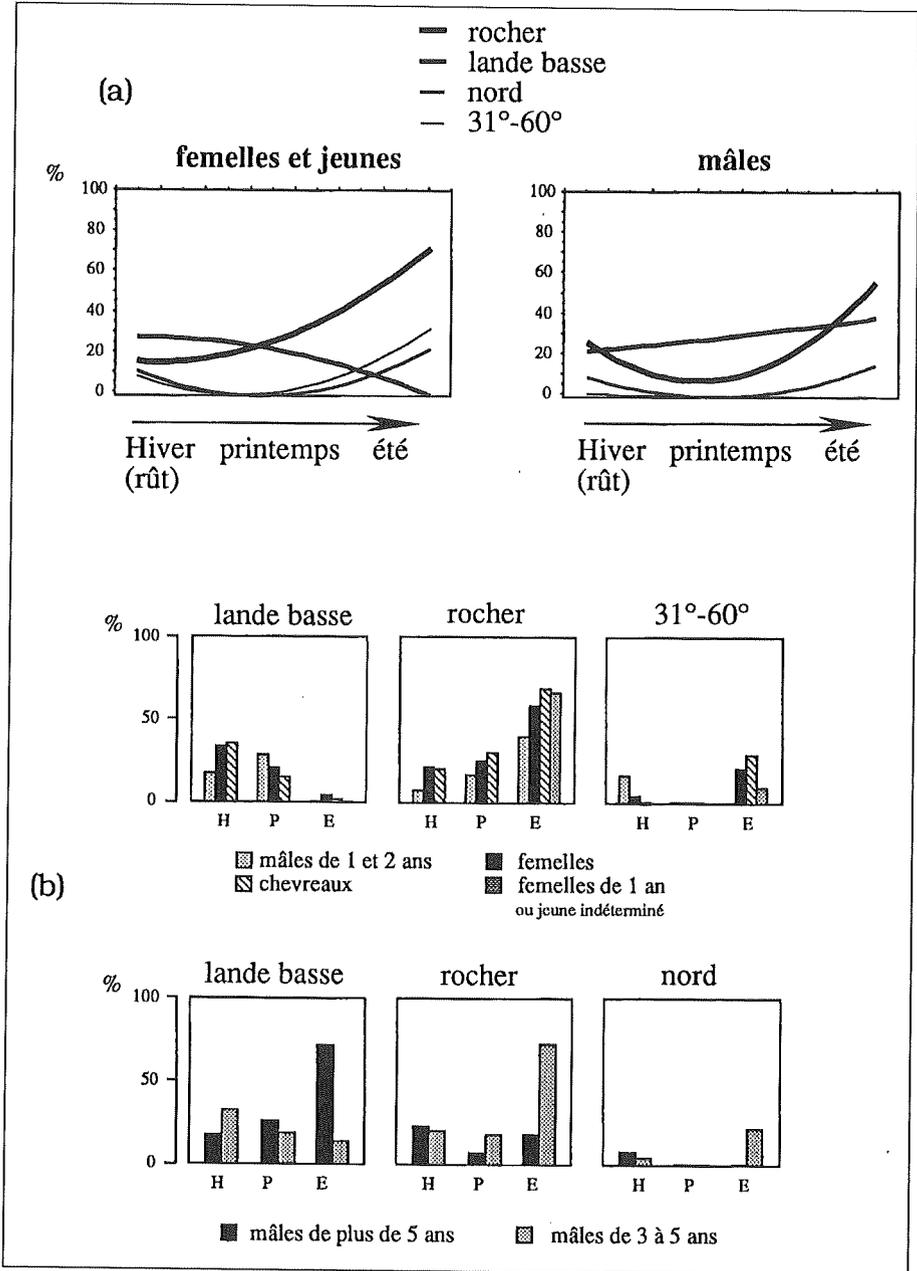


FIG. 8 - Représentation identique à la figure 6 mais pour l'axe 3 de l'AFC.

III. - DISCUSSION

A) SYNTHÈSE DES RÉSULTATS ET COMPARAISON AVEC LA BIBLIOGRAPHIE

Si l'utilisation d'habitats distincts par les mâles et les femelles est associée à la ségrégation sociale des sexes, l'utilisation d'habitats similaires n'implique pas obligatoirement une localisation dans de mêmes sites, les animaux peuvent utiliser des quartiers distincts qui présentent des caractéristiques biophysiques identiques ou encore se succéder sur un même site, seule une étude analysant la simultanéité ou la proximité spatiale peut apporter des précisions complémentaires.

Les tendances qui apparaissent dans l'AFC reposent sur un faible nombre d'observations, notamment pour la période estivale, et doivent donc être considérées avec précaution. La zone d'étude est peu étendue et seule une petite fraction de la population a été observée. Il serait ainsi hasardeux d'utiliser ces données seules pour établir un modèle des préférences écologiques des individus de cette population et bien peu légitime d'en tirer des généralités pour l'écologie de l'espèce en Espagne (cf. CRAMPE, 1989). Dans une situation où peu de données sont disponibles, une seule observation correspondant à un groupe important d'animaux relevés dans un même habitat va influencer considérablement l'organisation des points dans l'espace factoriel, c'est le cas pour la position des points représentant les mâles de classe B et C en été et au printemps. Il faut surtout voir dans les résultats présentés ici l'exemple d'une démarche plutôt qu'un «modèle» élaboré à partir d'un grand volume d'information. Ainsi, le traitement des données par une méthode multidimensionnelle présente un avantage parmi d'autres, celui de permettre la comparaison des sources de variabilité observées. Par exemple, le comportement des femelles qui tendent à gagner des zones refuges pour mettre bas après s'être séparées du jeune de l'année précédente, événement important dans le cycle annuel, représente une faible part (portée par l'axe 4) de la variation globale lorsqu'il est replacé dans une dynamique annuelle.

Ces remarques préliminaires formulées, les sources de variation évoquées dans l'introduction, une dimension saisonnière et une dimension liée à l'âge et au sexe des individus, apparaissent dans les données. Il est en tout premier lieu intéressant de remarquer que ces deux types de variabilité sont contenues dans l'axe 1 et différencient l'utilisation de l'espace en été notamment par les mâles. C'est donc à cette saison que les variations les plus importantes existent, produites par un «éclatement» de la répartition des animaux dans le milieu. L'analyse indique en outre que la variation est surtout d'ordre altitudinal, et ceci appelle une nouvelle remarque. Comme le signale fort justement CHOISY (1990 a), l'altitude ne peut être considérée comme un facteur écologique car elle n'agit pas directement mais au travers d'autres dimensions telles que la température, la pression atmosphérique, etc... Ainsi paradoxalement, en montagne, une analyse des déterminants de l'utilisation de l'espace qui prendrait en compte les facteurs écologiques liés à l'altitude pourrait faire l'économie de cette dimension. Il est bien évident qu'en matière de gestion, l'approche est tout autre et le gradient altitudinal constitue une variable descriptive et analytique fort utile.

Pour en revenir aux variations observées, les habitats fréquentés par les différentes classes ne sont similaires que durant le rut. A cette période, en effet, les groupes de reproduction comprennent souvent des individus de différents âges et

sexes. Par contre en été, malgré le faible nombre d'observations (36 mâles de classe C, 44 mâles de classe B), la quasi totalité des mâles de plus de 3 ans quittent les sites fréquentés en hiver et au printemps. A l'opposé, un comportement sédentaire existe chez des groupes de femelles et jeunes utilisant certains sites de basse altitude, tout au moins pour les trois périodes d'observation. Ceci interroge sur la transmission des modes d'utilisation de l'espace entre les femelles et les jeunes, selon le sexe du jeune ainsi que sur les processus de socialisation impliqués. On pourra sur ce thème se référer à BON (1991). Ainsi, les différences dans l'utilisation saisonnière de l'habitat (variations moins marquées chez les femelles et jeunes que chez les mâles âgés) pourraient être entretenues par des phénomènes de socialisation bien distincts. Les jeunes femelles restent le plus souvent dans leur groupe d'origine et adoptent pour la plupart des modes de déplacement similaires à ceux de leur mère, contrairement aux jeunes mâles qui quittent tôt ou tard leur groupe familial pour s'associer à des mâles non directement apparentés dont ils vont «apprendre» les déplacements saisonniers, des faits rapportés par FESTA-BIANCHET (1986a) chez le bighorn.

Il est difficile de placer ces résultats dans le cadre le plus large de travaux similaires car il existe peu d'études abordant ces aspects pour cette espèce. A ma connaissance, deux travaux seulement abordent les différences entre des classes d'âge et de sexe chez le bouquetin ibérique. ALADOS et ESCOS (1987) mettent en évidence une variation liée à l'âge et au sexe dans le régime alimentaire. Si les jeunes sont plutôt herbivores, les mâles consomment plus de feuilles et les femelles présentent un régime intermédiaire. FANDOS (1986), dans la même population, dégage des différences au travers de descripteurs du milieu tels que l'altitude, la pente, l'exposition, le facies végétal, etc.

Les données sur le bouquetin alpin sont plus nombreuses, STEINBORN (1973) apparaît comme un des précurseurs dans ce type d'approche. Les observations recueillies durant la première quinzaine de septembre dans le Parc du Grand Paradis montrent une ségrégation des sexes, les femelles et jeunes utilisant des habitats plus pentus et rocheux à des altitudes et des expositions distinctes de celles où sont observés la plupart des mâles. TERRIER (1986) constate également que certaines zones du Parc du Mercantour sont plutôt fréquentées par l'un ou l'autre sexe, l'auteur remarque que cette répartition différentielle est associée à des phénomènes de colonisation par les mâles, mais les relations entre ces différences et les facteurs du milieu ne sont pas envisagées. Des données plus récentes (TERRIER et POLAERT, 1990; TERRIER, 1990) confirment cela en mettant en évidence de grands déplacements chez deux mâles équipés de balise Argos, l'ampleur des mouvements d'un mâle récemment lâché étant plus importante que celle d'un mâle déjà installé sur un site. Ce trait, qui traduit une plus grande prédisposition à engager des déplacements importants chez les mâles, surtout lorsqu'ils sont jeunes, semble assez général chez les ongulés (CAUGHLEY, 1969; NELSON et MECH, 1984; CLARKE, 1986; GONZALEZ et LAUGA, in prep.). Il a été signalé par CAUGHLEY comme l'un des principaux facteurs de colonisation chez le thar himalayen introduit en Nouvelle Zélande, processus au cours duquel des femelles en phase de colonisation peuvent se reproduire dès leur arrivée sur de nouveaux sites car des mâles y sont déjà présents.

Un bilan de l'ensemble des travaux fait bien apparaître l'altitude comme le facteur différenciant le plus l'utilisation saisonnière de l'espace par les mâles et les

femelles. Au sein de deux populations sympatriques d'isards et de mouflons, GONZALEZ et LAUGA (in prep.) décèlent une tendance à utiliser des altitudes plutôt basses chez les isards mâles. Des faits similaires sont rapportés pour le bouquetin alpin (FRANCISCI *et al.*, 1985), pour le chamois (KRÄMER, 1969 et SHANK, 1985). Par contre FANDOS (1986) observe les bouquetins mâles à de plus hautes altitudes que les femelles et les jeunes. Mais d'autres formes de répartition existent; STEINBORN (1973) montre ainsi qu'en septembre, les bouquetins mâles utilisent, au Grand Paradis, des zones peu fréquentées par les femelles, à plus basse ou à plus haute altitude. En revanche, RIGAUD (1985) ne dégage pas de différence dans la répartition altitudinale de mouflons mâles et femelles étudiés dans le Puy de Sancy. La variabilité dans cette relation à l'altitude montre une fois de plus que celle-ci n'agit pas directement mais au travers d'autres facteurs largement dépendants de la saison bien sûr, mais aussi des conditions de latitude, longitude, continentalité, disponibilités des ressources de différents ordres, etc...

B) HYPOTHÈSES CAUSALES SUR LES DIFFÉRENCES OBSERVÉES

Chez les ongulés, les dissemblances dans l'utilisation de l'espace par les différentes classes d'âge et de sexe sont classiquement considérées comme associées au comportement alimentaire et à la disponibilité trophique. Trois grands types de stratégies permettant la cohabitation sont décrits:

- les animaux se nourrissent dans des habitats ou des micro-habitats distincts;
- les régimes alimentaires sont similaires mais les répartitions spatiales ou temporelles sont bien différenciées;
- les répartitions spatio-temporelles sont largement recouvrantes mais les nutriments sont distincts.

En tout premier lieu, il semble évident que la séparation des sexes, hors de la période du rut, ne dépend pas d'un simple déterminant, contrairement à ce qui a été suggéré dans certaines études sur le bighorn (GEIST, 1971; GEIST et PETOCZ, 1977; MORGANTINI et HUDSON, 1981). La variété des situations observées confirme cette idée. Comme le soulignent CLUTTON-BROCK (1982) et SHANK (1985), la diversité des niches utilisées par les différentes classes d'âge et de sexe peut être plus ou moins marquée au sein d'une même population. Des hypothèses concernant les déterminants apparaissent dans des études privilégiant, selon la nature des données, certains aspects de cette diversification des stratégies:

- sélection naturelle qui favorise des modalités distinctes d'utilisation de l'espace pour minimiser la compétition intraspécifique (GEIST et PETOCZ, 1977 chez le bighorn);
- stratégies anti-prédateur distinctes (GEIST et BROMELY, 1978, pour les cervidés; JAKIMCHUK *et al.*, 1986, pour le caribou);
- différences morphophysiologiques ou autres causes responsables de choix distincts d'habitats (SHANK, 1979, pour le chamois, *in* MORGANTINI et HUDSON, 1981) ou de régimes alimentaires dissemblables (SHANK, 1982, pour le chamois). Cet aspect est également développé par FRANCISCI *et al.* (1986) chez le bouquetin. Le dimorphisme est accentué, les femelles peuvent être deux fois moins lourdes que les mâles et leurs besoins énergétiques sont moindres, hormis durant la lactation. De plus, leur faible poids diminue la dépense énergétique durant des déplacements sur des zones pentues et tourmentées, elles sont capables d'utiliser une plus grande

variété d'habitats que les mâles. Ce trait apparaît dans notre étude en été, mais les causes sont distinctes. La présence constante d'un certain nombre de femelles sur des zones de faible altitude à proximité de la route accroît la diversité des habitats utilisés à cette saison, mais les déterminants semblent plutôt liés à l'activité humaine. Ainsi, contrairement aux conclusions des auteurs, les femelles apparaîtraient plus opportunistes que les mâles, mais d'autres facteurs sont à prendre en compte, par exemple la chasse exercée uniquement sur les mâles au moment de mon étude; – optimisation de la fitness individuelle de chaque mâle qui à l'écart des femelles réduit ses pertes d'énergie en évitant des interactions sociales à des périodes où les femelles ne sont pas fécondables (MORGANTINI et HUDSON, 1981). Cette hypothèse est comparable à celle de SHANK (1985) pour le chamois, chaque mâle réalise un compromis entre différents besoins (parmi d'autres, l'isolement social et besoins alimentaires).

Toutes ces hypothèses ont des points communs. En premier lieu, la plupart d'entre elles attribuent aux mâles le rôle actif dans la séparation des habitats, en second lieu la genèse des différences observées n'est pas abordée sous l'angle de l'ontogenèse. Ce dernier point est facilement justifiable car il découle des exigences d'une telle approche. Quantifier l'ontogenèse de l'occupation de l'espace chez un certain nombre d'individus suivis de leur naissance à l'âge adulte constitue encore un défi technologique. Quant au rôle actif joué par les mâles, la diversité des situations évoquées dans la bibliographie, où l'initiative de la séparation peut revenir aux femelles (MORGANTINI et HUDSON, 1981; CLARKE, 1986) ou se manifester différemment au sein d'une même population (CLUTTON-BROCK *et al.*, 1982; SHANK, 1985), laisse supposer comme l'indique FISLER (1977) que la niche écologique est avant tout soumise à une variation individuelle. Ainsi, le passage à des dimensions plus globalisantes (classes d'âge et de sexe, population, espèce) ne devient totalement opérationnel que si l'on a pu estimer l'étendue de cette variation.

C) QUELQUES CONSIDÉRATIONS SUR LES IMPLICATIONS

DE CES POLYMORPHISMES COMPORTEMENTAUX POUR LA GESTION DU BOUQUETIN

Les phénomènes de colonisation spontanée ou provoquée auxquels nous assistons actuellement (pour l'*ibex*: WIERSEMA, 1989b; GAUTIER et VILLARET, 1990; CHOISY, 1990), tendent à démontrer que le spectre écologique de nombreuses espèces sauvages est plus large qu'on ne le supposait jusqu'alors. En fait les études de références, souvent rigoureuses, décrivaient des situations résultant d'une pression anthropique intense qui ne laissait vacants que les milieux les moins propices aux activités agropastorales; même si en certains sites, la déforestation a étendu vers les basses altitudes des écotones de lisière offrant des conditions favorables aux bouquetins (WIERSEMA, 1989a). Aujourd'hui, cette pression diminue dramatiquement dans de nombreuses régions et on assiste à des phénomènes de recolonisation spontanée ou provoquée dans des zones soumises à déprise humaine. Les caractéristiques de certains de ces milieux débordent dans bien des cas les limites écologiques traditionnellement connues. Les introductions d'espèces, au-delà des aspects négatifs d'ordre éthique et biologique, permettent également d'apprécier les compétences écologiques considérables de bien des espèces.

Ainsi, la diversité des phénotypes comportementaux que l'on observe questionne sur les possibilités réelles de colonisation des ongulés sauvages. Ce que l'on

considérerait jusqu'alors comme des limitations ataviques ou endogènes, une niche théorique dans laquelle chaque espèce était enfermée par sa propre phylogénèse, apparaît à présent comme des limites artificielles et transitoires imposées par les aléas de l'activité humaine. Et cette nouvelle appréciation de la biologie des ongulés sauvages doit être prise en compte dans les programmes de gestion à venir. Le bouquetin, symbole de la verticalité, animal du vertige et des sommets, est aussi un «réfugié» dont les compétences morpho-physiologiques ont permis la survie en des lieux où seuls quelques chasseurs entêtés et aguerris pouvaient le traquer. Cette pression disparue, restent les véritables exigences de l'animal. Le rocher et sa verticalité, image atavique et «culturelle» de la sécurité, le rassure mais où qu'il se trouve, dans les étages sub-alpin et alpin certes, mais aussi en forêt, dans les gorges calcaires ou à proximité de la mer (CRAMPE, 1991).

L'étude de l'utilisation de l'espace par des bouquetins dont on connaît non seulement l'âge, le sexe mais aussi l'identité au sein de population aux statuts divers permet de mieux cerner l'étendue de cette variabilité dans l'utilisation du milieu. L'espace des possibles connus peut alors améliorer le niveau de prévisibilité des opérations de gestion notamment si des constantes dans les modalités de l'utilisation de l'espace apparaissent. Nous en connaissons déjà quelques unes, la présence sur les sites de zones rocheuses offrant certaines caractéristiques topographiques et structurales, la recherche en hiver de zones déneigées à bonne disponibilité trophique, l'utilisation de grands axes de déplacement (lignes de crête) pouvant servir de voies de colonisation lorsqu'un seuil de densité pousse certains animaux à gagner d'autres secteurs. Si l'on se doute des déterminants de tels comportements (compétition alimentaire, pression sociale,...), seul le suivi individuel et constant d'un certain nombre de sujets de différents âge et sexe pourra servir de base à la quantification de tels phénomènes. Mais dans ce domaine, la sophistication des systèmes de repérage n'a pas de sens en tant que telle; ces techniques doivent s'articuler avec des descriptifs cartographiques numérisés où l'on pourra «injecter» les localisations géographiques. Par ailleurs, la notion d'indicateur comportemental, dont on suppose l'efficacité, notamment dans un contexte coût/bénéfice (MC TAGGART COWAN, 1974; SCHALLER, 1977; BERGER, 1979; HUTCHINS et GEIST, 1987), ne peut être opérationnalisée qu'au travers d'un réseau d'observateurs relevant suffisamment de données selon un protocole standardisé. La synthèse des recherches menées en France sur le bouquetin constitue sans nul doute un préambule stimulant pour cette nouvelle étape.

BIBLIOGRAPHIE

- ALADOS (C.L.) et ESCOS (J.), 1987. - Relationships between movement rate, agonistic displacements and forage availability in spanish ibexes (*Capra pyrenaica*). *Biology of Behaviour*, 12: 245-255.
- BERGER (J.), 1979. - Social ontogeny and behavioural diversity : consequences for bighorn sheep inhabiting desert and mountain environments. *Journal of Zoology, London*, 188: 251-266.
- BERGER (J.), 1980. - The ecology, structure and functions of social play in bighorn sheep (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology, London*, 192: 531-542.
- BON (R.), 1991. - Social and spatial segregation of males and females in polygamous ungulates: proximate factors.
- CABRERA (A.), 1911. - The subspecies of spanish ibex. *Proceeding of Zoological Society of London*: 963-977.
- CAUGHLEY (G.), 1969. - Habitat of the Himalayan tahr. *Journal of Bombay Natural History Society*, 67: 103-105.
- CHOISY (J.P.), 1990a. - Le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex* L.) et les facteurs écologiques : I. Comparaison avec d'autres espèces. *Bulletin mensuel ONC*, 144: 27-37.
- CHOISY (J.P.), 1990b. - Le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex* L.) et les facteurs écologiques : II. Comparaison avec d'autres espèces. *Bulletin mensuel ONC*, 145: 13-23.
- CLARKE (C.M.H.), 1986. - Chamois movements and habitat use in the Avocat River area, Canterbury, New-Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 13: 175-198.
- CLOUET (M.), 1979. - Note sur la systématique du bouquetin d'Espagne. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 115: 269-277.
- CLUTTON-BROCK (T.H.), GUINNESS (F.E.) et ALBON (S.D.), 1982. - Red deer behavior and ecology of two sexes. Chicago: University of Chicago Press, 378 p.
- CRAMPE (J.P.), 1989. - Synthèse des observations sur les populations de bouquetins ibériques «Gredos-Batuecas-Ordessa». Rapport Parc national des Pyrénées Occidentales, 60 p.
- CRAMPE (J.-P.), 1991. - Projet de réintroduction du Bouquetin ibérique au versant nord des Pyrénées. Ed. Parc national des Pyrénées Occidentales, 268 p.
- DE LA PENA PAYA (J.), 1982. - Poblacion española de cabra montés. Communication CIC. Pontresina, Suisse.
- ELOSEGUI ALDASORA (J.), 1975. - La Cabra Montes. Comm. pers., 23 p.
- FANDOS (P.), 1986. - Aspectos ecologicos de la poblacion de cabra montes *Capra pyrenaica* (Schinz) en las Sierras de Cazorla y Segura (Jaen). Tesis doctoral: Universidad Computense: Madrid, 410 p.
- FESTA-BIANCHET (M.), 1986a. - Site fidelity and seasonal range use by bighorn rams. *Canadian Journal of Zoology*, 64: 2126-2132.
- FESTA-BIANCHET (M.), 1986b. - Seasonal dispersion of overlapping mountain sheep ewe groups. *Journal of Wildlife Management*, 50: 325-330.
- FISLER (G.F.), 1977. - Interspecific hierarchy at an artificial food source. *Animal Behaviour*, 25: 240-244.
- FRANCISCI (F.), FOCARDI (S.) et BOITANI (L.), 1985. - Male and female alpine ibex: phenology of space use and herd size. In: LOVARI (S.) (Ed.), *The biology and management of mountain ungulates*. Croom Helm, London, p. 124-133.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

- GAUTIER (D.) et VILLARET (J.C.), 1990. - La réintroduction en France du Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Suppl. 5: 97-120.
- GEIST (V.), 1971. - Mountain sheep: a study in behaviour and evolution. University of Chicago Press, Chicago, 383 p.
- GEIST (V.) et PETOCZ (R.G.), 1977. - Bighorn sheep in winter: do rams maximize reproductive fitness by spatial and habitat segregation from ewes? *Canadian Journal of Zoology*, 55: 1802-1810.
- GEIST (V.) et BROMELY (P.T.), 1978. - Why deer shed antlers. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 43: 223-232.
- GONZALEZ (G.), 1982. - Eco-ethologie du bouquetin en Sierra de Gredos. *Acta Biologica Montana*, 1: 177-215.
- GONZALEZ (G.), 1985. - Seasonal fluctuations in the spatial distribution of two species of ungulates (Pyrenean chamois and moufflon) on the Carlit massif (Pyrenees). In: LOVARI (S.) (Ed.) *The biology and management of mountain ungulates*. Croom Helm, London, p. 117-123.
- GONZALEZ (G.) et LAUGA (J.), en préparation. - Space use by two sympatric ungulate species: isard (*Rupicapra pyrenaica*) and moufflon (*Ovis ammon musimon*) in the Carlit massif (Eastern Pyrenees).
- GREEN (M.J.B.), 1987. - Ecological separation in Himalayan ungulates. *Journal of Zoology, London (B.)*, 1: 693-719.
- HUTCHINS (M.) et GEIST (V.), 1987. - Behavioural considerations in the management of mountain-dwelling ungulates. *Mountain Research and Development*, 7: 135-144.
- JAKIMCHUK (R.D.), FERGUSON (S.H.) et SOPUCK (L.G.), 1987. - Differential habitat use and sexual segregation in the Central Arctic caribou herd. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 534-541.
- KRÄMER (A.), 1969. - Soziale Organization und sozial Verhalten einer gemsepopulation der Alpen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 26: 889-964.
- MC TAGGART COWAN (I.), 1974. - Management implications of behaviour in the large herbivorous mammals. In: GEIST (V.) et WALTHER (F.) (Eds.), *The behaviour of ungulates and its relation to management*. I.U.C.N. Publ. 24, Morges, p. 921-934.
- MORGANTINI (L.E.) et HUDSON (R.J.), 1981. - Sex differential in use of the physical environment by the bighorn sheep (*Ovis canadensis*). *The canadian Field Naturalist*, 95: 69-74
- NELSON (M.E.) et MECH (L.D.), 1984. - Home range formation and dispersal of deer in Northeastern Minnesota. *Journal of Mammalogy*, 65: 567-575.
- NIEVERGELT (B.), 1966. - Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinen Lebensraum. *Mammalia Depicta*. Paul Parey, Hamburg, 85 p.
- PFEFFER (P.) et SETTIMO (R.), 1973. - Déplacements saisonniers et compétition vitale entre moufflons, chamois et bouquetins dans la réserve du Mercantour. *Mammalia*, 37: 203-219.
- POLIS (G.A.), 1984. - Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning, can age groups function as ecological species? *The American Naturalist*, 123: 541-564.
- RIGAUD (P.), 1985. - Le moufflon (*Ovis ammon musimon*, S.) dans le massif du Sancy (Puy de Dôme). Thèse de docteur vétérinaire: Université Claude Bernard: Lyon, 247 p.
- ROSENWEIG (M.L.), 1987. - Habitat selection as a source of biological diversity. *Evol. Ecol.*, 1: 315-330.
- SCHALLER (G.B.), 1977. - Mountain monarchs: wild sheep and goat of the Hymalaya. University of Chicago Press, Chicago, 425 p.

LE BOUQUETIN IBÉRIQUE

- SHANK (C.C.), 1982. - Age-sex differences in the diets of wintering rocky mountain bighorn sheep. *Ecology*, 63: 627-633.
- SHANK (C.C.), 1985. - Inter and intra sexual segregation of chamois *Rupicapra rupicapra* by altitude and habitat during summer. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 50: 117-125.
- STEINBORN (W.), 1973. - Beobachtungen zum Verhalten des Alpensteinbocks. *Säugetierkd. Mitt.*, 21: 37-65.
- TERRIER (G.), 1986. - Histoire naturelle, éléments de démographie et biotope de la population de Bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex* L.) du Parc national du Mercantour. Rapport Parc national du Mercantour, 31 p.
- TERRIER (G.) et POLAERT (F.), 1990. - Occupation de l'espace par le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex* L.): une approche par différentes méthodes de suivi individuel. Premiers résultats obtenus dans le Parc national du Mercantour. Dans: Actes de la Conférence internationale «le Bouquetin des Alpes: réalité actuelle et perspectives»; 17-19 septembre 1987; Valdieri (Cuneo-Italia). - p. 39-51.
- TERRIER (G.), 1990. - Premier suivi de Bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex*) par satellite - système Argos. Proc. Coll. Inter. *Radiotelemetry for tracking terrestrial vertebrates*. Principauté de Monaco: 35-44.
- WIERSEMA (G.), 1989a. - Climat and vegetation characteristics of ibex habitats in the European Alps. *Mountain Research and Development*, 9: 119-128.
- WIERSEMA (G.), 1989b. - Statut du bouquetin dans les Alpes: contribution à la réintroduction et à la gestion de cette espèce. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, XVII: 235-252.

(Reçu pour publication, novembre 1990)



*Effectifs et
utilisation de l'espace*

LES POPULATIONS DE BOUQUETINS DES ALPES (*Capra ibex ibex* L.) DANS LE PARC NATIONAL DE LA VANOISE : BILAN DE TRENTE ANNÉES DE PROTECTION

par Fabrice DARINOT⁽¹⁾ et Jean-Pierre MARTINOT⁽¹⁾,
avec la collaboration des agents des secteurs
de Bonneval-sur-Arc, Termignon, Modane, Pralognan-la-Vanoise,
Sainte-Foy et Val d'Isère.

Introduction	178
I. — Méthodes	179
II. — Résultats	181
III. — Interprétation	184
IV. — Conclusions et perspectives	200
Références bibliographiques	203

Résumé. — De 1963 à 1993, les effectifs de bouquetins du Parc national de la Vanoise sont passés d'une soixantaine d'individus à plus de 1250 en été. Cette croissance recouvre en fait l'évolution de quatre noyaux de populations, analysés ici : la population originelle de Maurienne, son extension en Tarentaise, les populations issues de réintroductions et celles provenant du Parc italien du Grand Paradis. Trente années d'observations et de suivi, de la part des agents du Parc national, permettent d'interpréter les déplacements de ces bouquetins entre différents quartiers saisonniers. De vastes secteurs du massif de la Vanoise restent inoccupés à ce jour, cependant la présence sporadique d'individus pionniers semble indiquer leur future colonisation, ceci en rapport avec la croissance des effectifs.

Mots-clés. — Bouquetin des Alpes, Vanoise, Evolution des effectifs, Migration, Colonisation.

Summary. — The alpine ibex (*Capra ibex ibex* L.) populations of the Vanoise national Park: overview of thirty years of protection.

From 1963 to 1993, the populations of alpine ibexes from the Vanoise national Park have increased from about 60 individuals to 1250 in summer. In fact, this growth recovers the evolution of four spots nucleus of population here analysed: the original population of Maurienne-valley and its extension to Tarentaise-valley, the populations born from reintroductions

(1) Direction du Parc national de la Vanoise, 135 rue du Docteur Julliand, B.P. 705, F-73007 Chambéry Cedex.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

and the one coming from the Italian Park (Grand-Paradis). Thirty years of observations by park-wardens allow us to explain the moves of this alpine ibex through their different seasonal locations. Wide areas of the Vanoise national Park are still unoccupied nowadays. However, the sporadic presence of animals which are pioneers seems to indicate their trend to a future colonisation: this connected to the growth of population.

Key-words. – Alpine ibex, Vanoise, growth of population, migration, colonization.

Riassunto. – Le popolazioni di Stambecchi delle Alpi (*Capra ibex ibex* L.) nel Parco nazionale della Vanoise: bilancio di trent'anni di protezione.

Dal 1963 al 1993, gli effettivi di stambecchi del Parco nazionale della Vanoise sono passati da una sessantina di individui a più di 1250 in estate. In realtà, questa crescita corrisponde all'evoluzione di quattro nuclei di popolazioni, qui analizzati: la popolazione originale di Maurienne, il suo sviluppo in Tarentaise, le popolazioni nate di reintroduzioni e quelle derivanti del Parco italiano del Gran Paradiso. Trent'anni di osservazioni e di controllo, da parte degli agenti del Parco, consentono l'interpretazione degli spostamenti di questi stambecchi tra diversi quartieri stagionali. Oggi, vasti settori di Vanoise rimangono liberi, tuttavia sembra che la presenza sporadica d'individui pionieri indichi la loro futura colonizzazione, ciò in rapporto con la crescita degli effettivi.

Parole chiave. – Stambecco delle Alpi, Vanoise, Evoluzione degli effettivi, Migrazione, Colonizzazione.

Zusammenfassung. – Die Alpensteinbock Diedlung im Nationalpark der Vanoise: Bilanz nach dreißig Jahren Schutz.

Zwischen 1963 und 1993 wuchs die Zahl der Steinböcke im Park von 60 auf 1250, in Sommer, an. Dieses Wachstum beträgt die Entwicklung vier Bevölkerungskerne die hier analysiert werden: die Stammbevölkerung der Maurienne, seine Erweiterung in die Tarentaise, die Bevölkerung die aus Wiedereinführungen stammt und die die aus dem italienischen Park Gran Paradiso kam. Die Beobachtungen und Überwachung die seit dreißig Jahre von den Parkagenten durchgeführt wurden haben es erlaubt die Bewegungen dieser Steinböcke in verschiedenen Jahreszeiten zu interpretieren. Grosse Flächen der Vanoise bleiben noch heute unbesetzt aber die Anwesenheit einiger verstreute «Pioniere» Scheint anzudeuten daß diese Fleschen später auch «Kolonisiert» werden, dies in Beziehung mit der zunehmenden Zahl der Tiere.

Schlüsselwörter. – Alpensteinböcke, Vanoise, Zahlentwicklung, Migration, Kolonisation.

INTRODUCTION

Lors de sa création, en juillet 1963, le Parc national de la Vanoise comportait seulement deux noyaux de population de bouquetins, localisés au-dessus de Modane et de Termignon: leurs effectifs étaient estimés, au total, à une soixantaine d'individus. A cette population indigène s'ajoutaient quelques animaux erratiques, provenant du Parc national du Grand Paradis afin d'estiver dans les vallons de la Grande Sassièrre et de Prariond, situés dans la haute vallée de l'Isère, ainsi qu'à l'Aiguille de Gontière, au-dessus de Bonneval-sur-Arc.

La vocation du Parc national de la Vanoise a été, dès l'origine, en vertu de l'article 1^{er} de la loi du 22 juillet 1960, d'assurer la conservation de la faune, de la flore, du sol..., et en général, «d'un milieu naturel présentant un intérêt spécial qu'il importe de préserver contre tout effet de dégradation naturelle et de le soustraire à toute intervention artificielle susceptible d'en altérer l'aspect, la composition et l'évolution». Les différentes études préliminaires qui ont conduit au décret de clas-

sement du Parc national de la Vanoise ont mis en évidence la spécificité du Bouquetin des Alpes et la nécessaire protection de son domaine vital, à l'instar du Parc national italien du Grand Paradis, pour la sauvegarde de cette espèce alors considérée comme rare et menacée en Europe. L'arrêté du 17 avril 1981, fixant les listes des mammifères protégés sur l'ensemble du territoire, spécifie que le bouquetin (*Capra ibex*) est le seul ongulé sauvage protégé en France.

Néanmoins, l'arrêté du 31 juillet 1989, relatif à la mise en œuvre du plan de chasse, précise dans son article 5, le dispositif de marquage pour le grand gibier, dans lequel figure nommément le bouquetin; ceci laisse entrevoir la précarité de son statut juridique d'espèce protégée!

En 1993, soit trente années après sa création, le Parc national de la Vanoise abrite quelque 1250 bouquetins, répartis en différents sites. Nous proposons d'analyser ici l'évolution des différentes populations du Parc à travers leur démographie, leur répartition spatiale et leurs déplacements. L'objectif de la présente note est d'apprécier l'apport de la Vanoise dans la protection du bouquetin, tant au niveau du Parc lui-même, qu'à l'extérieur, grâce aux réintroductions conduites et aux territoires colonisés spontanément. Les effectifs actuels du bouquetin, sur l'ensemble des Alpes françaises, seulement 2500 animaux, attestent également la précarité de la sauvegarde de ce mammifère sauvage.

I. - MÉTHODES

Le Parc national de la Vanoise met en œuvre deux types de méthodes afin de suivre l'évolution temporelle et spatiale de ses populations de bouquetins. D'une part, des opérations de dénombrement, organisées à l'échelle de la zone centrale du Parc, rendent compte de l'évolution des effectifs et fournissent également l'occasion d'apprécier l'état sanitaire des populations vis-à-vis de pathologies telles que la kératoconjonctivite. D'autre part, le marquage d'animaux, au moyen de boucles auriculaires colorées, initié en 1978 à Peisey-Nancroix, puis généralisé dans le cadre du «Programme national de recherche sur le bouquetin» en 1986, permet d'enregistrer leurs déplacements et d'observer la colonisation de nouveaux territoires. Les données de la présente étude sont donc issues du travail des gardes-moniteurs du Parc tout au long de ces trente dernières années, tant au niveau des comptages annuels que du suivi des animaux identifiés. Ce laps de temps écoulé a permis une évolution des méthodes de suivi, ce qui n'est pas sans incidence sur la validité des données recueillies.

Jusqu'en 1976, aucun comptage n'était organisé sur la totalité du Parc, les observations de bouquetins réalisées par les agents, lors de leurs tournées, étaient consignées dans leur carnet de terrain. Ces données sont difficilement exploitables aujourd'hui. En effet, la non-simultanéité des observations, à l'inverse d'un dénombrement qui dure quelques jours, laisse une trop grande part aux doubles comptages, et la surface de prospection d'un observateur isolé est très réduite. Inversement, la prospection de certains secteurs n'est pas indispensable. Le premier dénombrement global date de juin 1976. Les bouquetins étaient alors consignés en même temps que les chamois, avec un protocole d'échantillonnage identique. Ce

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

sont les premiers chiffres véritablement exploitables, bien que les incertitudes liées à la méthode soient encore élevées : les quartiers de comptage n'étant pas définis en fonction de la seule répartition des bouquetins, des « zones d'ombre » pouvaient subsister, et surtout les opérations étaient programmées en tenant compte d'avantage de dates favorables pour le chamois (automne), que du bouquetin. C'est seulement en 1986 qu'ont été mis en place, au sein de chaque secteur administratif, des dénombrements spécifiques de bouquetins, avec quartiers et dates appropriés. Différents modes d'organisation ont été testés par la suite : comptage du soir, comptage pendant le rut en décembre...

Du point de vue méthodologique, il s'est avéré que le plus efficace est de coupler un repérage préalable la veille au soir avec un recensement, sur les mêmes lieux, le lendemain matin. Dans la pratique, ce sont les dénombrements dans le courant de l'été, au lever du jour, qui sont apparus les plus efficaces à mettre en œuvre : ce sont eux qui ont été retenus. Le territoire est subdivisé en quartiers de comptage d'une surface planimétrée moyenne de 371 ha (l'écart-type est important : 222, montrant l'hétérogénéité de ces surfaces). Les quartiers sont délimités le plus souvent par des éléments du relief : crêtes rocheuses, moraines, gorges..., et sont chacun parcouru par une équipe de deux ou trois observateurs munis d'une longue-vue, guidés si nécessaire par des observateurs fixes. Les équipes sont en liaison radio afin de signaler les éventuels déplacements de bouquetins d'un quartier à l'autre et éviter au maximum les doubles comptages. Durant le parcours, la localisation des animaux observés est reportée chronologiquement sur une carte au 1/25000^e, avec pour chacune un numéro d'ordre. En complément, une fiche est renseignée, détaillant le sexe et la classe d'âge des bouquetins. En 1993, le découpage du territoire a été de nouveau affiné, certaines limites de quartiers ont été redéfinies, avec notamment un élargissement aux zones limitrophes dans des sites potentiellement colonisés par le bouquetin. Les opérations sur les différents secteurs ont été programmées et synchronisées en fonction de la connaissance antérieure des déplacements des animaux. En 1993, l'ensemble de ces opérations de comptage a requis 153 journées-observateur, ce qui correspond à 20 à 40 personnes par jour, durant six jours⁽²⁾.

L'analyse numérique des données porte sur le calcul du taux de croissance des différentes populations. Nous utilisons pour cela le modèle exponentiel (GILPIN et AYALA, 1973 ; BARBAULT, 1981), dans lequel le taux de croissance relatif r est défini par : $r = dN/Ndt$. En intégrant, on obtient $N_t = N_0 e^{rt}$, qui équivaut à $\ln N_t = \ln N_0 + rt$. Cette dernière équation correspond à une droite de pente r , obtenue en calculant la droite de régression sur les points de la courbe $\ln N = f(t)$. Le coefficient de corrélation de la droite de régression indique si le modèle exponentiel s'applique ou non à la population considérée. Les paramètres suivants ont également été calculés :

- le taux de reproduction annuel ($n_{\text{cabris}}/n_{\text{femelles}}$) ;
- la sex-ratio ($n_{\text{femelles}}/n_{\text{mâles}}$).

(2) 117 journées-observateur ont été assurées par les agents du Parc national de la Vanoise, et 36 par des agents de l'Office national de la chasse, de l'Office national des forêts et du Parc national des Écrins, ainsi que par des bénévoles. Par référence, en 1976, les comptages mixtes bouquetins et chamois nécessitaient 128 journées-observateur sur quatre jours.

LES BOUQUETINS DU PARC DE LA VANOISE

Ces indices peuvent être assimilés à des paramètres de population, bien qu'en toute rigueur, les seuls paramètres régissant le fonctionnement numérique d'une population soient le taux de survie par sexe et classe d'âge, l'âge de la première reproduction, le pourcentage d'étagnes (= femelles) ayant mis-bas par classe d'âge et la fécondité. Dans la nature, il est rare de pouvoir accéder aux informations qui permettent de les calculer.

II. - RÉSULTATS

A) ÉVOLUTION GLOBALE DES EFFECTIFS DE BOUQUETINS DANS LE PARC NATIONAL DE LA VANOISE DEPUIS 1965

Le graphe de la figure 1 présente l'évolution de l'ensemble des effectifs de bouquetins recensés dans le Parc et sa périphérie immédiate. Ces effectifs incluent les individus réintroduits en 1969 dans la vallée de Peisey-Nancroix et leur descendance (5 individus originaires du Mont Pleureur). Il est devenu impossible aujourd'hui d'individualiser ces derniers, du fait d'échanges avec le noyau de population de Champagny.

Cette courbe des effectifs globaux intègre l'évolution de plusieurs noyaux de population, qui ont connu chacun des événements particuliers. Son analyse peut s'effectuer à deux niveaux.

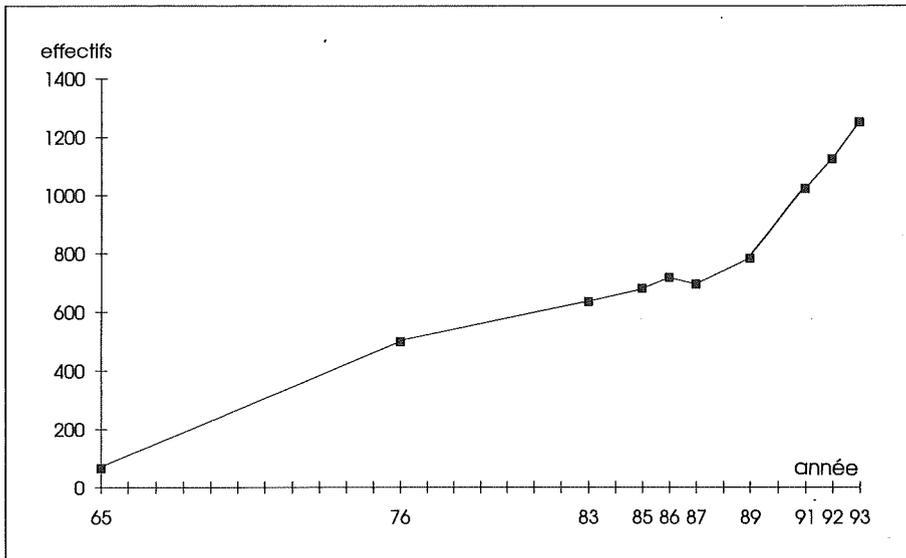


FIG. 1 - Evolution des effectifs de bouquetins du Parc national de la Vanoise de 1965 à 1993.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

1. Globalement, les effectifs de bouquetins du Parc sont en hausse depuis 1965; le taux de croissance, pour la période 1965-1993, s'établit à 9,3%. Ce taux n'a pas de valeur biologique en soi puisqu'il résulte de la combinaison des taux de croissance des différentes populations, mais pour le gestionnaire, il atteste que les actions de protection menées sont positives, et que la restauration des effectifs de bouquetins dans le Parc est une réalité. Ce taux de croissance est conforme aux données bibliographiques : LINZI (1978) fournit un taux de croissance égal à 15,8% pour la population du Grand Paradis de 1959 à 1978, alors que RATTI et HABERMEHL (1977) proposent un taux d'accroissement standard du bouquetin égal à 11%.

2. En affinant l'interprétation, le graphe laisse apparaître trois phases qui correspondent à des événements distincts. De 1965 à 1976, la croissance observée sur la courbe est essentiellement le fait de la population de Maurienne, dont les effectifs passent de 61 à 418 individus. En formulant l'hypothèse que cette augmentation a été régulière entre les deux dates, le taux de croissance pour cette période s'établirait à 18,4%. Une deuxième phase, de 1976 à 1987, correspond à une croissance faible, égale à 3,2%. Cette période voit la population de Maurienne commencer à stagner; en Tarentaise les effectifs augmentent encore peu et c'est la population en migration avec le Grand Paradis qui assure une grande part de l'accroissement global. Une troisième phase, depuis 1987, correspond à une reprise de la croissance du fait de l'essor démographique des populations de Tarentaise: le taux de croissance s'établit à 10,2%.

Cette courbe des effectifs globaux intègre les différentes évolutions qui affectent chacune des populations du Parc: c'est en ce sens qu'il convient de l'interpréter. En aucun cas elle ne présente l'évolution d'une «population unique» de Vanoise, qui n'existe pas, ou pas encore...

B) ÉVOLUTION DE LA RÉPARTITION SPATIALE DES BOUQUETINS EN VANOISE DEPUIS 1965

La carte A de la figure 2 a été dressée à partir des notes de terrain des agents, prises pendant l'été 1965; les cartes B, C et D ont été réalisées à partir des données issues de comptages estivaux; ce sont des images «instantanées» de la répartition des animaux.

En 1965 (carte A), les 61 bouquetins recensés se répartissent essentiellement au-dessus de Modane et du Doron de Termignon: ces deux noyaux constituent la population originelle de Maurienne, qui existait antérieurement à la création du Parc national de la Vanoise. Des migrations s'effectuent déjà: d'une part entre les deux noyaux de Maurienne, mais aussi entre l'Italie et la France, comme l'attestent les quelques individus qui viennent estiver à proximité de la frontière, dans le Vallon de Prariond et au-dessus de Bonneval (MARTINOT et *al.*, 1983). Plus à l'ouest (hors carte), il faut signaler la présence de quelques bouquetins pionniers issus de Maurienne, dans le massif des Encombres.

En 1976 (carte B), la population de Maurienne a augmenté de plus de 400 individus, sans avoir toutefois élargi son aire de répartition dans de grandes proportions. Sur Termignon, l'implantation dans le Vallon de la Leisse et en rive droite du Doron se renforce, avec des hardes de plus de 40 individus. Sur Modane, les bouquetins se répartissent dans le territoire compris entre la Pointe de l'Observatoire

LES BOUQUETINS DU PARC DE LA VANOISE

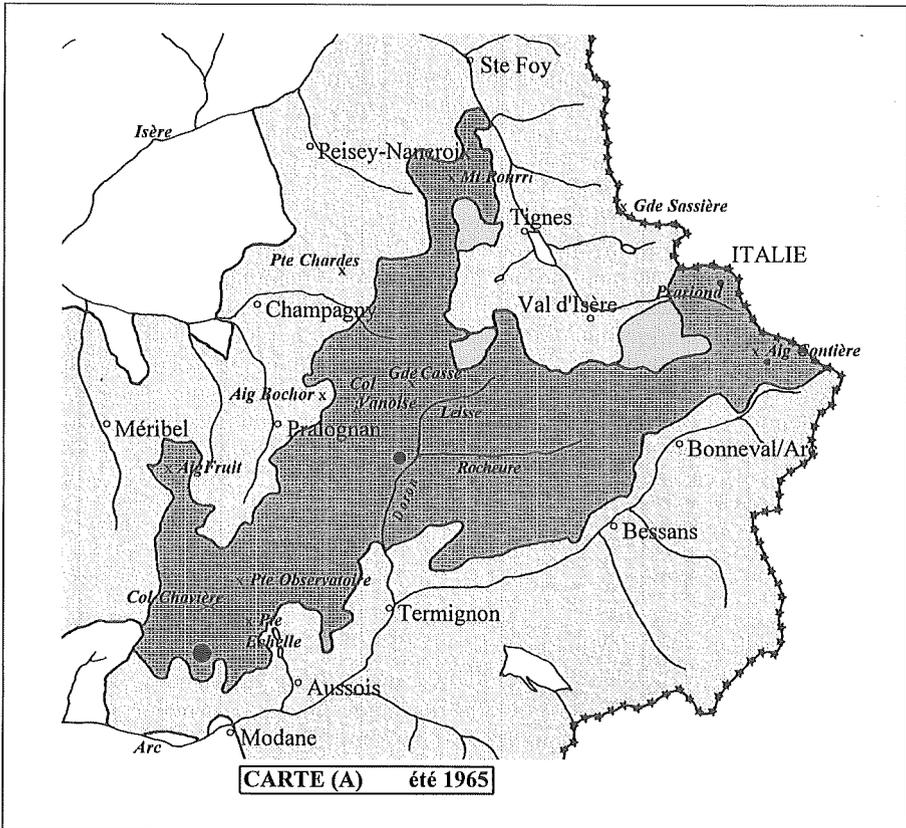


FIG. 2A - Evolution de la répartition spatiale des bouquetins dans le Parc national de la Vanoise depuis sa création. Carte A: été 1965.

- Zone périphérique du Parc national de la Vanoise
- Réserve naturelle
- Zone centrale du Parc national de la Vanoise
- Harde de plus de 30 bouquetins
- Harde de 10 à 30 bouquetins
- Groupe de 1 à 9 bouquetins

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

au nord, la Pointe de l'Echelle à l'est et le Rocher des Dents à l'ouest. Des bouquetins provenant du Grand Paradis investissent un nouveau site, la face sud de l'Aiguille de la Grande Sassièrè, alors que les effectifs du Vallon de Prariond s'étoffent. On note également la bonne implantation d'une population au Mont Pourri, issue de la réintroduction de 1969 à Peisey-Nancroix. Dans le reste du Parc et en d'autres saisons, quelques bouquetins sont observés sporadiquement au-delà du Col de Chavière vers le Lac Blanc et derrière le Col de la Vanoise en Tarentaise.

En 1983 (carte C), le fait marquant est le début de colonisation spontanée de la Tarentaise par les bouquetins issus du secteur de Modane: en été, on en dénombre alors 11, aux Lacs Merlet, sous l'Aiguille du Fruit. On note aussi le succès de la réintroduction conduite en 1980 sur Champagny (sous la Pointe des Chardes), avec l'implantation d'un petit noyau d'individus provenant de Maurienne.

En 1993 (carte D), les populations des zones précédemment colonisées se sont étoffées, en particulier sur le versant tarin et aux frontières italiennes. L'implantation pérenne de bouquetins à Méribel est effective à partir de 1986. Les populations deviennent relativement denses par endroit, comme au-dessus de Modane. Quelques premiers bouquetins se sont fixés au-dessus de Bessans, sous le Méan Martin, depuis 1989; leur origine est encore incertaine, mais ils proviennent très probablement d'Italie.

III. - INTERPRÉTATION

A) PRÉCAUTIONS ET LIMITES RELATIVES A L'INTERPRÉTATION DES DONNÉES

L'interprétation de l'évolution des effectifs doit se faire avec prudence, et ce pour plusieurs raisons. En premier lieu, il faut tenir compte de la difficulté à définir précisément une population d'après les observations de terrain. Dans cet article, la définition d'une population se rapporte à «l'ensemble des animaux occupant régulièrement un massif ou une portion de massif, en tenant compte des échanges existant entre les différents noyaux qui la composent» (GAUTHIER *et al.*, 1987). Ainsi définie, notre population correspond à la «colonie» de WIERSEMA et GAUTHIER (1990). En fait, il est difficile, voire impossible, de définir des unités sociales stables tout au long de l'année, du fait des nombreux déplacements d'animaux: déplacements entre différents quartiers saisonniers et échanges d'une population à l'autre. Un biais peut donc affecter certaines comparaisons inter-sites au cours d'une année, mais aussi inter-annuelles, pour un même site.

En deuxième lieu, du fait du perfectionnement des méthodes de comptage, la fiabilité des effectifs observés a évolué dans le temps. Les comparaisons d'effectifs inter-annuelles doivent donc être interprétées avec précaution. Le problème de la sous-estimation des effectifs interfère ici: l'incertitude d'estimation⁽³⁾ varie de 25 à 40% par défaut (FAURE et GAUTHIER, 1988), pour les comptages depuis 1986.

(3) L'incertitude est calculée d'après la méthode de Petersen, dite de capture-marquage-recapture, grâce à la présence d'animaux identifiés à l'aide de marques auriculaires.

LES BOUQUETINS DU PARC DE LA VANOISE

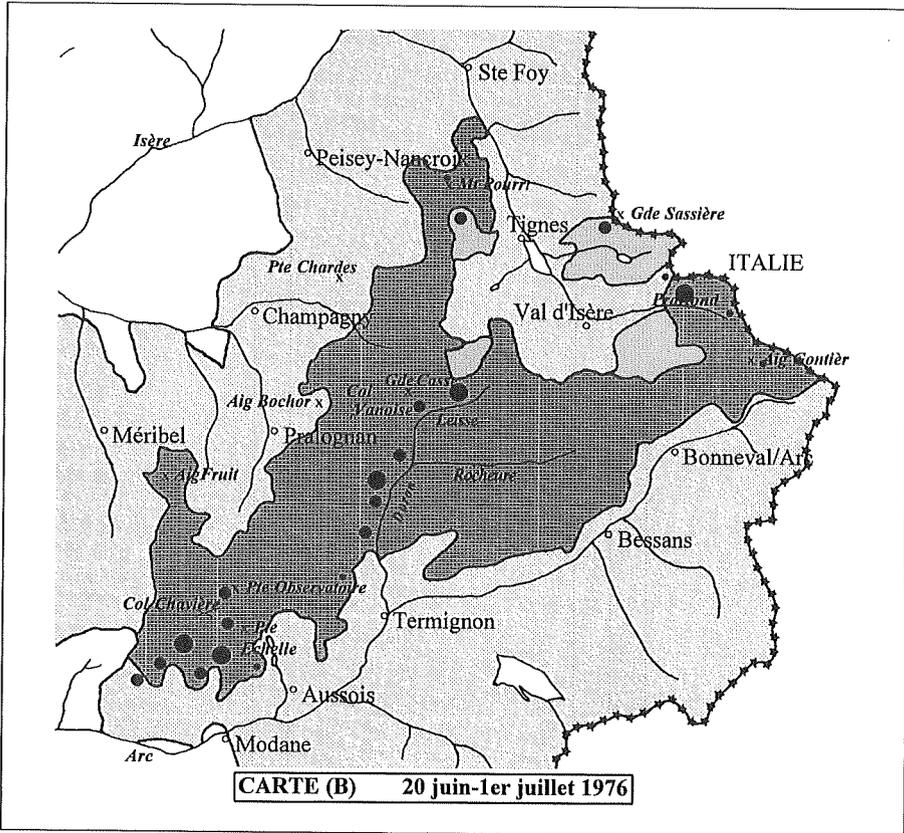


FIG. 2B - Evolution de la répartition spatiale des bouquetins dans le Parc national de la Vanoise depuis sa création. Carte B: 20 juin - 1^{er} juillet 1976.

- Zone périphérique du Parc national de la Vanoise
- Réserve naturelle
- Zone centrale du Parc national de la Vanoise
- Harde de plus de 30 bouquetins
- Harde de 10 à 30 bouquetins
- Groupe de 1 à 9 bouquetins

LES BOUQUETINS DU PARC DE LA VANOISE

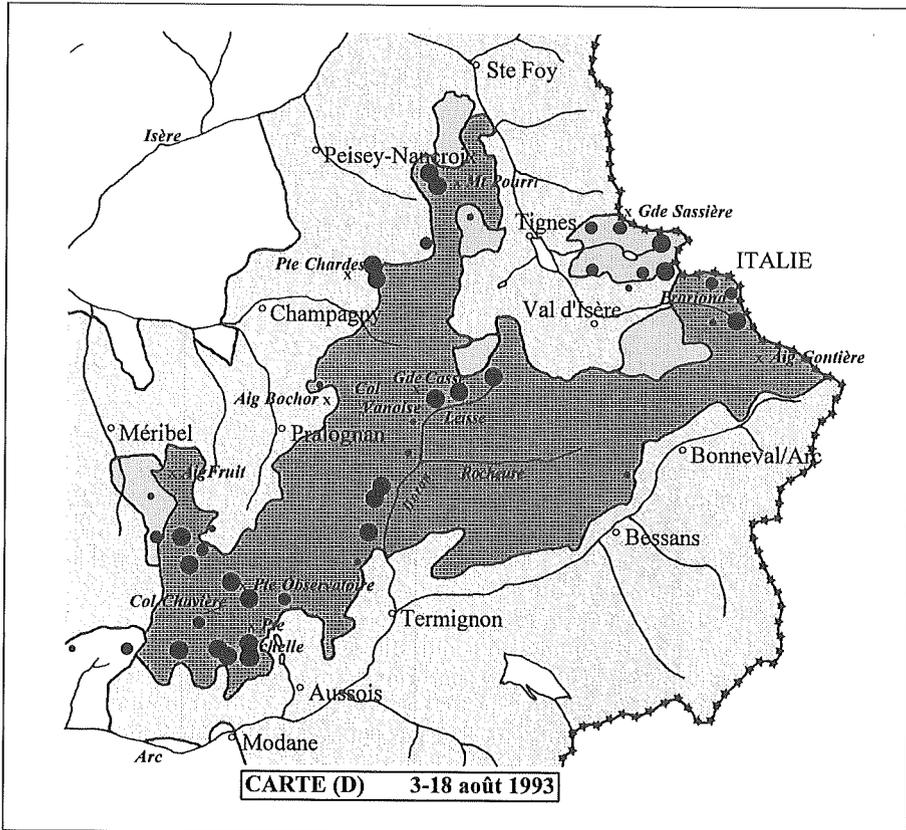


FIG. 2D - Evolution de la répartition spatiale des bouquetins dans le Parc national de la Vanoise depuis sa création. Carte D: 3-18 août 1993.

- Zone périphérique du Parc national de la Vanoise
- Réserve naturelle
- Zone centrale du Parc national de la Vanoise
- Harde de plus de 30 bouquetins
- Harde de 10 à 30 bouquetins
- Groupe de 1 à 9 bouquetins

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Auparavant, lors des dénombrements mixtes chamois-bouquetins, cette incertitude devait être plus grande encore. Il convient de considérer les résultats des comptages non pas en valeur absolue, mais comme un indice répété de façon plus ou moins identique d'année en année.

En dernier lieu, le risque de confusion entre femelles et éterlous (= jeunes de seconde année) demeure une source d'erreurs importante. L'interprétation de paramètres de population tels que le taux de reproduction et la sex-ratio doit donc être prudente. En revanche, la proportion d'animaux indéterminés n'est jamais élevée, elle atteint au maximum 3% pour un site donné et le biais qu'elle introduit dans les paramètres de population reste faible. Ces remarques nous conduisent à écarter toute tentative de modélisation de la dynamique des populations de bouquetins faisant intervenir les taux de natalité, de mortalité, l'émigration et l'immigration (table de survie, matrice de Leslie) comme a pu le faire CRAMPE (1993) sur l'isard dans le Parc national des Pyrénées.

B) LA POPULATION ORIGINELLE DE MAURIENNE

La population de Maurienne se répartit principalement et assez distinctement sur deux sites, abstraction faite des nouveaux secteurs colonisés en Tarentaise depuis 1984 (voir fig. 2, cartes A et B): le site de Termignon, qui s'étend aujourd'hui du Vallon de la Leisse jusqu'à l'Arpont, et le site de Modane-Aussois, correspondant au secteur compris entre la Dent Parrachée et la Pointe du Bouchet. Signalons que COUTURIER (1962) rapportait déjà la présence de bouquetins en face sud de la Grande Motte dès 1944 et sous la Dent Parrachée en 1950.

Cette population mérite semble-t-il le qualificatif d'indigène, puisque STÜWE et SCRIBNER (1989) ont mis en évidence, à son propos, un allèle spécifique qui n'existe pas dans la population de bouquetins du Grand Paradis. Les individus de Maurienne n'auraient pas pour uniques ancêtres les bouquetins italiens, mais ils pourraient être aussi des descendants des survivants de l'extermination pratiquée au XIX^e siècle sur la population autochtone!

Comme il a été dit précédemment, la population de Maurienne a connu une forte croissance jusqu'en 1976 (fig. 3) et depuis ses effectifs progressent peu. Son taux de croissance de 1965 à 1976 serait voisin de 17,5% (sachant que l'on ne dispose que de deux valeurs pour cette période). De 1976 à 1993, les données ne s'ajustent pas à un modèle de croissance exponentiel (le coefficient de corrélation de la régression linéaire établie sur ces points est de 0,31: il n'est pas significatif). Nous interprétons cette phase comme étant due essentiellement à une autorégulation de la reproduction et secondairement à l'émigration d'individus de Maurienne vers les Encombres et également vers la Tarentaise. La contribution de l'enzootie de pleuropneumonie, qui a sévi dans les années 1975 et 1976, à la régulation des effectifs, est difficile à apprécier. Si quelques cadavres de mâles ont pu être retrouvés, ceux des femelles ne l'ont pas été, reposant généralement dans des secteurs inaccessibles. Ainsi, au lieu de la stagnation déduite de la courbe, entre 1976 et 1989, on peut supposer qu'il y a eu une dépression, suivie d'une reprise de la croissance sur quelques années (FAURE et GAUTHIER, 1988).

En tout état de cause, plusieurs faits tendent à attester que la population de Maurienne (considérée isolément) est proche de son niveau d'équilibre:

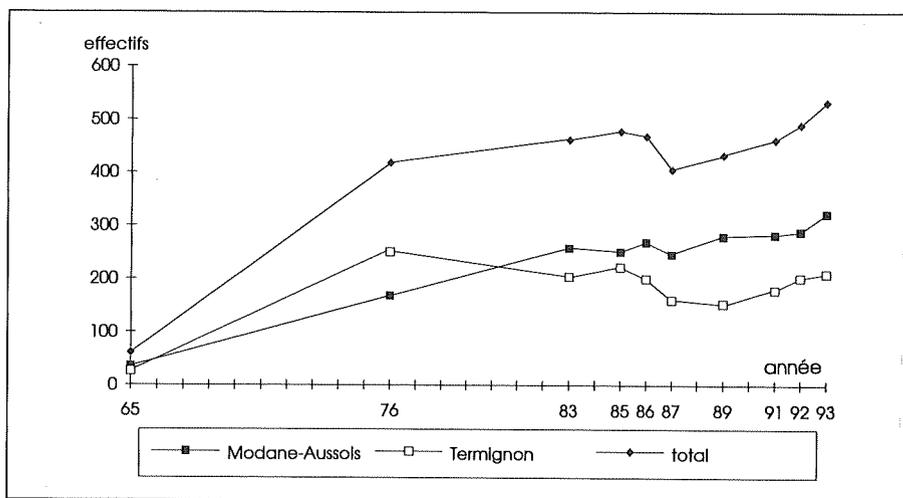


FIG. 3 - Evolution des effectifs de la population originelle de Maurienne.

- peu ou pas de croissance des effectifs depuis 10 ans;
- un taux de reproduction moyen égal à 0,45 cabri/femelle/an, contre 0,8 cabri/femelle/an dans les populations réintroduites (GAUTHIER *et al.*, 1991);
- les femelles sont primipares à 3 ou 4 ans, contre 2 voire 1,5 ans dans le cas de populations réintroduites (MARTINOT *et al.*, 1983; GAUTHIER *et al.*, 1991).

L'extension de la population en direction de la Tarentaise est un phénomène qui vient conforter cette hypothèse. Elle a commencé en effet au début de la phase de stagnation des effectifs de Maurienne, et elle pourrait correspondre à une «saturation» des capacités d'accueil du milieu, les animaux cherchant de nouveaux territoires pour leur développement. Cependant le concept de capacité d'accueil d'un site doit être utilisé avec prudence, les critères pour le définir n'étant pas scientifiquement établis.

On remarque que les effectifs des bouquetins dans les deux sites ont des évolutions légèrement différentes (fig. 3). Si les effectifs de Termignon stagnent depuis 1976, ceux de Modane-Aussois sont en augmentation, faible mais régulière, depuis 1965. Les sites de mises bas sont plus nombreux sur Modane-Aussois (cascades du Saint-Bernard, Col du Ravin Noir, Col de la Masse, Fournache) que sur Termignon: Palimon, Gorges du Doron, Roche Ferran. La sex-ratio estivale est d'ailleurs en faveur des femelles sur Modane, de façon constante depuis 1976: 1,8 femelle/mâle en moyenne, contre 1 femelle/mâle sur Termignon. Nous analyserons plus loin l'origine de cet apparent déséquilibre sur Modane.

De véritables migrations de bouquetins, c'est-à-dire des déplacements répétés chaque année d'un site à un autre, avec retour au site initial, sont effectuées entre les deux localités de Maurienne d'une part, et entre chacune d'elles et la Tarentaise d'autre part (fig. 4). Ces migrations sont essentiellement le fait de mâles, comme ont pu l'établir les agents de terrain, à l'aide d'animaux marqués. Les déplacements d'un site à l'autre sont bien suivis depuis 1986, de même que ceux qui se produisent

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

entre la Maurienne et la Tarentaise. On sait, par ailleurs, que des bouquetins migrent de Termignon à Creux Noirs (Tarentaise) par le Col de la Vanoise. En revanche, les déplacements entre la Maurienne et le Massif des Encombres restent peu connus, par manque d'observateurs en zone périphérique du Parc.

Il n'a pas été observé d'implantation de bouquetins dans le Vallon de la Rocheure, vallée proche du Vallon de la Leisse qui débouche largement sur les Gorges du Doron. L'explication de ce manque d'attrait pourrait être l'absence de falaises refuges, propices au développement du bouquetin. En revanche, des individus isolés ou en petits groupes sont vus de façon sporadique au Col de Pierre Blanche dans la Rocheure, au-dessus de Plan du Lac, derrière Lanserlia, au-dessus de la forêt du Suffet, et de jeunes mâles sont observés chaque été sous la Pointe de Vallombrun.

C) EXTENSION DE LA POPULATION DE MAURIENNE

a) Colonisation du massif des Encombres

Le bouquetin avait disparu du Massif des Encombres en 1924 (WIERSEMA, 1990). Dès 1959, deux individus pionniers y sont observés (GAUTHIER *et al.*, 1987). En 1992, les effectifs de la population des Encombres atteignent 358 individus (fig. 5). Des dénombrements sont réalisés depuis 1983, organisés par la Fédération départementale des chasseurs de la Savoie, avec le concours de l'Office national des forêts, de l'Office national de la chasse, du Parc national de la Vanoise et des associations de naturalistes. Le taux de croissance calculé pour la période 1983-1992 s'établit à 11,8%, ce qui semble relativement faible eu égard à un tel espace. Cependant, le territoire est difficile à parcourir et la fiabilité des comptages semble médiocre. Les bouquetins sont actuellement répartis de part et d'autre de la ligne de crête qui va de Saint-Martin-la-Porte à la Pointe du Vallon et au-delà, jusqu'au Mollard des Bœufs et au Cheval Noir.

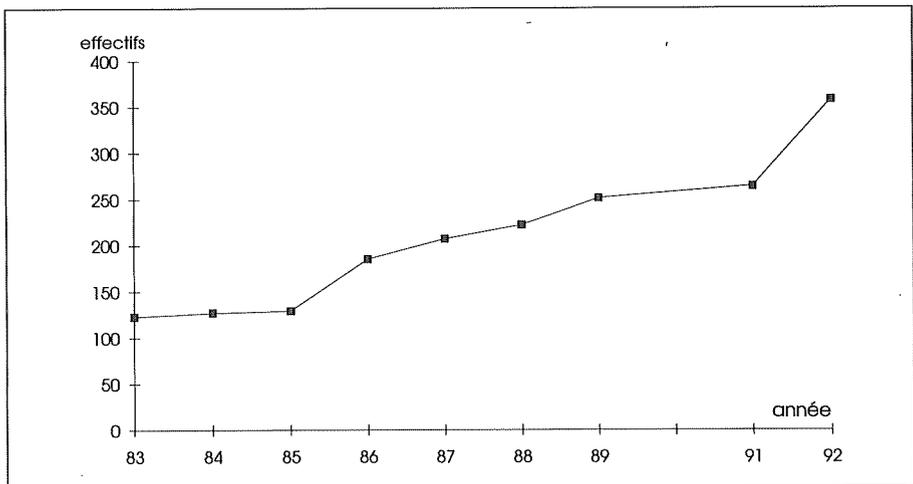


FIG. 5 - Evolution des effectifs de la population des Encombres de 1983 à 1992.

LES BOUQUETINS DU PARC DE LA VANOISE

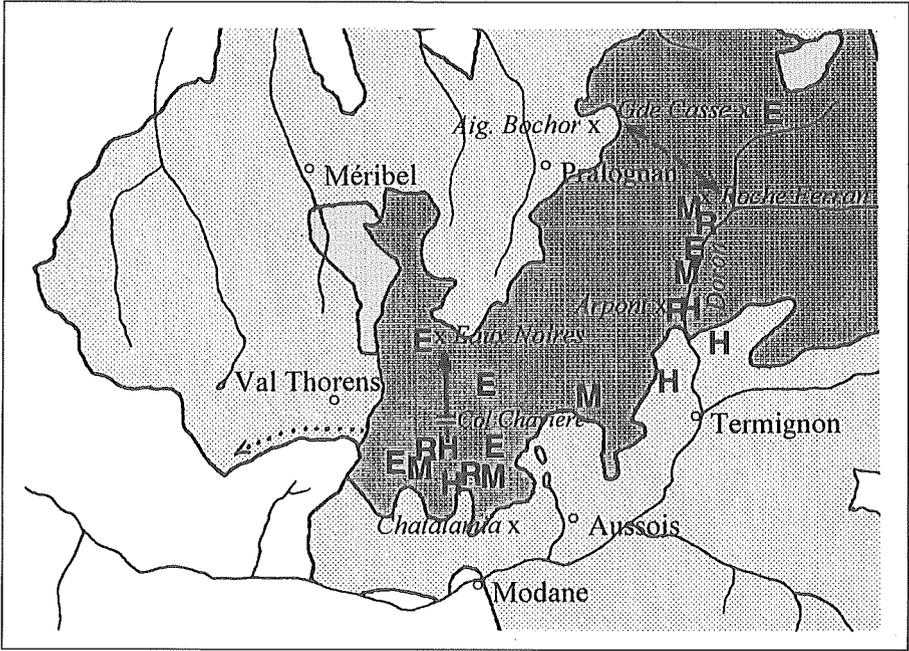


FIG. 4 - Carte des quartiers saisonniers du bouquetin, pour les sites de Modane-Aussois et Termignon.

Site de Termignon

- ⓔ Estive : face sud de la Grande Casse, au-dessus des Gorges du Doron, Arpont, Pelve.
- Ⓡ Rut : dans les Gorges du Doron, Palimon, Arpont (certains mâles se déplacent sur Aussois).
- ⓗ Hivernage : Palimon, l'Alliet, Pravarin.
- Ⓜ Mise bas : Roche Ferran, Palimon, Gorges du Doron.

↔ Migration avec l'Aiguille du Bochor.

Site de Modane-Aussois

- ⓔ Estive : Col d'Aussois, Pointe de l'Echelle, Glacier de Chavière, falaises St-Bernard, Rocher Rénod, Eaux Noires.
- Ⓡ Rut : vallon de Polset, Aiguille Doran, Barbier (site récent qui se confirme chaque année).
- ⓗ Hivernage : mêmes sites que pour le rut, et versant sud, jusqu'à Chatalamia.
- Ⓜ Mise bas : Cascades du St-Bernard, Aiguille Doran, Râteau d'Aussois, vallon de la Fournache.

→ Itinéraire de migration avec les Eaux Noires (par le col de Chavière).

⋯→ Itinéraire probable de migration vers les Encombres.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

L'immigration à partir de la population de Maurienne est difficile à quantifier, mais les échanges entre ces deux noyaux sont certains, bien qu'apparemment limités (CHOISY, 1986). Les quinze kilomètres qui séparent le Perron des Encombres, de la Pointe du Bouchet, en limite du Parc, ne constituent pas un obstacle pour les bouquetins. Un des itinéraires empruntés passe en versant nord, de la Pointe de Thorens au Mont Bréquin. Un retour a été confirmé, grâce à un individu mâle, marqué aux Encombres, et retrouvé mort aux Eaux Noires.

b) Colonisation de la Tarentaise

La colonisation de la Tarentaise a été progressive. Dès 1972, un groupe de 6 bouquetins, dont 2 étagnes, a été observé aux Dents de la Portetta. En 1974, les agents remarquent des animaux qui transitent de la Leisse à l'Aiguille du Bochor. Les premiers bouquetins contactés aux Eaux Noires l'ont été en 1984, et le premier hivernage (3 femelles), sous l'Aiguille du Fruit, date de l'hiver 1986-1987. Actuellement, on peut identifier deux sites d'implantation pérenne (fig. 6) où les étagnes mettent bas chaque année; l'Aiguille du Fruit (Méribel) et l'Aiguille du Bochor (Pralognan) et un site de passage de hardes, sans véritable fixation tout au long de l'année: les Eaux Noires (Pralognan). On peut tracer une courbe des effectifs globaux des bouquetins présents en été dans ces sites, sachant toutefois que ces effectifs seraient différents à d'autres saisons, du fait de la grande mobilité des animaux (fig. 7). Globalement, les effectifs estivaux sont en progression constante depuis 1984. On observe bien sur cette courbe la baisse des effectifs en Maurienne de 1985 à 1987, corrélativement à leur augmentation sur le versant tarin, qui traduit la nouvelle répartition de certains animaux en été.

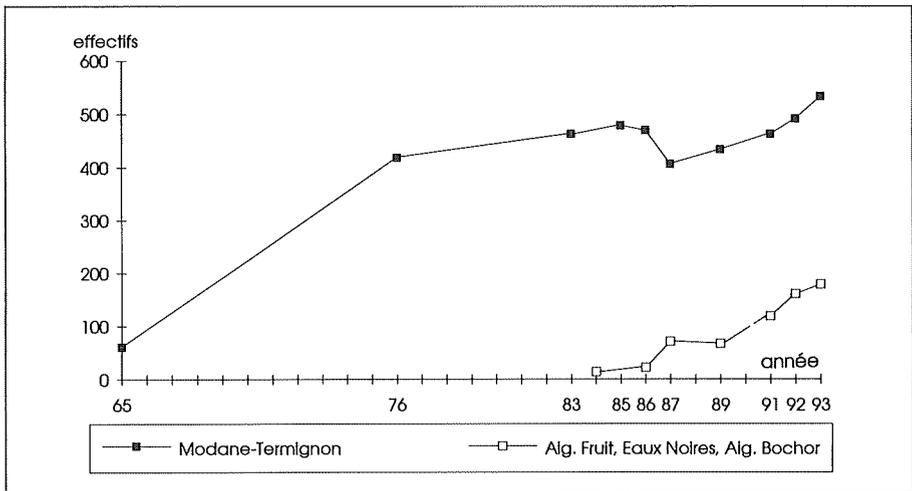


FIG. 7 - Evolution des effectifs de la population de Maurienne et des effectifs cumulés des populations colonisant la Tarentaise.

LES BOUQUETINS DU PARC DE LA VANOISE

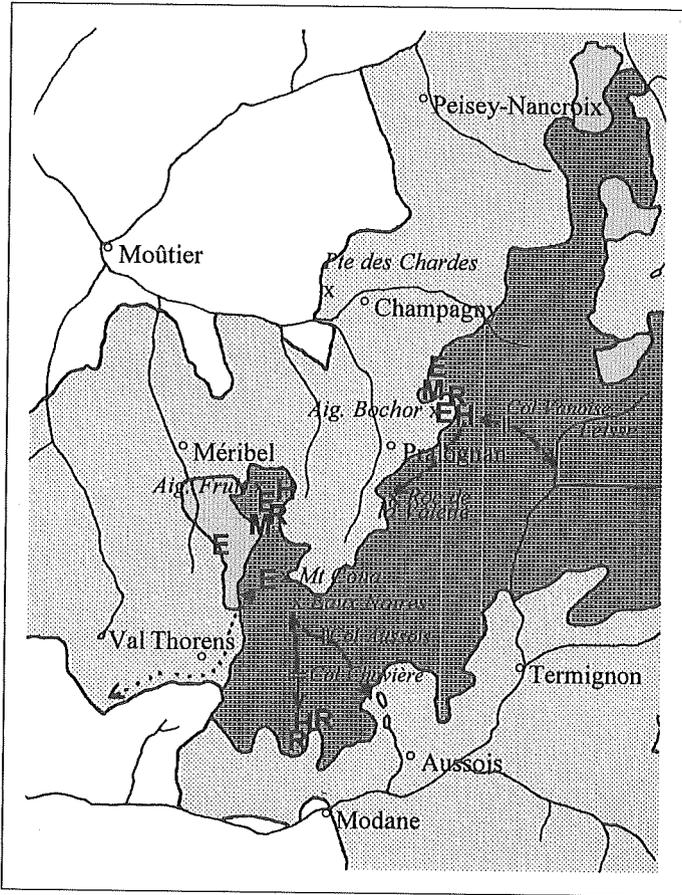


FIG. 6 - Carte des quartiers saisonniers du bouquetin, pour les noyaux de l'Aiguille du Fruit et de l'Aiguille de Bochor.

Noyau de l'Aiguille du Fruit

- (E) Estive : Aiguille du Fruit, Arête des Mines, Mont-Coua, Roche Pellier.
- (R) Rut : Aiguille du Fruit pour les sédentaires, Aiguille Doran et Estive pour les migrants.
- (H) Hivernage : Estive, Col Barbier.
- (M) Mise bas : Aiguille du Fruit, Roche Pellier.

.....> Itinéraire probable de migration avec les Encombres.

Noyau de l'Aiguille de Bochor

- (E) Estive : Aiguille de Bochor, Creux Noirs, Grand Bec, Vuzelle, Pointe de Méribel.
- (R) Rut : Creux Noirs, Col Rosset, Cascades du Vallonnet.
- (H) Hivernage : sous le Col Rosset, au-dessus des chalets de la Glière.
- (M) Mise bas : Aiguille de Bochor, Creux Noirs.

←-> Migration par le Col de la Vanoise depuis la Leisse.

←-> Migration de l'Aiguille de Bochor vers la Valette.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Cette colonisation de nouveaux territoires pose à nouveau le problème de la définition précise d'une population, compte-tenu des nombreux déplacements d'un site à l'autre, propre à chaque sexe, aux différentes périodes de l'année. Le noyau de population de l'Aiguille du Fruit présente ses plus forts effectifs en été (fig. 6). Dès la fin de l'été, la majorité des mâles de plus de 2 ans et quelques femelles se déplacent sur le site des Eaux Noires; seuls quelques mâles restent pour le rut, qui a lieu en décembre. En juin, les étagnes mettent bas à l'Aiguille du Fruit et à la Roche Pellier. L'effectif minimum de cette population est donc réuni en hiver: de 3 femelles en 1986-1987, il est passé à 13 animaux en 1993-1994. Un suivi rigoureux effectué par les agents du secteur de Pralognan, dès les tout premiers animaux, a permis de constater que la colonisation spatiale de cette population résulte de la philopatrie des femelles comme définie par WASER et JONES, 1983, pour différentes espèces d'ongulés: celles qui naissent sur le site y restent, accompagnées de leurs descendants.

Le site des Eaux Noires est un lieu de passage de hardes ainsi qu'un site d'estive habituel pour des mâles venus de Modane et d'Aussois. Les mâles et les quelques femelles provenant de l'Aiguille du Fruit s'y arrêtent jusqu'à mi-novembre. Une grande partie des mâles, ayant passé l'été dans ce secteur, descendent le Vallon de Chavière jusqu'au Roc de la Pêche, mais repartent sur le versant de la Maurienne dès les premières neiges; seuls quelques mâles restent dans ce secteur au moment du rut. Les bouquetins qui ne se dirigent pas vers le Roc de la Pêche traversent le Col de Chavière pour rejoindre les hardes de l'Aiguille Doran et de l'Estive, au moment du rut (fig. 4 et 6). Certains descendent vers Aussois, en passant l'Observatoire et la brèche de la Croix de la Rue. Au printemps, les animaux remontent aux Eaux Noires, certains continuent jusqu'à l'Aiguille du Fruit pour estiver, mais beaucoup de mâles s'arrêtent et passent l'été sur ce site: en août 1993, on en dénombrait une soixantaine, ainsi que 15 femelles.

L'Aiguille du Bochor, comme l'Aiguille du Fruit, accueille une petite population de bouquetins tout au long de l'année. Certains mâles viennent au rut depuis la Pointe des Chardes (commune de Champagny), en passant par la Pointe de la Sauvire, puis sous le Grand-Bec et enfin par le Col Rosset; ce sont des individus issus des réintroductions de Champagny-Peisey (comme l'a prouvé la présence, trois années de suite, d'un mâle marqué à Champagny). Ils retournent vers la Pointe des Chardes sitôt la période du rut terminée. D'autres proviennent du Vallon de la Leisse par le Col de la Vanoise, mais peu d'informations sont disponibles à leur sujet; cette liaison est néanmoins attestée, puisqu'en 1978, alors que la réintroduction sur la Pointe des Chardes n'avait pas encore eu lieu, un mâle de 12 ans a été repéré en hiver aux Creux Noirs. De plus, en novembre 1987, 11 mâles ont été observés aux cascades du Vallonnet, se dirigeant vers le Col de la Vanoise. Les femelles mettent bas sur le site. En décembre 1993, 30 bouquetins étaient dénombrés dont 12 étagnes, 7 cabris et 11 mâles.

D) POPULATIONS ISSUES DE RÉINTRODUCTIONS

Trois opérations de réintroduction ont été menées en Vanoise. En mai 1969, trois mâles et deux étagnes, capturés au Mont Pleureur, en Suisse, ont été lâchés sur les flancs sud du Mont Pourri (commune de Peisey-Nancroix); en juin 1980, six mâles et cinq femelles, provenant de la population souche de Maurienne, ont été

réintroduits sous la Pointe des Chardes (commune de Champagny); enfin, en 1981, dix bouquetins ont été lâchés sur la commune de Pralognan. Cette dernière opération n'a pas permis la fixation de la harde sur le site de réintroduction, puisque six individus sont rentrés chez eux (comportement de homing), les autres se sont dispersés (MARTINOT *et al.*, 1983).

Il faut considérer aujourd'hui que les noyaux de population du Mont Pourri et de Champagny forment une seule et même population, tant les échanges entre les deux sites sont nombreux : on s'attachera surtout aux effectifs cumulés (fig. 8). Ceux-ci ont atteint 269 individus en 1993, ce qui représente une croissance, pour la période 1969-1993, égale à 14,4%. Les individus réintroduits et leur descendance ont été étroitement suivis par les agents des secteurs de Sainte-Foy et de Pralognan, jusqu'en 1990, ce qui a permis d'évaluer les capacités de reproduction et les modes d'occupation de l'espace de ces hardes. Le taux d'accroissement pendant les cinq années qui ont suivi la réintroduction a été le même pour les deux groupes, soit en moyenne de 28%. Les effectifs augmentent brusquement dès lors que les noyaux de population atteignent 50 à 60 individus (fig. 8). Au Mont Pourri, le taux de croissance relatif est égal à 10% jusqu'à 62 individus, et 21% au-delà ; sur la Pointe des Chardes, l'accroissement relatif est de 15,5% jusqu'à 50 individus, et 26,5% au-delà. Une population à faible effectif, inférieur à 35 individus selon CHOISY (1993), court un risque d'extinction non négligeable : ainsi, dans le cas du noyau du

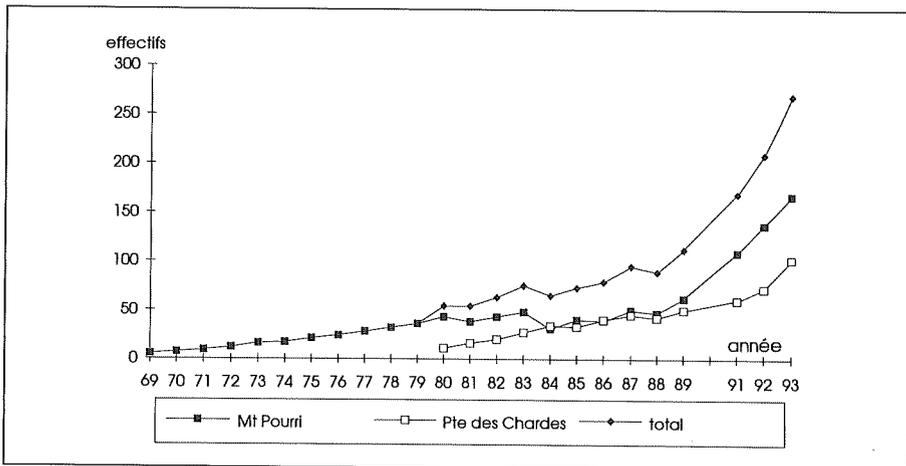


FIG. 8 - Evolution des effectifs des populations réintroduites sur Peisey et Champagny.

Mont Pourri, au cours de l'hiver 1983-1984, les avalanches ont emporté 9 bouquetins et la kératoconjonctivite en a tué indirectement 5 autres, rabaisant la population de 48 à 31 individus (les 3 autres disparitions ne sont pas expliquées). Cette constatation trouve son application dans le cadre des réintroductions, puisque l'on considère aujourd'hui qu'un minimum de 30 animaux est nécessaire pour mener à bien une opération (CHATAIN *et al.*, 1993). En ce qui concerne la fécondité, on s'aperçoit qu'elle est très liée à la densité de la population (FOWLER, 1981; GAUTHIER *et al.*, 1987). En effet, les individus réintroduits provenaient de populations à forte densité, où les taux de reproduction étaient de 0,5 cabri/femelle/an, avec des étagnes

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

primipares à 2 ans et demi, voire 3 ans et demi ; dans leur nouvel environnement, le taux de reproduction annuel passe à 1 cabri/femelle pendant les 4 années qui suivent la réintroduction, avec des femelles fécondes à 1 an et demi. De plus, sur chacun des deux sites, une naissance gémellaire a été observée, 4 ans après le lâcher pour le Mont Pourri, 5 ans pour la Pointe des Chardes.

Les deux principaux sites occupés par cette population issue de réintroduction sont encore bien distincts, malgré les déplacements d'animaux (voir fig. 2C et 2D) : l'un est localisé sur le versant ouest du Mont Pourri et du Dôme de la Sache, s'étendant parfois dans la Réserve naturelle de la Sache (commune de Tignes), et l'autre est compris entre le Dôme des Pichères et le hameau de Friburges. Les échanges entre les deux sites sont nombreux. Dès 1970, quelques individus mâles lâchés sur le Mont Pourri sont observés sur le versant ouest de la Pointe des Chardes. En juin 1980, deux mâles lâchés sur la Pointe des Chardes sont vus à proximité de la cabane du Berthoud, sous le Mont Pourri.

E) LES POPULATIONS EN MIGRATION AVEC LE GRAND PARADIS

La colonisation des versants français de la haute vallée de l'Isère et de l'Arc, par des bouquetins issus du massif du Grand Paradis, est régulièrement suivie par les agents du secteur de Tignes-Val d'Isère depuis 1963. Les résultats présentés ici ne constituent qu'une première synthèse des informations collectées concernant cette colonisation.

Les populations en migration avec le massif du Grand Paradis occupent trois sites : la Réserve naturelle de la Grande Sassièrre, le Vallon de Prariond et l'Aiguille de Gontière au-dessus de Bonneval (fig. 2C). Les effectifs présentés ici correspondent aux effectifs estivaux, saison où la présence des bouquetins est la plus forte.

Les effectifs de la population frontalière sont en hausse depuis l'apparition des premiers individus en Vanoise. L'irrégularité de la courbe des effectifs cumulés (fig. 9) est dépendante du comportement migratoire des bouquetins frontaliers. Le taux de croissance pour la période 1963-1993, calculé sur l'ensemble des effectifs de Prariond et de la Grande Sassièrre, est égal à 14,6%. Ces deux noyaux de population présentent des taux de croissance semblables.

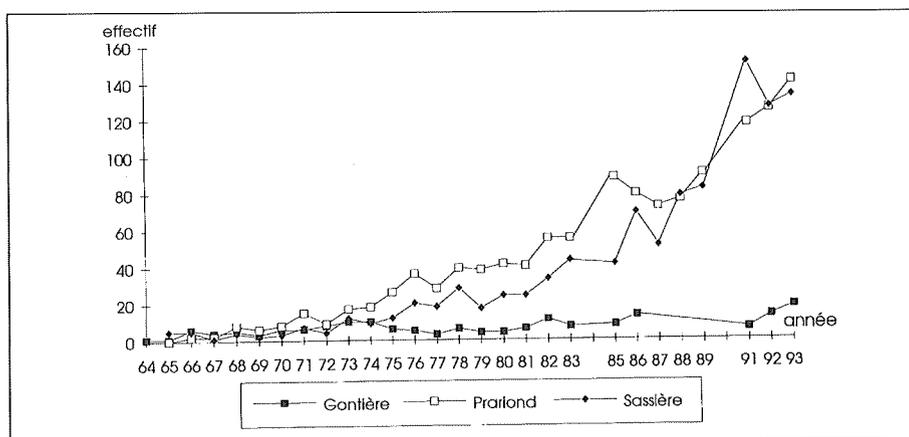


FIG. 9 - Evolution des effectifs de la population en migration avec le Grand Paradis.

LES BOUQUETINS DU PARC DE LA VANOISE

Les déplacements de bouquetins entre les deux sites d'une part, et entre la France et l'Italie d'autre part, sont fréquents tout au long de l'année. Ce sont des migrations qui permettent aux animaux de rejoindre leurs différents quartiers saisonniers, en France ou en Italie, selon des itinéraires particuliers. La composition des hardes varie donc d'un site à l'autre, et d'une saison à l'autre (fig. 10), comme l'atteste le suivi mensuel des agents du secteur de Tignes-Val d'Isère. Les observations sont rendues plus fiables par la présence d'animaux marqués ; toutefois, le faible nombre d'étagnes identifiées rend l'interprétation des données plus aléatoire que pour les mâles.

Dès le mois de mai, en fonction de l'état de la neige en altitude, les premiers bouquetins traversent la frontière italienne pour se regrouper en-dessous de la Réserve naturelle de la Grande Sassièrè, au Fornet : ils descendent à très basse altitude (1900 m) à la recherche d'herbe verte. Quelques-uns d'entre eux transitent par la Réserve naturelle, mais la plupart arrivent par l'arête de Rhêmes-Calabre. Ces premiers animaux proviennent du Val de Rhêmes, en particulier du secteur de la réserve de chasse du Comte Rossi. Les mâles rejoignent ceux qui ont hiverné sur le versant français et les femelles s'installent sur les sites de mise bas.

A cette même période, en mai, les mâles qui ont passé l'hiver dans la Réserve naturelle de la Grande Sassièrè se déplacent et se regroupent avec ceux provenant d'Italie, au-dessus du Fornet. En juin, à mesure que l'herbe repousse en altitude, ces mâles rallient le Vallon de Prariond. Ils sont alors rejoints par d'autres bouquetins ayant hiverné dans le Valsavarenche et le Val d'Orco. Ces derniers franchissent la frontière entre l'Aiguille Rousse et la Pointe de la Galise et l'ensemble de ces mâles forme alors une harde pouvant dépasser 110 individus. Si le Vallon de Prariond constitue surtout un site d'estive pour les bouquetins mâles, en revanche la sex-ratio estivale est équilibrée dans le Vallon de la Grande Sassièrè.

Les femelles mettent bas dans la Réserve naturelle, de la face sud de la Grande Sassièrè à la Pointe de la Traversièrè, et en dehors, au Rocher du Charbon, au Couart, aux Grands Pares, à la Roche Blanche, ainsi qu'à Bazel. Après les naissances, les femelles et leurs cabris, accompagnés des jeunes de l'année précédente, se regroupent en petites hardes. Certaines étagnes ayant mis bas en Italie viennent sans doute se joindre à ces hardes.

L'effectif des bouquetins du Vallon de Prariond atteint son maximum (140 individus en 1993) à la mi-juillet, les femelles étant très peu présentes dans cette zone. C'est à cette époque que les bouquetins mâles, venus de la Réserve naturelle de la Grande Sassièrè au printemps, retournent dans Prariond, en passant par les abords du Col de la Bailletta. Ainsi, à la mi-juillet, la grosse harde de mâles éclate en petits groupes répartis dans le Vallon de Prariond, de part et d'autre des arêtes frontalières, dans tout le Vallon de la Sassièrè, et dans une moindre mesure, hors de la zone protégée, de Bazel à la Pointe du Franchet. Cette dernière zone accueille aussi quelques étagnes et leurs jeunes. La raison de cette dispersion estivale n'est pas encore bien interprétée : s'agit-il d'une réaction des bouquetins face à la très forte fréquentation touristique du Vallon de Prariond, ou bien d'une stratégie comportementale propre à l'espèce, visant à optimiser l'occupation du milieu en été ?

La Combe de Bazel, véritable « charnière » entre Prariond et la Sassièrè, est souvent occupée par des femelles suitées venant soit du Vallon de Prariond, soit de la Réserve naturelle de la Grande Sassièrè. A l'écart des sentiers et difficile d'accès, cette combe constitue une zone refuge très recherchée par les femelles en été.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

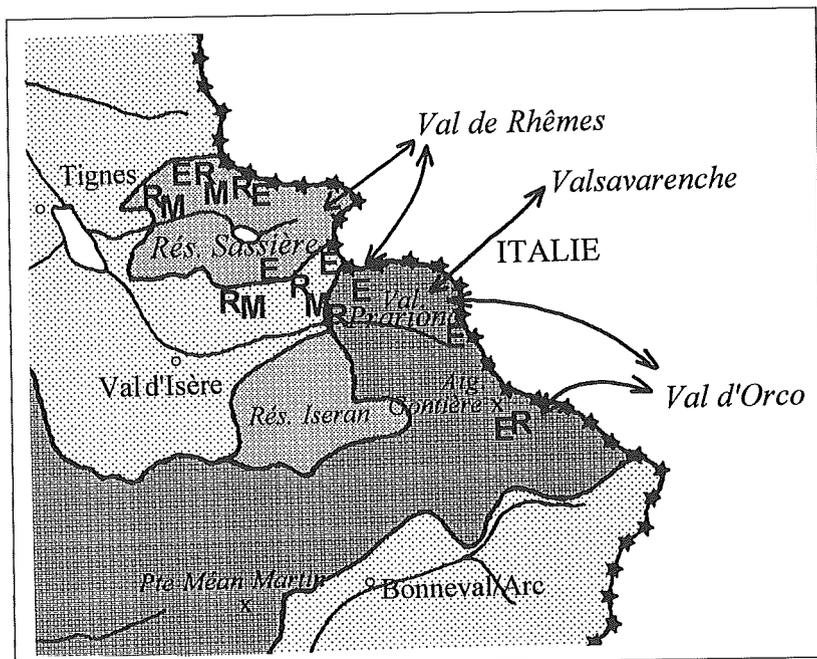


FIG. 10 - Carte des quartiers saisonniers du bouquetin, pour les sites de la Sassière, du Vallon de Prariond et de l'Aiguille de Gontière.

Site de la Sassière - vallon de Prariond

- (E) Estive : rive droite Vallon de la Sassière, Bailletta, Pointe de Picheru, Aiguille de Franchet, Becca Blanche, Bazel, Tenn de Rhêmes, Grande Tête, Niolet, Galise, Sources de l'Isère, Revers de Prariond.
- (R) (H) Rut et Hivernage : face sud de la Grande Sassière, au-dessus du Saut, Arête du Couart, Becca Blanche, Roche Blanche, Bazel, Gorges de Malpasset, St-Charles, Fornet, Grands Pares.
- (M) Mise bas : de la face sud Grande Sassière à la Pointe de la Traversière, Rocher du Charbon, Roches Blanches, Couart, Bazel, Grands Pares.
- ↔ Itinéraires de migration avec l'Italie.

Site de Gontière

- (E) (R) Estive et Rut : Aiguille de Gontière, Aiguille Rousse, derrière les lacs du Carro, arête frontalière du Pas du Bouquetin au Col du Carro, Pariotes.

LES BOUQUETINS DU PARC DE LA VANOISE

Dès la mi-août, les premiers groupes de bouquetins regagnent l'Italie, prioritairement ceux du Valsavarenche et du Val d'Orco. Ces départs s'intensifient de septembre à novembre, selon les conditions d'enneigement. Pour ceux qui restent, le rut a lieu, en bordure de la combe de Bazel, en limite de la Réserve dans les creux de Becca Blanche et sur toute la face sud de l'Aiguille de la Grande Sassièrè. Les quartiers d'hivernage correspondent à peu près à ceux du rut; en hiver, on ne rencontre plus de bouquetin dans le Vallon de Prariond, tous sont alors descendus à la Roche Blanche et au Fornet. La sex-ratio hivernale est équilibrée.

En Haute-Maurienne, la fréquentation de l'Aiguille de Gontière par les bouquetins venus d'Italie n'est pas régulière, ce qui explique les variations d'effectifs estivaux d'une année à l'autre (MARTINOT *et al.*, 1983). Les premiers animaux arrivent en mai. Ils proviennent du Val d'Orco, en empruntant l'arête qui va du Col de la Lose au Pas du Bouquetin. La plupart d'entre eux estivent près de la frontière, dans la zone comprise entre l'Aiguille de la Petite Rousse, l'Ouille de Gontière et les pentes situées derrière les lacs du Carro; quelques-uns peuvent également descendre aux Pariotes, près des sources de l'Arc. Ce sont en majorité des étagnes accompagnées de quelques jeunes mâles d'un ou deux ans. On a pu observer jusqu'à 20 femelles sur le site. Les mâles plus âgés sont, quant à eux, rarement observés. Cela n'a pas toujours été le cas, la proportion de mâles âgés a fortement chuté dans les années soixante: il serait, à ce titre, très intéressant de connaître l'évolution des populations en Italie. Ces bouquetins se déplacent beaucoup tout au long de l'été, faisant de fréquents aller-retours de part et d'autre de la frontière. Il semblerait que les échanges avec le Vallon de Prariond soient limités. A partir du mois d'août, les bouquetins sont de plus en plus rarement observés sur le site de Gontière, ils retournent progressivement en Italie. Certains bouquetins hivernent sous les Pariotes, mais aucun d'entre eux ne le fait sur la zone de Gontière. Le rut a lieu en Italie; il arrive que quelques étagnes viennent mettre bas sur le versant français.

Un nouveau noyau de population de bouquetins semble s'implanter sur la commune de Bessans, en rive droite de l'Arc. Un premier bouquetin mâle, âgé de 17 ans, a passé l'hiver 1981-1982 en face de Bessans, à 2600 m d'altitude, mais a été retrouvé mort au printemps. L'hiver suivant, c'est un mâle de plus de 10 ans qui est resté sous la Tête du Chatelard, il a disparu ensuite. Ces premiers animaux marquent le début d'une implantation qui se renforce les années suivantes. Durant l'hiver 1989-1990, une étagne suitée a été observée sous la Pointe des Buffettes, et 7 bouquetins, dont 3 femelles suitées et 1 éterlou, ont passé l'été 1990 dans le Vallon de Bessans. Au total, c'est un groupe de 5 à 9 bouquetins, mâles, femelles et éterlous, qui est installé actuellement dans la zone comprise entre la Pointe des Buffettes en amont, et la Tête du Chatelard en aval. Certains mâles viennent pour le rut et repartent aussitôt après, d'autres restent sur le site, accompagnés des femelles. Il semblerait que certains bouquetins transitent par le cirque des Evettes; l'arête allant de Méan Martin au Col de l'Iseran pourrait constituer un autre itinéraire, plusieurs individus (mâles, femelles et éterles) ont déjà été observés en 1989 vers le Col des Fours. Des traces et d'autres observations de bouquetins ont été signalées dans ce secteur en 1989 et 1990: Pointe des Fours, Iseran, Pont de la Neige. Ce petit noyau de population fait l'objet d'un suivi particulier de la part des agents du secteur de Bessans-Bonneval.

IV. - CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

En plus des sites de Tarentaise récemment colonisés, où les effectifs ont de fortes probabilités de s'accroître dans les années à venir, nous avons tenté de définir des territoires d'expansion du bouquetin, au niveau de l'ensemble du Parc et de sa zone périphérique (fig. 11). La délimitation de ces territoires a été effectuée à partir de la présence avérée et de plus en plus fréquente d'individus sur les sites. En Haute-Maurienne, le Vallon de Bessans constitue un exemple de cette récente colonisation ; cependant, son extension à l'ensemble du versant sud de la Maurienne pourrait être plus lente qu'escomptée, malgré des biotopes favorables (WIERSEMA, 1983). Il semblerait en effet que le bouquetin soit très sensible au morcellement de son territoire et à l'aménagement de la montagne (NIERVERGELT, 1968 ; WIERSEMA, 1990). Si la colonisation de ce secteur de la Haute-Maurienne s'effectue bien à partir des bouquetins venus du Grand Paradis, des équipements tels que la route du Col de l'Iseran semblent constituer des obstacles importants pour les déplacements des animaux (à noter que des remontées mécaniques édifiées entre Val d'Isère et Bonneval-sur-Arc ne feraient qu'accentuer ce hiatus entre le Grand Paradis et la zone centrale du Parc). En Haute-Tarentaise, de nombreuses observations de bouquetins provenant de la Réserve naturelle de la Grande Sassièrre ont été effectuées dans le territoire compris entre la Réserve elle-même et le Vallon de Mercuel, situé plus au nord, au-dessus de Sainte-Foy-Tarentaise. Actuellement, il n'existe pas de zone protégée sur ce secteur, or MARTINOT *et al.* (1983) ont montré que 14 années ont été nécessaires, après la création de la Réserve naturelle de la Grande Sassièrre, pour que sa colonisation soit effective, les bouquetins pionniers étant particulièrement sensibles aux actes de braconnage. On peut espérer néanmoins que les effectifs vont s'accroître sur ce territoire, ce qui à terme, conduirait à la formation d'une seule population, s'étendant de la Grande Sassièrre à la vallée des Glaciers, dans le Beaufortain. Au sud de la Réserve de la Grande Sassièrre, les adrets du secteur de la Bailletta constituent des zones où l'implantation des bouquetins s'affirme. De même au nord-est du Mont Pourri, dans la zone comprise entre l'Aiguille Grive et l'Aiguille Rouge, les observations de bouquetins sont de plus en plus régulières. A proximité de Pralognan, le massif de la Portetta et les Cirques des Marchet accueillent quelques individus chaque année, laissant augurer la future colonisation de ces secteurs.

Outre l'extension naturelle de l'espèce, générée par la présence du Parc national de la Vanoise depuis 30 ans, il faut ajouter son rôle de ressource génétique vis-à-vis des réintroductions, rendu possible aujourd'hui grâce aux effectifs atteints. Deux espaces naturels protégés ont déjà bénéficié d'animaux capturés en Vanoise, une soixantaine au total, en 1989 et 1990 : le Parc naturel régional du Vercors dans le secteur du Cirque d'Archienne et le Parc national des Ecrins, dans celui du Valbonnais. Une planification des réintroductions à l'échelle nationale s'est avérée nécessaire pour optimiser le repeuplement de l'espèce, ainsi que la rédaction d'une charte visant à garantir le bon déroulement des opérations. Elaborée par un groupe d'experts mandatés par le Ministère de l'environnement, cette charte (approuvée par le Conseil national de protection de la nature, en 1993) concerne la réintroduction du Bouquetin des Alpes et celle de la sous-espèce ibérique ; elle dicte les règles à suivre dans la constitution du dossier de candidature (CHATAIN *et al.*, 1993). Pour les réintroductions futures, la population de Maurienne est apparue comme étant

LES BOUQUETINS DU PARC DE LA VANOISE

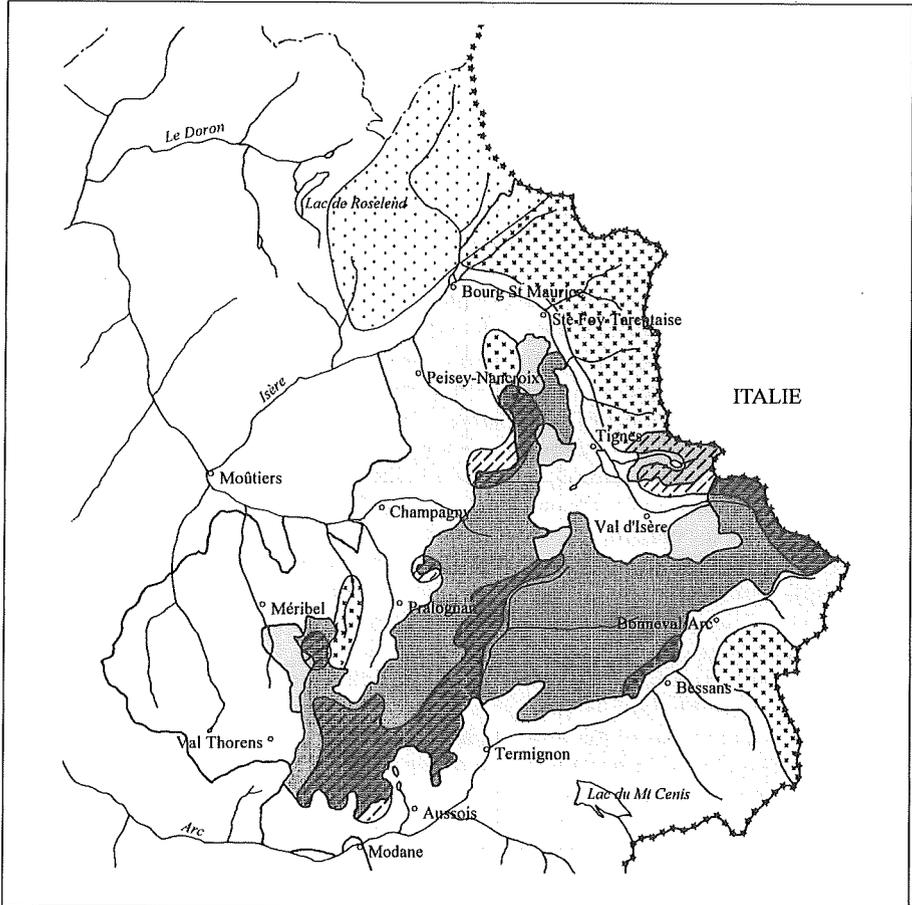


FIG. 11 - Zones d'expansion du bouquetin en Vanoise.



Territoires actuellement occupés par le bouquetin dans le Parc national de la Vanoise.



Extension actuelle de la population du Beaufortain.



Zones d'expansion en cours.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

la plus favorable, du fait de sa grande variabilité génétique (supérieure à celle du Bargy, du Mont Pleureur et du Grand Paradis) et de l'existence d'un polymorphisme d'allèles qui lui est propre (STÜWE *et al.*, 1994). Depuis l'épizootie de 1983 (HARS et GAUTHIER, 1984), l'endémisme de la kératoconjunctivite en Vanoise, bien qu'il ne pose pas de véritable problème quant à la dynamique des populations de bouquetins, soulève néanmoins la question du risque de contamination d'autres ongulés.

Grâce aux réintroductions menées en Haute-Savoie, dans les années 1970, sur une dizaine de sites (effectifs estimés à 540 individus, GAUTHIER et VILLARET, 1990) et à la protection assurée par le Parc national de la Vanoise (1250 individus en 1993, auxquels il convient d'ajouter la colonie des Encombres forte de quelques 360 sujets), il peut sembler que l'espèce a recouvré une place appréciable dans la grande faune des Alpes du Nord, tant sur le plan de ses effectifs que de sa répartition géographique. Il n'en va pas de même plus au sud, où la totalité des effectifs actuels – inférieurs à 500 individus – est due aux efforts de réintroductions, certaines anciennes (dans les Cerces en 1959 et 1960, avec 70 à 80 sujets estimés en 1992), ou plus récentes (en Belledonne en 1983, 150 individus dénombrés en 1992; dans les Ecrins en 1989 et 1990, 66 sujets dénombrés en 1993; dans le Vercors en 1989 et 1990, 69 à 74 individus estimés en 1993; dans le Mercantour en 1987, 1989 et 1990, 98 sujets dénombrés en 1993). Ainsi, avec moins de 3000 bouquetins, irrégulièrement répartis, nous sommes loin des potentialités qu'offrent les Alpes françaises pour cette espèce, comme le soulignait CHOISY (1984). Les efforts de protection et de gestion à ce stade d'évolution d'une population doivent être poursuivis, eu égard aux actes de braconnage qui subsistent encore dans la plupart des territoires colonisés, y compris les zones protégées, et aux maladies telles que la galle sarcoptique, qui seraient susceptibles d'anéantir trente années d'efforts. Il apparaît, au vu de ces résultats, tout à fait prématuré d'envisager que le seul ongulé sauvage français protégé puisse être, à moyen terme, déclassé de son statut afin de supporter des prélèvements cynégétiques. Pour renforcer ce point de vue, il nous semble indispensable, sur le plan scientifique, de préserver une espèce afin de l'étudier sous l'angle de sa dynamique des populations, avec les phénomènes d'autorégulations qui se mettent en place: à cet égard, le bouquetin constitue un modèle particulièrement intéressant.

REMERCIEMENTS

Ont apporté leur contribution à cet article: MM. ANSELMET Y., GROSSET F., VINCENDET P. du secteur de Bonneval-sur-Arc. MM. BANTIN L., CAULLIREAU G., FILLIOL M., JOVET P., MOTTET J.C. du secteur de Termignon; MM. DAMEVIN Ch., MOLLARD M., RATEL J., ROGER C. du secteur de Modane; MM. BENOIT Ph., COTE R., EYVRARD L., LANGER P., MARTINET O., RUFFIER-LANCHE F. du secteur de Pralognan; MM. FLANDIN H., SIMOND J., VILLIBORD R. du secteur de Sainte-Foy-Tarentaise; MM. DAVID B., FERBAYRE J.P., HACQUARD D. du secteur de Tignes-Val d'Isère; et tous les agents qui par leur engagement dans le suivi des bouquetins du Parc ont fait avancer l'état des connaissances.

Nous remercions tout particulièrement Monsieur GAILLARD J.M., chercheur au CNRS (URA 243) du Laboratoire de biométrie, génétique et biologie des populations, Université Claude Bernard (Lyon I), pour son apport aux interprétations mathématiques, et enfin Monsieur le Docteur GAUTHIER D., Directeur du Laboratoire départemental d'analyses vétérinaires de la Savoie, pour ses conseils et son aide dans la rédaction de cet article.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARBAULT (R.), 1981. - Ecologie des populations et des peuplements. Paris, Masson. - 200 p.
- CHOISY (J.P.), 1984. - Le bouquetin. In : Atlas des mammifères sauvages de France. Paris, Société française pour l'étude et la protection des mammifères. - p. 228-229.
- CHOISY (J.P.), 1986. - Bilan sur la population de bouquetins du Massif des Encombres (Savoie) : son milieu. Rapport interne au Programme national de recherche sur le bouquetin. FRANCE. Ministère de l'environnement SRETIE.
- CHATAIN (G.), CHOISY (J.P.), CRAMPE (J.P.), GAUTHIER (D.), MARTINOT (J.P.), MICHALLET (J.), TERRIER (G.), TRON (L.) et VILLARET (J.Ch.), 1993. - Charte concernant la réintroduction d'une espèce protégée : le Bouquetin des Alpes. FRANCE. Ministère de l'environnement. Direction de la nature et des paysages. - 8 p.
- COUTURIER (M.A.J.), 1962. - Le Bouquetin des Alpes. Grenoble : Arthaud. - 1564 p.
- CRAMPE (J.P.), 1993. - Taux de survie et caractéristiques de la mortalité dans une population d'isards (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) non chassée du Parc national des Pyrénées. *Bulletin d'Information sur la Pathologie des Animaux Sauvages en France (BIPAS)*, vol.8: 73-84.
- FAURE (E.) et GAUTHIER (D.), 1988. - Evolution des effectifs des populations de Bouquetin des Alpes dans le Parc national de la Vanoise. Rapport interne. Chambéry : Parc national de la Vanoise. - 21 p.
- FOWLER (C.W.), 1981. - Density dependence as related to life history strategy. *Ecology*, 62: 602-611.
- GAUTHIER (D.), BOUVIER (M.), CHOISY (J.P.), ESTEVE (R.), MARTINOT (J.P.), MICHALLET (J.), TERRIER (G.) et VILLARET (J.C.), 1990. - Bilan sur le statut du bouquetin dans les Alpes françaises en 1986. In : Le Bouquetin des Alpes : réalité actuelle et perspectives. Actes de la Conférence internationale, 17-19 septembre 1987, Valdieri (Cuneo-Italie). - p. 25-37.
- GAUTHIER (D.) et VILLARET (J.-C.), 1990. - La réintroduction en France du Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, suppl. 5: 97-120.
- GAUTHIER (D.), MARTINOT (J.P.), CHOISY (J.P.), MICHALLET (J.), VILLARET (J.C.) et FAURE (E.), 1991. - Le Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Suppl. 6: 233-275.
- GILPIN (M.E.) et AYALA (F.J.), 1973. - Global models of growth and competition. *Proceedings National Academy Sciences*, 70: 3590-3593.
- HARS (J.) et GAUTHIER (D.), 1984. - Suivi de l'évolution de la kératoconjunctivite sur le peuplement d'ongulés sauvages du Parc national de la Vanoise en 1983. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, XIV: 157-210.
- LINZI (M.P.), 1978. - Analisi preliminare dell'ecologia della colonia di stambecchi (*Capra ibex* L. 1758) del Parco nazionale del Gran Paradiso. M Sc Thesis: Univ. de Rome.
- MARTINOT (J.P.), DELMAS (M.), RUFFIER DES AIMES (M.) et RUFFIER-LANCHE (F.), 1983. - Contribution à la connaissance de la biogéographie et de l'éco-éthologie du bouquetin en Vanoise. Actes du VII^e Colloque national de Mammalogie. - Grenoble. - p. 103-121.
- RATTI (P.) et HABERMEHL (K.H.), 1977. - Untersuchungen zur Altersschätzung und Altersbestimmung beim Alpensteinbock (*Capra ibex ibex*) im Kanton Graubünden. *Z. Jagdwiss.*, 4: 188-213.
- STÜWE (M.) et SCRIBNER (K.), 1989. - Low genetic variability in reintroduced alpine Ibex (*Capra ibex ibex*) populations. *J. Mamm.*, 70: 370-373.
- STÜWE (M.), SCRIBNER (K.) et GAUTHIER (D.), 1994. - Caractéristiques génétiques des populations françaises de Bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) et conséquences pour leur gestion. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, XVIII.
- WASER (P.M.) et JONES (W.T.), 1983. - Natal philopatry among solitary mammals. *Quarterly Review of Biology*, 58: 355-390.
- WIERSEMA (G.), 1983. - L'Habitat saisonnier du bouquetin (*Capra ibex* L.) dans le Parc national de la Vanoise. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, XIII: 211-222.
- WIERSEMA (G.) et GAUTHIER (D.), 1990. - Statut du bouquetin dans les Alpes : contribution à la réintroduction et à la gestion de cette espèce. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, XVII: 235-252.

(Reçu pour publication, avril 1994)

L'UTILISATION DE L'ESPACE EN HIVER PAR LE BOUQUETIN DES ALPES (*Capra ibex ibex*) DANS LE PARC NATIONAL DE LA VANOISE

par Gilles RAYE⁽¹⁾

Introduction	206
I. — Sites d'étude et méthodes	207
II. — Résultats	213
III. — Discussion	232
IV. — Conclusion et perspectives	236
Références bibliographiques	238

Résumé. — L'étude de l'utilisation de l'espace en hiver par le bouquetin (*Capra ibex ibex*) a été menée dans le Parc national de la Vanoise, de mars 1988 à juin 1990, sur 3 sites : Modane, Champagny et Val d'Isère. Le premier bénéficie d'un climat sec, plus favorable à l'hivernage du bouquetin, animal non adapté aux déplacements dans la neige, tandis que Val d'Isère est un secteur fortement enneigé, Champagny subissant un enneigement intermédiaire. Lors de fortes chutes de neige, les localisations refuges sont essentiellement les crêtes et les sommets de barres rocheuses, et dans une moindre mesure, les pieds de barres. Ces zones permettent aux animaux d'éviter les avalanches. Les crêtes ventées sont utilisées pour se nourrir dès que le vent cesse. La grande majorité de ces localisations refuges sont exposées au sud, ce qui permet un départ précoce de la neige. Un certain nombre de mâles et de femelles cohabitent durant les périodes fortement enneigées, alors qu'ils s'évitent normalement, période de rut exceptée. Pendant le déneigement, les groupes de femelles se dispersent afin d'exploiter les potentialités alimentaires du milieu, cela est moins sensible pour les mâles. La mortalité durant les hivers 1988-1989 et 1989-1990 fut faible, et le rapport –nombre de cabris/nombre de femelles en fin d'année plus élevé que l'indice de reproduction durant la période 1977-1987. Le faible enneigement et donc la plus grande disponibilité en nourriture est le principal responsable d'une faible mortalité et d'une bonne réussite de la reproduction. La démographie des populations de bouquetin en haute montagne semble donc limitée par la qualité et la quantité des zones refuges en hiver.

Mots-clés. — Bouquetin des Alpes, Vanoise, hivernage, occupation de l'espace, station refuge.

(1) Agrégé de l'Université, enseignant. - Le Puiset, 73190 Sant-Jeoire Prieuré.

Summary. – Winter space using by *Capra ibex ibex*.

The study of winter space using by Ibex was led in the National Park of Vanoise (France) from march 1988 till june 1990 on three venues: Modane, Champagny-en-Vanoise and Val d'Isère. The first enjoys a dry climate, more favourable to the wintering of Ibex, an animal which is unfit for snow moving, whereas Val d'Isère enjoys heavy snow falls, Champagny for its part being less favoured as regards snow falls. After heavy snow falls, refuge spots are mainly the crests and the tops of rocky bars and in a lesser degree bar feet. Those areas protect Ibex from avalanches. Wind swept crests are used for feeding when the wind stops. The great majority of the refuge spots are exposed south, which allows an early melting of the snow. A certain number of males and females cohabit during the snowiest periods whereas they usually avoid each other, except during the rutting period. When the snow melts, female groups scatter so as to exploit the food possibilities of the environment, which is less obvious for the males. The mortality rate during the winter 1988-89 and 1989-90 was weak and the rate between the number of kids and the number of females at the end of winter higher than during the decade 1977-1987. The scarcity of snow and thus the bigger availability of food was the main factor. The demography of Ibex population in high mountain seems thus to be limited by the quality and the quantity of refuge zones in winter.

Key-words. – Alpine ibex, Vanoise, wintering, space using, refuge spot.

INTRODUCTION

Il aura fallu attendre ces dernières années (en particulier les premiers résultats du Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes) pour qu'enfin, le Bouquetin des Alpes ne soit plus considéré comme un animal strictement inféodé à l'étage alpin. L'existence et le succès démographique de populations colonisant naturellement (Encombres) ou réintroduites à basse altitude comme dans le Vercors montrent que le rôle fondamental de l'altitude est «un préjugé issu d'un artefact» (CHOISY, 1990), à savoir l'extermination du bouquetin pendant de longs siècles et la subsistance de populations relictuelles en haute montagne, territoire difficile d'accès à l'homme porteur de fusil. HAINARD (1962), souligne que «les auteurs anciens s'accordent à faire du bouquetin un habitant des hautes cimes, il l'est aujourd'hui dans les lieux où la protection la plus complète lui est accordée». SCHALLER (1977) souligne la large tolérance altitudinale du genre *Capra*.

La présence du bouquetin dépend en fait de la présence du rocher (COUTURIER, 1962; HAINARD, 1962; SCHALLER, 1977), du bord de la mer jusqu'aux plus hautes cimes; c'est un animal remarquablement adapté à des déplacements sur un substrat dur: sabot mou et adhérent parfaitement au rocher. Par contre, et contrairement au chamois qui vit à ses côtés dans les massifs montagneux, le bouquetin éprouve beaucoup de difficultés à se mouvoir dans la neige (COUTURIER, 1962) du fait de la structure de ses sabots et d'un poids environ une fois et demie supérieur (chamois: femelle = 30 à 40 kg, mâle = 35 à 50 kg; bouquetin: femelle = 40 à 65 kg, mâle = 65 à 120 kg – VAN DEN BRINK, 1967). COUTURIER (1962) signale que l'importance de la couche de neige rend difficile ou impossible les déplacements. CHOISY (1990) explique que la répartition des bouquetins est liée à l'importance du recouvrement neigeux.

Ainsi, les secteurs de haute montagne peuvent être considérés comme un habitat marginal, c'est-à-dire comme la frange altitudinale supérieure de l'habitat glo-

bal du bouquetin, même si actuellement la majeure partie des populations vit en altitude (Vanoise, Grand-Paradis, populations suisses...).

La présente étude, localisée dans le Parc national de la Vanoise (France, 45°21'N, 6°42'E), un massif de haute montagne dans lequel 100 sommets dépassent 3000 m a pour but de comprendre la stratégie d'occupation par le bouquetin d'un espace globalement fortement enneigé durant la saison la plus critique.

En d'autres termes, comment un endotherme non hibernant et ayant des difficultés à se mouvoir dans la neige, vivant dans un milieu où la température est relativement basse, arrive-t'il à équilibrer son bilan énergétique en n'ayant à sa disposition qu'une faible quantité de nourriture accessible?

Plusieurs stratégies sont susceptibles d'être mises en œuvre, que l'on peut résumer par les six points suivants :

- limiter les dépenses énergétiques :

1 - Prévenir les déperditions caloriques (COUTURIER, 1962 décrit l'efficacité du pelage hivernal avec des jarres poussant à l'automne, et une seule mue annuelle).

2 - Limiter les déplacements dans la neige, chercher des zones refuges non enneigées, restreindre son activité.

3 - Adaptation du métabolisme basal.

- utiliser au mieux les ressources disponibles :

4. Rechercher des stations avec des végétaux découverts.

5. Aptitude à digérer les végétaux de faible valeur fourragère.

6. Utiliser les réserves graisseuses accumulées durant l'été. Ainsi le bouquetin peut perdre jusqu'à 30% de son poids (COUTURIER, 1962 ; GAUTHIER, comm. pers.) durant les hivers rigoureux, ceci montrant l'importance des réserves accumulées pendant l'été.

De ces six points, nous avons abordé plus particulièrement les points 2 et 4. Les autres aspects mériteraient des investigations physiologiques approfondies, qui ne sont pas de notre compétence.

I. - SITES D'ÉTUDES ET MÉTHODES

A) PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DES SITES D'ÉTUDES

a) Caractéristiques générales

L'espace occupé par le bouquetin a été délimité grâce aux observations des gardes moniteurs depuis la création du Parc national en 1963 jusqu'à nos jours (fig.1). Trois secteurs ont fait l'objet d'un suivi hivernal de mars 1988 à juin 1990, le choix de ces trois secteurs s'étant fait sur la disponibilité des gardes moniteurs et sur la praticabilité hivernale (possibilité de monter à ski sans prendre de risques vis-à-vis des avalanches).

- Val d'Isère - le Fornet.

- Modane (divisé en trois zones : Polset, Doran et Barbier).

- Champagny-en-Vanoise - pointe des Chardees.

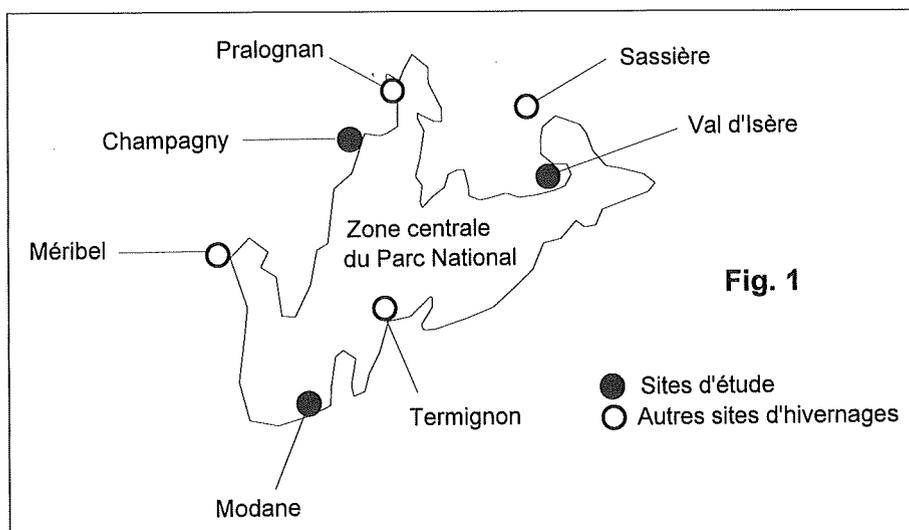


FIG. 1 - Sites d'étude.

Le tableau I et la figure 2 donnent les principales caractéristiques topographiques et altitudinales des trois sites. Avec la plus grande variété des reliefs et la plus forte amplitude altitudinale, le Barbier héberge également le plus grand nombre de bouquetins en hiver, et draine la grande majorité des mâles du secteur Modane (+ quelques individus mâles de Termignon, 12 km à l'est).

Site	Altitudes mini - maxi	Amplitude altitudinale	Répartition des barres rocheuses	Nombre d'animaux en hiver	Pente moyenne
Champagny	1500 - 3100 m	1600 m	1550m à 3100m	40-60	73 %
Modane					
Polset	1900 - 2650 m	750 m	2050m à 2600m	70-80	60 %
Doran	1950 - 3040 m	1100 m	2000m à 3040m	40-60	crête 60-80%
Barbier	1150 - 3150 m	2000 m	1250m à 3150m	120-150	58 %
Val d'Isère	1950 - 3070 m	1030 m	2050m à 3070m	15-20	70 %

TABEAU I - Principales caractéristiques des sites d'étude.

b) le climat

Les trois sites d'étude ont un climat sensiblement différent (Tabl. II, fig. 3) : la Maurienne (Modane) bénéficie d'un climat sec, ensoleillé, moins froid et surtout beaucoup moins enneigé : c'est également la vallée qui accueille le plus de bouquetins en France. A Champagny (station de référence : Pralognan), et à Val d'Isère, l'enneigement est plus important, les températures sont en moyenne plus basses. Val d'Isère étant un site de haute altitude, la persistance du manteau neigeux est longue (jusqu'en mai-juin).

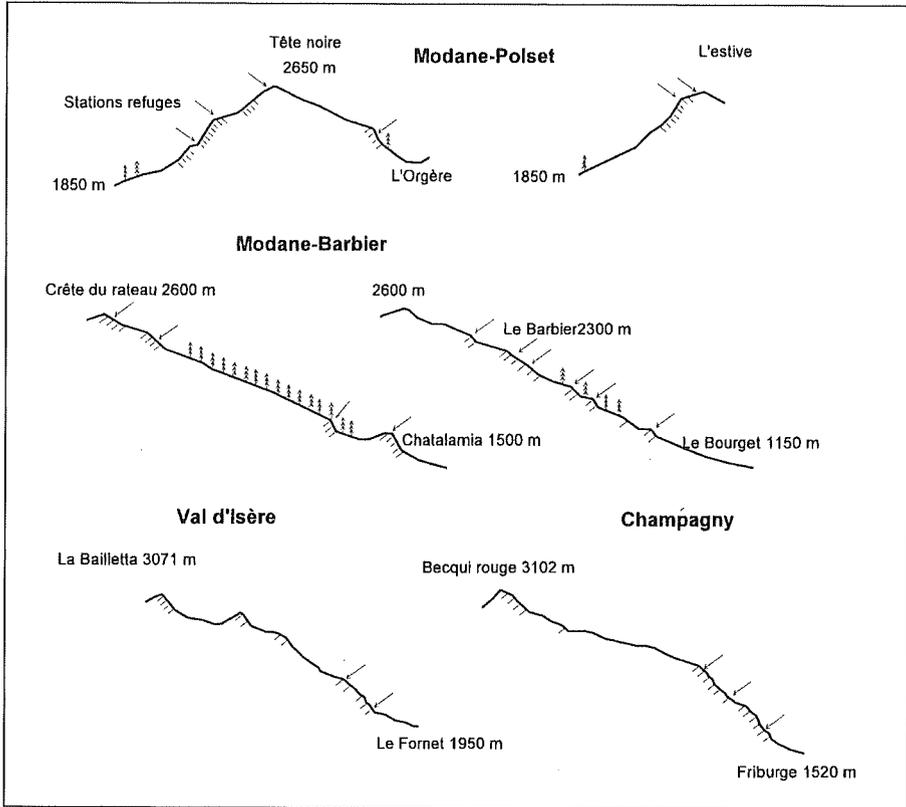


FIG. 2 - Quelques profils topographiques des sites d'hivernage (avec localisation des stations refuges).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Site	Station météo de référence	Distance de la station au site d'hivernage	Altitude de la station météo	Nombre de jours de neige	Nombre de jours avec chute de neige > 5 cm	Hauteur de neige cumulée en cm	Persistance du manteau neigeux
Champagny	Pralognan	9 km	1400	44	35	550	148 jours
Val d'Isère	Val d'isère	3 km	1840	74	33	494	> 150 jours
Modane	Aussois	3 à 6 km	1480	38	20	376	66 jours

TABLEAU II - Données nivologiques dans les stations de référence (source : Centre météorologique départemental de la Savoie. Statistiques sur les 30 dernières années).

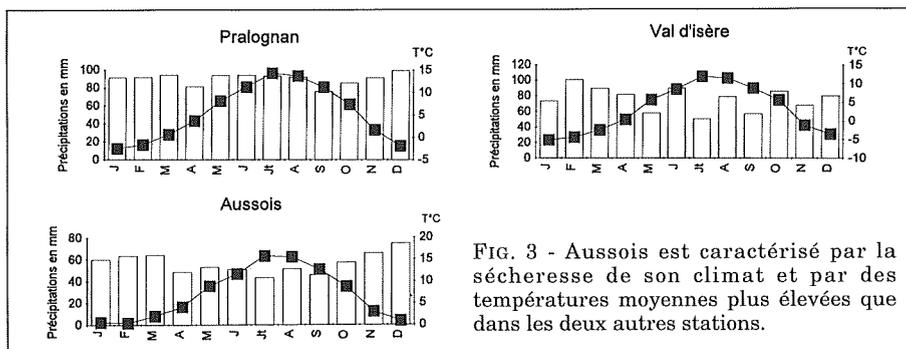


FIG. 3 - Aussois est caractérisé par la sécheresse de son climat et par des températures moyennes plus élevées que dans les deux autres stations.

On peut dire que globalement les conditions d'hivernage semblent plus favorables pour les bouquetins de Maurienne, où, l'ensoleillement et la sécheresse du climat permettent un départ précoce de la neige, tant en cours de l'hiver qu'à la fin de la mauvaise saison. Les conditions régnant à Val d'Isère sont les plus sévères.

La figure 4 rend compte de l'état d'enneigement en ubac à l'altitude de 1300 m et 1800 m durant trois hivers : 1987-1988, 1988-1989 et 1989-1990. D'après le Centre départemental météorologique de la Savoie, le manque d'enneigement a très fortement perturbé le ski en dessous de 1500 m, alors que la neige était au rendez-vous au-dessus de 1800 m. Ceci est valable pour les versants exposés au nord. A l'adret, la situation était très différente du fait d'un plus fort ensoleillement, les versants étant globalement exempts de neige assez tard dans la saison jusqu'aux altitudes de 2500-2700 m : jusque fin février en 1989 et fin janvier en 1990.

c) les avalanches

Les trois sites sont exposés aux avalanches : les principales coulées ont été notées sur une carte pour le secteur Modane et Champagny. Nous disposons d'un document cartographique datant de 1970 (Institut géographique national) sur le risque avalancheux pour Val d'Isère. Sur ce site, la totalité des barres rocheuses abritant les bouquetins sont localisées en bas du versant et sont coupées par des avalanches qui dévalent depuis le sommet. C'est également le cas pour les barres occupées inférieures des autres sites.

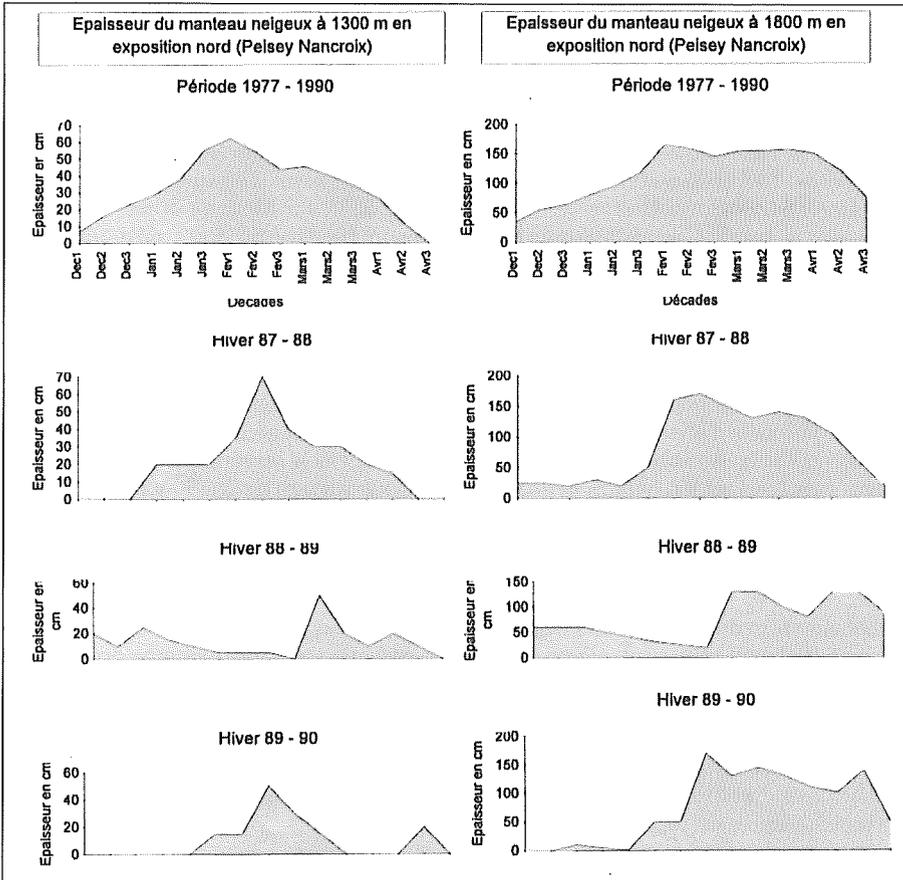


FIG. 4 - Epaisseur du manteau neigeux à 1300 et 1800 m exposition nord (Pelsey-Nancroix).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Sur Polset, les barres sont localisées dans la partie sommitale du versant, ce qui annule pratiquement le risque avalancheux qui est maximum sous les falaises. Quelques coulées traversent la partie médiane du site, entre une série de petites crêtes de moins de 50m de dénivelé.

L'aiguille Doran étant une crête rocheuse continue de 1000 m de dénivelé, les avalanches sont réparties de part et d'autre de cette arête.

Quant à Champagny et le Barbier, les situations sont très diversifiées : il existe des barres dans les parties basales, médianes et sommitales des versants, des successions de crêtes, etc. Le risque avalancheux est inégalement réparti sur l'ensemble de ce site.

B) RECUEIL DES DONNÉES

Nous avons analysé l'occupation de l'espace depuis la période de rut jusqu'au printemps. Les observations ont débuté à la fin de l'hiver 1988 pour s'achever en juin 1990. 6429 bouquetins ont été observés dont 5555 sur Modane durant 103 journées sur le terrain en compagnie des gardes-moniteurs du Parc national de la Vanoise. Les trois sites retenus étaient parcourus à pied ou en ski de randonnée, lorsque les conditions météorologiques le permettaient, afin de relever les paramètres suivants : pointage de tous les groupes de bouquetins observés sur une carte au 1/25000 (avec longue vue 25 x 77 et jumelles 10 x 40) dès l'arrivée sur le site, description de leurs caractéristiques et réalisation d'un panorama photographique permettant de comparer ultérieurement l'état d'enneigement de chaque site. Pour chaque journée d'observation, de 1 à 4 pointages étaient effectués jusqu'en fin d'après-midi. L'ensemble de ces relevés furent réalisés le lendemain d'une chute de neige, puis tous les 2 à 5 jours pendant une période variant de 3 à 30 jours après des précipitations neigeuses.

Les critères de description étaient les suivants :

- Composition du groupe (nombre de mâles, femelles, cabris, éterlous, indéterminés).
- Localisation du groupe dans le site (pente entre 2 barres rocheuses, barre rocheuse, pied de barre rocheuse, sommet de barre rocheuse, éperon rocheux, crête).
- Activité globale du groupe (broute, rut, couché, déplacement, jeu, observe).
- Recouvrement global de la neige sur la zone observée (nul, inférieur à 50%, supérieur à 50%, total).
- Météo (ensoleillé, éclaircie, nuageux, pluie, neige, orage, brouillard).
- L'exposition et l'altitude étaient déterminées ultérieurement d'après les relevés cartographiques de terrain.

Dans la pratique et en période hivernale, les chutes de neige ayant été rares, des observations ont été réalisées même lors des plus faibles. L'ensemble de ces chutes étant réparties en trois catégories : faible = moins de 10cm, moyenne = de 10 à 30 cm, forte = supérieures à 30 cm.

Lors de chaque prospection, l'observation des groupes devait être la plus exhaustive possible afin d'obtenir une image la plus exacte de l'utilisation de l'espace, et ceci d'autant plus que les chutes de neige étaient rares. En effet, des animaux non observés pouvaient très bien utiliser des localisations originales, biaisant ainsi les conclusions issues du traitement des données. Pour observer les animaux peu visibles du bas des sites, il fallait se déplacer sur l'ensemble des versants, ce qui fut aisé compte-tenu du faible enneigement.

C) TRAITEMENT DES DONNÉES

Nous avons distingué trois périodes concordant avec des événements du cycle biologique du bouquetin : période de pré-rut et de rut (de novembre jusqu'au 15 janvier), période hivernale (du 15 janvier au 15 avril) et printemps (après le 15 avril et jusqu'au 15 juin). Cette dernière période comprenant aussi les mises bas.

En haute montagne, la période hivernale au sens large débute dès les mois d'octobre ou de novembre, selon les années, pour finir en avril-mai, voire juin lors de très forts enneigements. Au début de cette période, le comportement reproducteur marque fortement la structure sociale de l'espèce. De ce fait, le traitement des données a pris en compte deux classes sociales : les mâles d'une part, et le reste des animaux d'autre part (femelles + cabris + éterlous + indéterminés). Femelles et indéterminés ont été traités ensemble car l'indétermination n'affecte généralement pas les mâles dont l'âge est supérieur à 2 ans et demi (cornes bien développées et discernables de loin avec une longue vue).

Le traitement informatique des données a permis l'établissement de tableaux de contingences 2 x 2. Les distributions des mâles et des femelles en fonction des variables enneigement, exposition, localisation, etc. ont été testées par le KHI-2.

II. - RÉSULTATS

A) ANALYSE DES SITES D'HIVERNAGE A GRANDE ECHELLE

a) Répartition des bouquetins sur les sites

Les figures 5, 6 et 7 donnent la répartition des bouquetins durant la période d'observation mars 1988-juin 1990 sur les trois sites étudiés. Cette répartition est exclusivement conditionnée par la présence du rocher, du simple piton à la plus haute falaise en passant par des zones escarpées non verticales de moyenne importance.

Ces sites d'hivernage très escarpés, comprennent essentiellement des falaises et des ressauts rocheux. La pente moyenne, toujours supérieure à 58% (30°) ne reflète que partiellement la raideur d'un site puisque les zones rocheuses ont une pente dépassant fréquemment les 100% (45°). D'après TOSI *et al.* (1986), la moyenne des pentes utilisées en hivernage est comprise entre 35 et 50° avec un optimum vers 40-45°. Selon NIEVERGELT (1966), les ubacs ne sont utilisés que si la pente dépasse 45°, alors que le gradient de pente est plus large en adret. HOFMANN et NIEVERGELT (1972) donnent des pentes allant de 30° à plus de 45°, les fréquences maximales de répartition étant comprises entre 30 et 45°.

La répartition spatiale des mâles et des autres classes de sexe et d'âge n'est pas identique durant les trois périodes prises en compte (rut / hiver / printemps). En dehors de la période de rut, il existe une séparation de ces classes, variant selon le site et/ou la topographie. Par exemple, sur Modane, les mâles sont aux côtés des femelles de novembre à mi-janvier (rut) puis les quittent dans leur grande majorité pour se rendre sur le Barbier (fig.8).

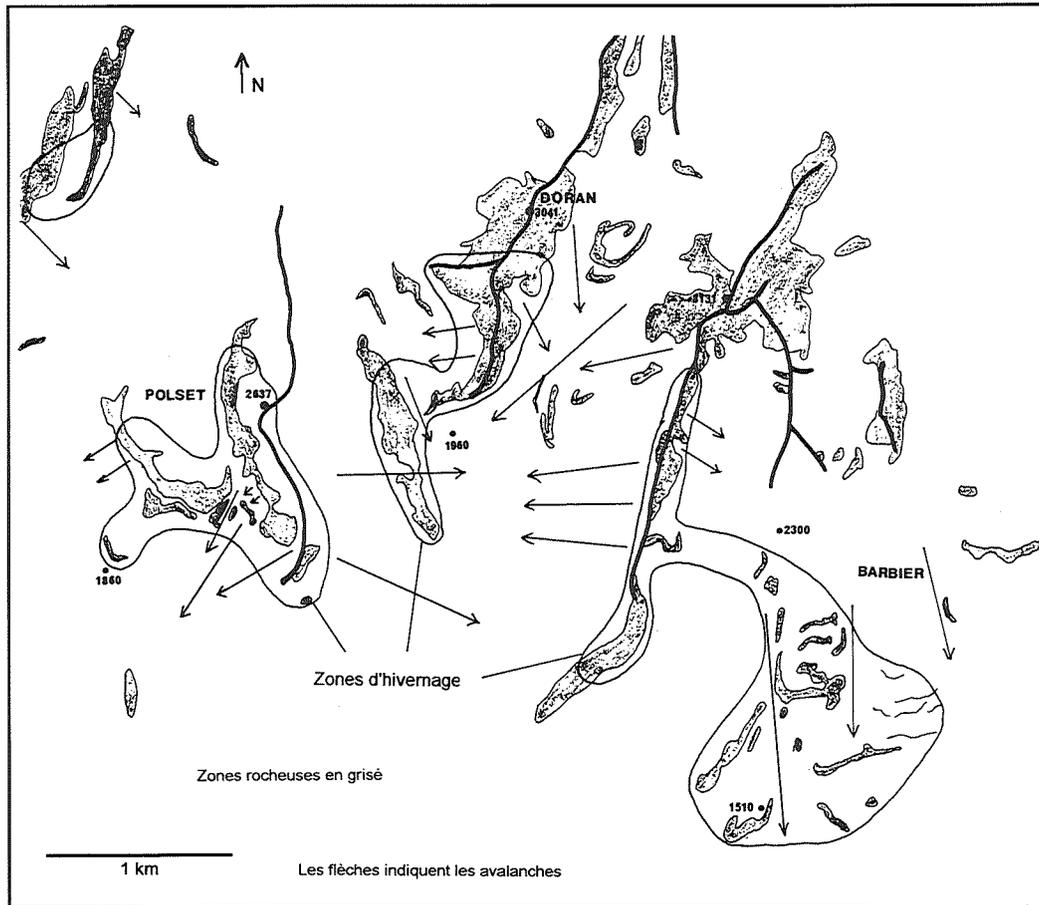


FIG. 5 - Site d'hivernage de Modane.

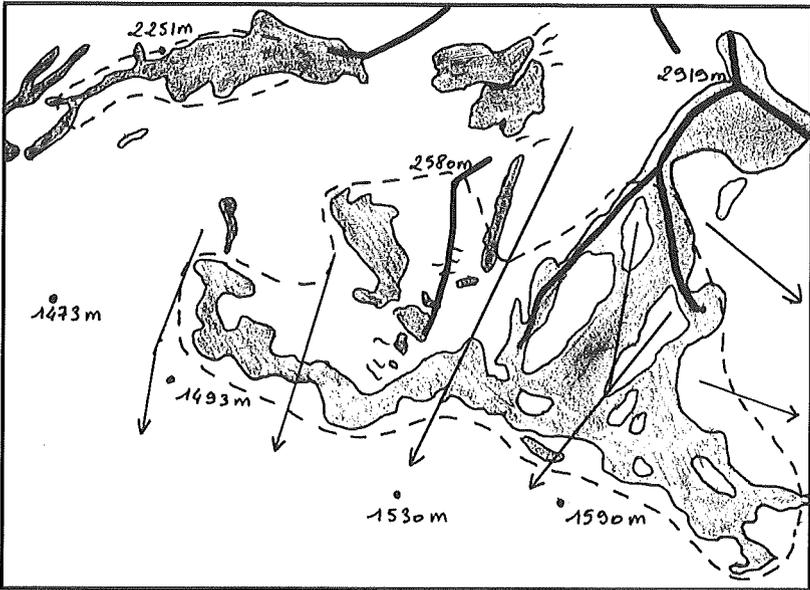


FIG. 6 - Site d'hivernage de Champagne.

----- Limite de la zone d'hivernage
——— 1 km

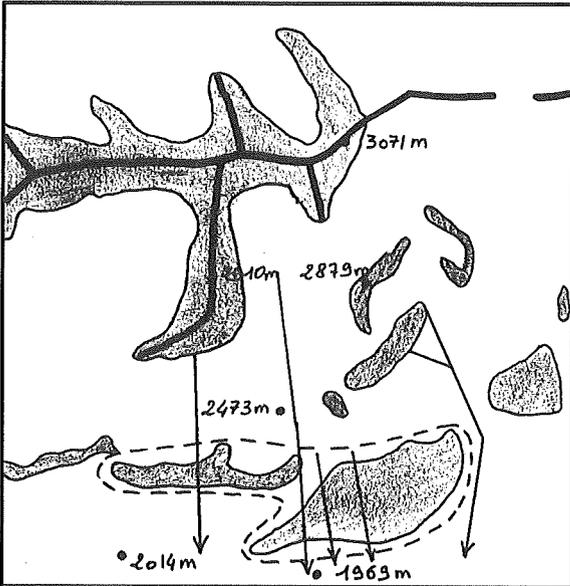


FIG. 7
Site d'hivernage
de Val-d'Isère - Le Fornet.

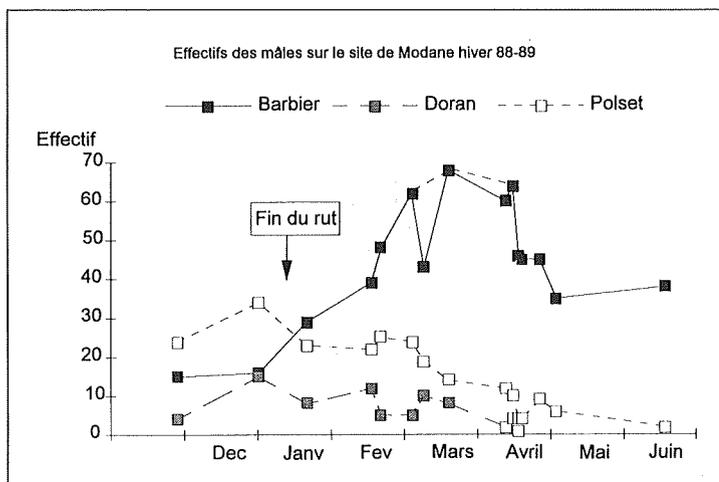


FIG. 8
Variation des effectifs des mâles sur le secteur Modane. Après le rut, ils quittent le Doran et Polset pour hiverner sur le Barbier.

Le suivi d'animaux marqués sur plusieurs années par les gardes-moniteurs du Parc national de la Vanoise, montrent que les bouquetins sont cantonnés durant la période hivernale sur des zones restreintes, d'une surface bien inférieure à celle du domaine occupé sur un cycle annuel. Les deux exemples de la figure 9 concernant deux femelles de Champagny illustrent bien ces observations.

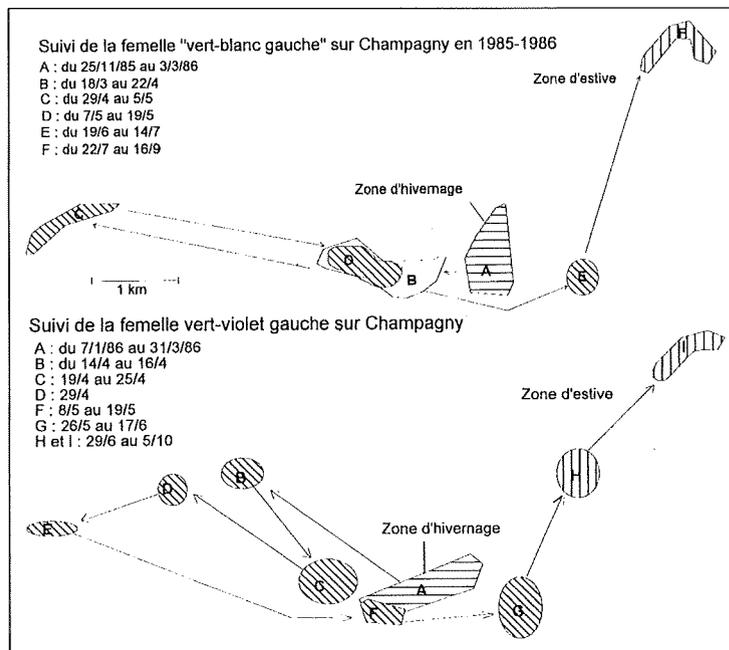


FIG. 9
Suivi de deux femelles marquées sur le site de Champagny. Ces observations ont été réalisées par les gardes-moniteurs du secteur avant la mise en place du protocole de suivi de l'hivernage.

b) Localisations topographiques• **Période de pré-rut et de rut:**

La figure 10 montre que la répartition des mâles et des femelles est pratiquement identique durant cette période. En considérant les deux activités dominantes du cycle journalier (repos et alimentation), on note que les mâles préfèrent manger plutôt au pied des barres rocheuses alors que les femelles sont observées sur l'ensemble des sites avec une préférence pour la proximité immédiate des falaises. Les sommets des barres rocheuses sont utilisés préférentiellement pour l'activité «couché» et ce par tous les animaux.

• **Hiver (fig.10):**

Les femelles vont utiliser principalement les barres rocheuses et leurs abords immédiats, quelle que soit l'activité. Par contre, les mâles ont tendance à éviter les falaises quelque soit l'activité, utilisant préférentiellement les parties basses des systèmes rocheux pour s'alimenter, et se répartissant d'une manière plus homogène pour se reposer. La fréquence assez importante de bouquetins observés dans des pentes non rocheuses est probablement attribuable au manque de neige.

• **Printemps (fig.10):**

Si les femelles apparaissent toujours très liées aux zones escarpées pendant le repos, tous ont tendance à exploiter les pentes herbeuses, notamment aux pieds des versants où la pousse de l'herbe est la plus précoce.

c) Répartition altitudinale

Les bouquetins occupent des zones dont les altitudes varient de 1250m à 2700m (tabl. III). Les moyennes altitudinales des relevés sont généralement au-dessus de la limite de la forêt. Les sommets d'altitudes élevées sur les sites du Barbier, Champagny et Val d'Isère ne sont pas utilisés.

Nous avons étudié la répartition des bouquetins en fonction de l'altitude sur un même site et pendant un laps de temps où toutes les catégories sociales sont présentes simultanément. Le secteur du Barbier sur le site de Modane, qui présente la plus forte amplitude altitudinale (tabl. I) et le plus grand nombre d'animaux en

Site	Allitudes utilisées par les Bouquetins	Moyenne altitudinale des relevés d'animaux	Barres rocheuses délaissées dans le site
Champagny	1600-2350	1881	sommitales
Modane			
Polset	1940-2600	2254	aucune
Doran	2000-2800	2276	aucune
Barbier	1250-2850	1894	sommet du rateau
Fornet	2100-2450	2265	sommitales

TABLEAU III - Occupation altitudinale des sites.

L'UTILISATION DE L'ESPACE EN HIVER

hivernage, se prêtait tout à fait à cette investigation. La figure 11 montre une répartition différente des deux catégories sociales vis-à-vis de ce facteur: les mâles occupent principalement une zone allant de 1200 à 2400 m avec une fréquence maximale de 1400 à 1800 m. Les femelles quant à elles se rencontrent plus fréquemment entre 2000 à 2200m ($P=0,00$ - tabl. IV).

Altitude	1200-1400m	1400-1600m	1600-1800m	1800-2000m	2000-2200m	2200-2400m	2400-2800m
Effectifs mâles	83	208	193	86	71	63	9
Effectifs femelles	52	30	142	284	187	22	31
		ddl = 6	$X^2 =$	337,35	$P = 0$		

TABLEAU IV - Fréquences altitudinales des bouquetins au Barbier.

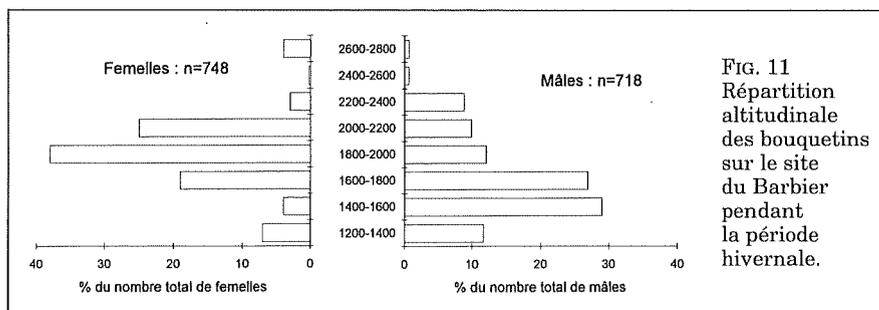


FIG. 11 Répartition altitudinale des bouquetins sur le site du Barbier pendant la période hivernale.

Ainsi, les zones basses du versant sont utilisées par les mâles, mais ce n'est pas à proprement parler les faibles altitudes qu'ils recherchent en priorité, mais des localisations moins escarpées que celles utilisées par les femelles.

Les mâles sont observés en particulier dans des systèmes de petites barres rocheuses entrecoupées de pentes herbeuses, rapidement déneigées, et non avalancheuses. Les femelles sont quant à elles à proximité immédiate des grandes falaises, qui sont, sur le site du Barbier, principalement localisées sur le haut du versant. Pour confirmer ceci, des femelles observées dans la partie basale du Barbier le sont à la faveur de la falaise de «Chatalamia».

Par contre, à Champagny, les mâles sont assez souvent observés à une altitude supérieure à celle des femelles, ces dernières occupant les falaises abruptes localisées en bas du versant. Tout comme à Modane, ils utilisent ces systèmes complexes de petites barres rocheuses situées ici plus en altitude.

Pour Val d'Isère, le faible nombre de bouquetins hivernants et l'exiguïté du site ne permettent pas de conclure.

Cependant en Maurienne l'enneigement est, comme ailleurs, plus faible à basse altitude, les mâles trouvant là deux conditions favorables : faible épaisseur du manteau neigeux et systèmes rocheux complexes moins raides que les barres utilisées par les femelles.

d) Répartition en fonction de l'exposition (fig.12)

- **Rut** – Les expositions sud et sud-ouest sont très majoritairement utilisées. Le très grand nombre d'animaux présent à cette période sur le secteur Polset, orienté globalement au sud-ouest, représente la presque totalité des bouquetins observés à cette exposition.

- **Hiver** – Plus de 60% des bouquetins sont observés en exposition sud. Les mâles présents sur Polset pendant le rut se rendent sur le Barbier, orienté au sud, pour passer l'hiver, ceci expliquant une grande partie du basculement des expositions du sud-ouest vers le sud.

Les adrets garantissent un déneigement précoce, tant après une chute de neige par effet de four solaire au pied des barres rocheuses, que par départ des avalanches par transformation rapide de la neige. Les zones exposées à l'adret livreront de la nourriture en plus grande quantité qu'aux autres expositions.

- **Printemps** – La neige occupe encore les ubacs mais fond rapidement en adret. L'herbe fraîche peut pousser sur les versants déneigés, c'est-à-dire aux expositions où sont observés les bouquetins : sud, sud-ouest et sud-est, cette dernière orientation côté soleil levant n'étant que très peu utilisée durant les périodes précédentes. Les expositions nord, nord-est et nord-ouest seront exploitées beaucoup plus tard, de juin à juillet selon l'altitude.

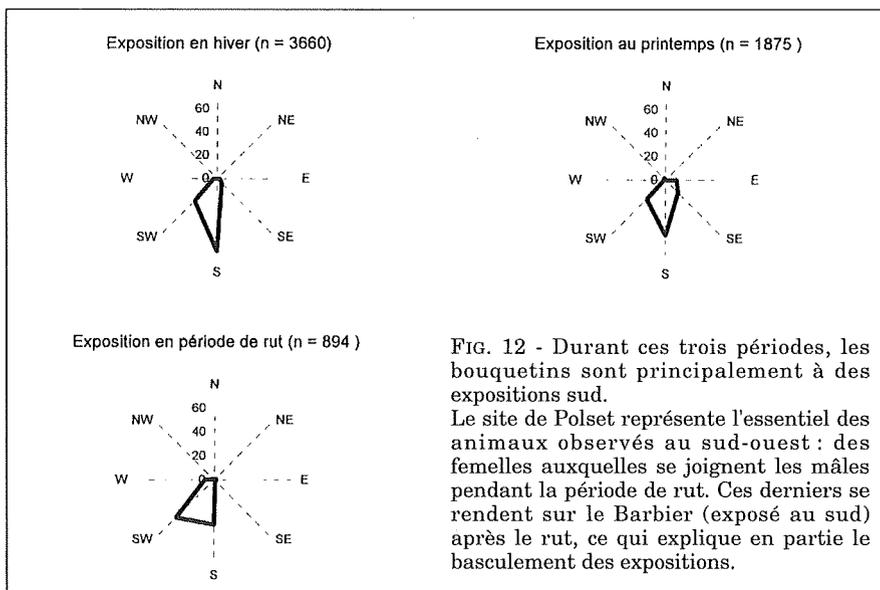


FIG. 12 - Durant ces trois périodes, les bouquetins sont principalement à des expositions sud.

Le site de Polset représente l'essentiel des animaux observés au sud-ouest : des femelles auxquelles se joignent les mâles pendant la période de rut. Ces derniers se rendent sur le Barbier (exposé au sud) après le rut, ce qui explique en partie le basculement des expositions.

- **Sur une journée** – Au cours d'une même journée, l'exposition change en fonction de l'heure, c'est-à-dire en fonction de la position du soleil : La figure 13 et le tabl. V montrent, sur un site où des barres rocheuses orientées à l'ouest, sud-ouest et sud sont disponibles (Polset), que les bouquetins choisissent l'exposition sud au début de la matinée puis suivent le mouvement du soleil pour être majoritairement au sud-ouest et à l'ouest dans l'après-midi. Il y a recherche de microlocalisations ensoleillées, aussi bien pour le repos que pour l'alimentation. Cette recherche de la chaleur est notée en Engadine (Suisse) par HOFMANN et NIEVERGELT (1972).

Heure solaire	7 à 9 h	9 à 11 h	11 à 13 h	13 à 17 h
Effectifs en exposition S	185	216	62	67
Effectifs en exposition W et SW	135	324	133	136
	ddl = 3	X ² = 48,76	P = 0	

TABLEAU V - Effectifs des bouquetins observés en fonction de l'exposition sur Polset.

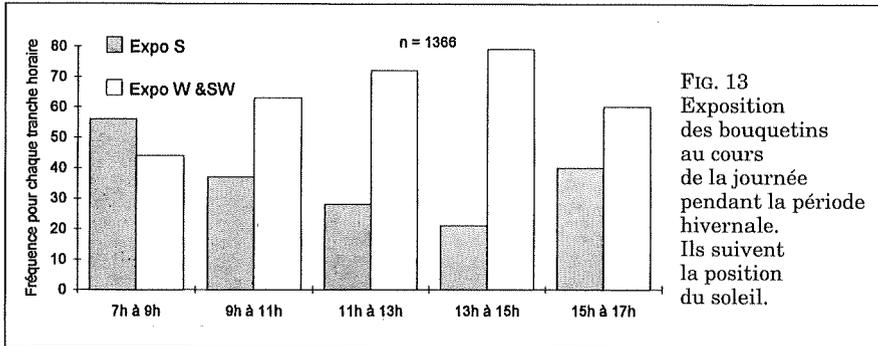


FIG. 13
Exposition
des bouquetins
au cours
de la journée
pendant la période
hivernale.
Ils suivent
la position
du soleil.

e) Les avalanches

La position des zones refuges se révèle être d'une grande importance vis-à-vis des avalanches. Durant la période d'étude, les avalanches ont été rares et de faible ampleur. Quelques cadavres de bouquetins, mâles essentiellement, ont été observés dans certains couloirs avalancheux à la fin de l'hiver. Il ne nous a donc pas été possible d'étudier l'impact réel de ce facteur sur la répartition et sur la mortalité en cas de fort enneigement.

Quelques observations ont montré que les couloirs d'avalanches en exposition sud furent exploités dès que l'herbe fut mise à nue. En aurait-il été de même si le manteau neigeux avait été plus épais? Il semble que l'on puisse répondre par l'affirmative car, même si cela représente un danger extrême pour ces animaux, COUTURIER (1962) rapporte que les bouquetins prennent des risques inconsidérés dans les couloirs d'avalanches pour s'alimenter lorsqu'ils sont poussés par la faim.

Les avalanches, peu nombreuses durant les deux hivers de l'étude, représentent en temps «normal» un danger énorme. COUTURIER (1962), signale que la mortalité dans le Parc du Grand-Paradis semble plus importante chez les bouquetins que chez les chamois (600 bouquetins morts durant l'hiver 1935-1936). Mais, cet auteur précise que les cadavres peuvent être retrouvés dans les avalanches au printemps sans que celles-ci aient été la cause primitive de la mortalité.

f) La cohabitation hivernale des mâles et des femelles

Après le rut, mâles et femelles se séparent. Sur Modane, les mâles vont hiverner en grande majorité au Barbier, ils sont rejoints par des individus venant de Termignon, 12 km plus à l'est. Pendant ces deux hivers, le manteau neigeux a fait son apparition en versant sud tard dans la saison: fin février en 1989 et fin janvier en 1990. De ce fait, la séparation des deux sexes était quasiment totale entre mi-janvier (fin du rut) et le moment où le sol fut recouvert en permanence par un manteau

neigeux. Mais, à partir de l'instant où les pentes herbeuses furent enneigées, nous avons noté l'apparition de groupes mixtes (fig.14). Ainsi, lorsque la neige forme un manteau continu, un nombre assez important de mâles et de femelles cohabitent sur les zones refuges. La séparation des deux sexes n'est donc pas totale après le rut, elle le sera seulement au début du printemps.

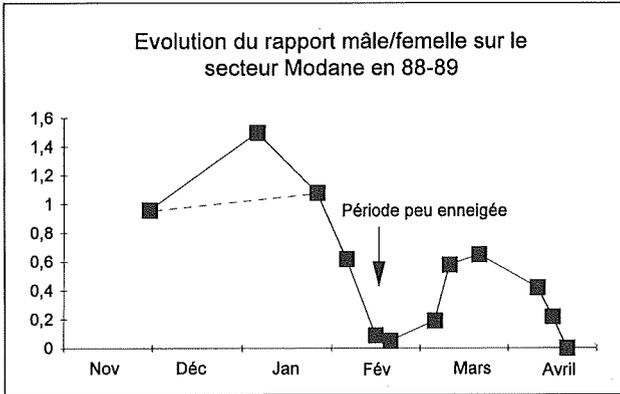


FIG. 14 - Le rapport mâles/femelles au sein des groupes comportant au moins une femelle est pratiquement nul en février 1989. Il remonte lorsque la neige fait son apparition à la fin du mois: des groupes mixtes réapparaissent à ce moment. Le pointillé corrige le rapport en décembre (surestimation des mâles du fait de leurs grandes mobilités).

g) Pression sur les ressources alimentaires

• Les périodes d'activités journalières:

Les deux activités dominantes sont l'alimentation et le repos (y compris la rumination). Le repos en milieu de journée est marqué et la majorité des bouquetins est couché vers 12 heures solaire (fig.15). Cependant, 30 à 40% des animaux observés à la tranche horaire 12h-13h s'alimentent encore. Ce pourcentage est certainement plus faible car la visibilité des animaux couchés sur des vires rocheuses est réduite, ce qui conduit à une surestimation de la proportion des animaux debout. Cependant, et contrairement à la période estivale où les animaux recherchent des localisations fraîches et n'ont une activité qu'aux premières heures du jour, l'hiver montre une grande animation quelle que soit la position du soleil. Ce fait a été montré en Engadine par HOFMANN et NIEVERGELT (1972), où la plus grosse activité des bouquetins se fait aux heures chaudes de la journée.

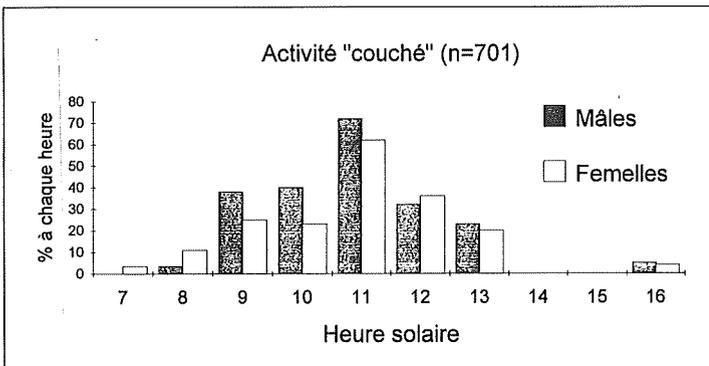


FIG. 15
Activité «couché» en hiver. Chaque histogramme représente le % de bouquetins observés dans la position couché à chaque tranche horaire.

En période où le manteau neigeux représente plus de 50% de la surface d'un site, les bouquetins sont toujours observés aux mêmes localisations. Les grandes vives herbeuses, les crêtes dégagées de la neige par le vent et les couloirs abruptes sont broutés assidûment. Des observations répétées à la fin de l'hiver par inspection de ces zones utilisées par les bouquetins et quelques chamois, montrent que les plantes herbacées sont totalement rasées. Ceci indique que les animaux utilisent au maximum les potentialités alimentaires du milieu. Cette ressource alimentaire, même si elle fut abondante durant les deux hivers de l'étude, subit une pression intense. Sa pénurie est susceptible de représenter un facteur limitant la démographie de ces ongulés en altitude.

• **La concurrence avec les autres ongulés :**

Durant la période hivernale, le bouquetin est en concurrence alimentaire directe sur les marges de son domaine vital (pentes herbeuses, zones escarpées mais non verticales ou sub-verticales) avec le chamois. Il est également en concurrence indirecte avec le mouton qui consomme en été une part importante de la nourriture potentielle d'un site d'hivernage (4000 ovins en Maurienne essentiellement de juillet à octobre contre 500 bouquetins - GAUTHIER *et al.*, 1991). Ainsi, en Maurienne (Aiguille Doran, Tête noire) 5 placettes (0,25m² chacune) mises en défends par l'auteur en début novembre 1988 et relevées en octobre 1989 (coupe rase à l'intérieur et à l'extérieur sur des surfaces équivalentes), soit après une saison de végétation et le passage des moutons, et avant l'arrivée des bouquetins sur le site d'hivernage, ont montré que la quantité de nourriture herbacée disponible était bien inférieure à l'extérieur des placettes qu'à l'intérieur (Tabl. VI).

Poids moyen des herbacées à l'intérieur des placettes (en g MS.m ⁻²)	Poids moyen des herbacées à l'extérieur des placettes (en g MS.m ⁻²)
225 +- 151	122 +- 41

TABLEAU VI - Biomasse sèche des herbacées.

Ces premiers résultats montrent que la concurrence indirecte du mouton pourrait être une difficulté supplémentaire pour survivre durant l'hiver, aussi bien pour le chamois que pour le bouquetin.

h) Mortalité et évolution du rapport $n_{\text{cabris}}/n_{\text{femelles}}$

• **Mortalité** – Ces deux hivers peu rigoureux n'ont fait que très peu de morts. Sur Modane par exemple, il y avait à peu près le même nombre de bouquetins en début et en fin de période neigeuse. Les gardes du Parc national ont retrouvé quelques cadavres en fin d'hiver, notamment en 1990 (moins d'une dizaine). Du fait de l'arrivée tardive d'animaux ayant séjourné en altitude avant les chutes de neige importantes, il est impossible de donner un chiffre précis de la mortalité. COUTURIER donne des valeurs comprises entre 4 à 13% avec bien sûr des années d'hécatombes (1935-1936) où la mortalité est bien supérieure. Pour PIODI (1978), 50% des cabris ne passent pas l'hiver, ce taux passant à 90% lors d'hiver rigoureux. En année fortement enneigée, les cabris représentent donc la grande majorité des individus succombant aux rigueurs de l'hiver.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

• A l'aide de nos observations effectuées sur deux périodes allant d'une part, de novembre à fin février et d'autre part de début mars à fin avril, soit avant et après les importantes chutes de neige, nous avons calculé le **rapport n cabris/ n femelles**. Le tableau VII montre deux phénomènes importants:

– ce rapport progresse entre 1988 et 1990, montrant ainsi une évolution positive du succès reproducteur;

– la comparaison du rapport entre le début et la fin de l'hiver indique une quasi stagnation en 1988-1989, montrant une mortalité des cabris et des femelles dans les mêmes proportions. Le rapport reste élevé en 1989-1990, mais les erreurs d'estimation expliquent son évolution en fin d'hiver.

	mâles	femelles	cabris	Total	Rapport n cabris / n femelles
Fin hiver 87-88	71	73	21	195	0.28
Début hiver 88-89	65	83	42	193	0.5
Fin mars 89	79	91	48	239	0,52
Début hiver 89-90	62	87	50	204	0,57
Fin mars 90	77	86-96	59-67	250	~ 0.69

TABLEAU VII - Les effectifs sur Modane.

Les chiffres entre le début de l'hiver et la fin mars reflètent l'arrivée d'animaux restant tard en altitude et qui ne sont pas pris en compte au début de l'hiver, ceci étant certainement dû à l'absence de neige.

N.B. : 33 animaux ont été capturés fin avril 1989 pour des réintroductions dans les Ecrions et le Vercors.

Le nombre d'animaux indéterminés (7% en moyenne) a une incidence sur le calcul du rapport cabris/femelles mais il n'explique qu'une partie de son évolution. La faible mortalité de l'ensemble des animaux et notamment des cabris est due principalement à une grande accessibilité de la nourriture pendant la période hivernale et donc à un affaiblissement réduit de l'organisme. Les quelques avalanches et autres facteurs de mortalité n'ont fait que peu de ravages chez des animaux ne prenant pas de risques vis-à-vis de ce facteur: ils n'étaient pas affamés.

B) PHÉNOMÈNES OBSERVÉS CONSÉCUTIVEMENT À UNE CHUTE DE NEIGE

a) variation de la taille des groupes

Une chute de neige influence différemment la taille des groupes de mâles et de femelles. Le premier effet visible d'une chute de neige sur une population de bouquetins est le regroupement des animaux dans des localisations refuges.

• Cas des femelles-cabris-éterlous:

La taille moyenne d'un groupe comprenant une majorité de femelles est largement influencé par l'épaisseur de la chute de neige (figure 16): les grosses chutes de neige provoquent un regroupement des animaux alors que les petites n'ont que peu d'influence sur leur comportement. On remarque que les chutes printanières, recouvrant il est vrai un sol globalement déneigé, sont sans effet sur la taille des groupes (avant le 19/4/89 et le 26/4/90).

L'UTILISATION DE L'ESPACE EN HIVER

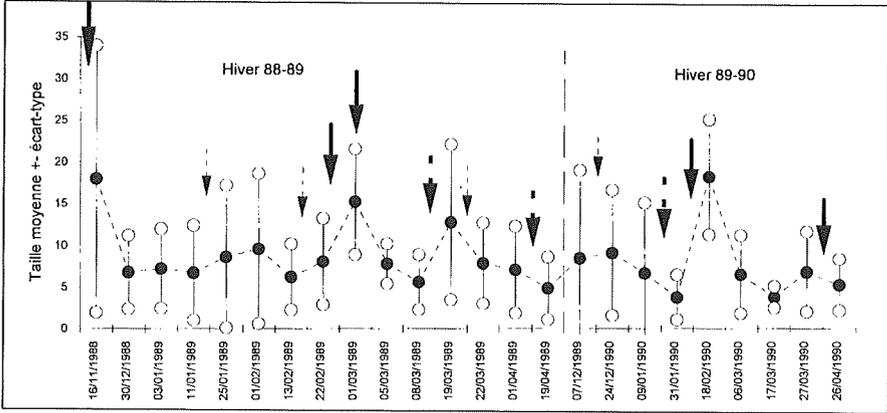


FIG. 16 - Variation de la taille moyenne des groupes de bouquetins sur Polset (essentiellement des femelles et cabris) en fonction des chutes de neige. Chaque flèche verticale représente une chute de neige supérieure à 5 cm (grosse flèche = chute > 30 cm ; flèche moyenne en gros pointillé = chute comprise entre 10 et 30 cm ; petite flèche en pointillé = chute < 10 cm).

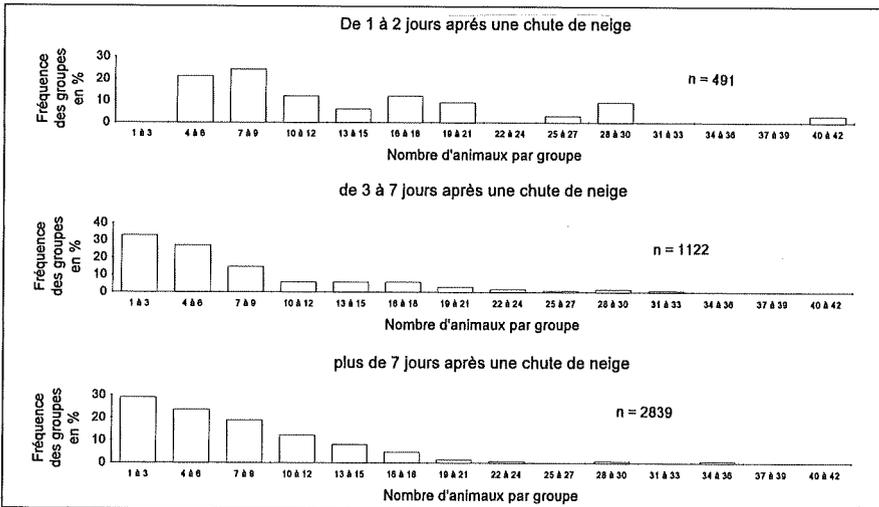


FIG. 17 - Fréquences de tailles des groupes en fonction du nombre de jours écoulés après une chute de neige.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Le déneigement est fonction de l'ensoleillement, de la pente, de la présence de rochers, de l'exposition, des avalanches. N'ayant pas de données nivologiques enregistrées dans des conditions analogues à celles des sites d'hivernages (la collecte des données dans un tel site serait très problématique !) et compte-tenu du fait que l'épaisseur du manteau neigeux n'a jamais été important, nous avons émis l'hypothèse que le déneigement était fonction du temps écoulé depuis les dernières précipitations neigeuses. Ainsi, immédiatement après une chute de neige (1 et 2 jours après), la fréquence des groupes de grande taille est importante (fig.17). Aucun groupe comprenant 1 à 3 individus n'a été observé alors que c'est la taille la plus fréquente après 3 jours. Les animaux sont regroupés sur des localisations refuges pendant les deux premiers jours, en attendant le déneigement par gravité et fonte. Dès que les barres rocheuses sont déneigées, c'est-à-dire, dès que les déplacements deviennent possibles on observe une dispersion sur l'ensemble du site par groupes d'effectifs plus faibles, ceci afin d'exploiter les potentialités alimentaires du milieu: trois jours après une chute de neige importante, on note déjà une différence significative dans la taille des groupes de femelles par rapport au jour suivant la chute (Tabl. VIII; P=0,00).

Taille du groupe	1 à 6	7 à 9	10 à 12	13 à 21	+ de 21
1 et 2 jours après la chute de neige	7	8	4	9	5
3,4 et 5 jours après la chute de neige	45	8	5	8	4
ddl = 4 X ² = 14,04 P = 0					

TABLEAU VIII - Taille des groupes de femelles après les chutes de neige.

Durant ces hivers secs, la persistance d'un manteau neigeux continu était limité à des laps de temps assez courts, généralement de quelques jours (2 à 8 jours selon l'épaisseur de la chute de neige et l'ensoleillement), et rapidement, les versants les plus ensoleillés libéraient de grandes surfaces exemptes de neige. Au cours du déneigement, alors que le recouvrement du manteau neigeux atteignait encore plus de 50% de la surface totale observable, les groupes étaient de plus petite taille par rapport à un recouvrement total (P=0,01; Tabl. IX).

Taille du groupe	1 à 3	4 à 6	7 à 9	10 à 12	+ de 12
Recouvrement total	18	23	14	8	24
Recouvrement > 50%	55	39	28	13	17
ddl = 4 X ² = 13,24 P = 0,01					

TABLEAU IX - Taille des groupes de femelles en fonction du recouvrement du manteau neigeux.

On assiste à nouveau à un regroupement lorsque moins de la moitié du site est recouvert de neige (pas de différence significative pour les femelles par recouvrement total et recouvrement inférieur à 50%: P=0,91; Tabl. X).

L'UTILISATION DE L'ESPACE EN HIVER

Taille du groupe	1 à 3	4 à 6	7 à 9	10 à 12	+ de 12
Recouvrement total	18	23	14	8	24
Recouvrement < 50%	31	33	22	12	30
ddl = 4 X ² = 0,69 P = 0,91					

TABLEAU X - Taille des groupes de femelles en fonction du recouvrement du manteau neigeux.

Le regroupement observé par recouvrement faible ne s'opère peut-être pas lors d'une année fortement enneigée.

On peut donc conclure que les femelles sont fortement groupées lorsque la neige est quasiment absente ou lorsqu'au contraire, elle recouvre totalement le site. Elles se dispersent lorsqu'elles sont affamées et que la neige se retire.

Une faible chute (< à 10 cm) n'aura que peu d'effet sur la taille des groupes : on note simplement pendant quelques heures l'utilisation préférentielle des pieds de barres rocheuses jusqu'à ce que le manteau neigeux ait disparu.

• **Cas des mâles :**

En ce qui concerne les mâles, la taille moyenne des groupes change peu (14+7,7 les deux premiers jours après une chute de neige, 15,4+15 de 3 à 4 jours, 14+12 après 4 jours), par contre aucun groupe de plus de 30 individus n'est observé lors des chutes de neige alors que cet effectif est largement dépassé (en Maurienne uniquement) lorsqu'il n'y a plus de neige au sol. On note simplement un écart-type plus grand lors du déneigement. Il n'y a pas de différence significative dans la distribution de la taille des groupes par recouvrement total et par recouvrement supérieur à 50% (P=0,58; Tabl. XI).

Taille du groupe	1 à 3	4 à 6	7 à 15	+ de 15
Recouvrement total	7	2	2	2
Recouvrement > 50%	7	3	5	6
ddl = 3 X ² = 1,70 P = 0,58				

TABLEAU XI - Taille des groupes de mâles en fonction du recouvrement du manteau neigeux.

- Finalement, une chute de neige aurait un effet différent chez les deux sexes :
- un regroupement pour les femelles suivi d'une dispersion lors de la fonte du manteau neigeux ;
 - une relative dispersion pour les mâles suivi d'un regroupement.

b) Les stations refuges

Un bon site d'hivernage doit permettre au bouquetin de minimiser les risques vis-à-vis des avalanches et de trouver des ressources alimentaires facilement accessibles.

La figure 18 montre qu'immédiatement après une forte chute de neige d'épaisseur supérieure à 30 cm, mâles et femelles sont observés sur les crêtes, les éperons rocheux et les sommets de barres (fig. 2 et 19). C'est d'ailleurs probablement le cas pour les jours où les chutes de neige se produisent, mais c'est également pratiquement impossible à observer ! Outre ces mêmes localisations, les mâles utilisent également un peu plus les pieds de barres rocheuses et des vires larges et peu pentues (sur le Barbier).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

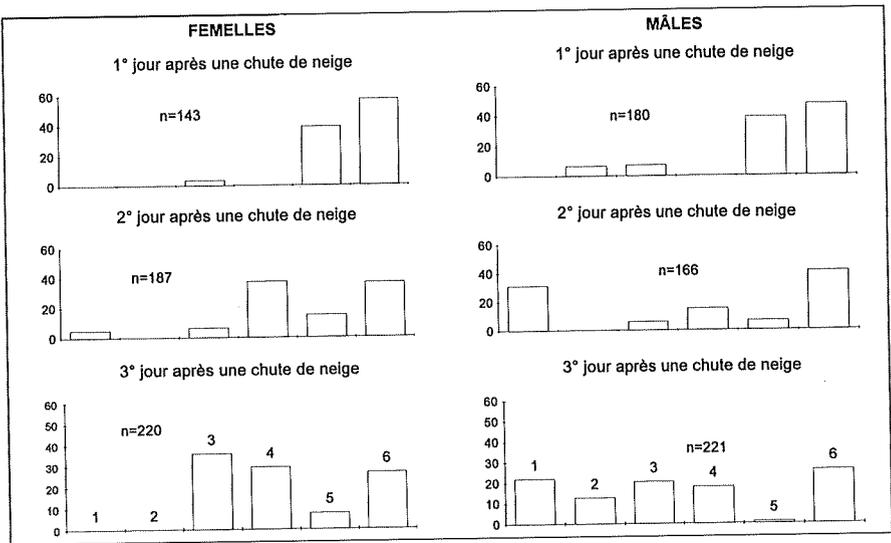


FIG. 18 - Localisations refuges après une chute de neige.
 Localisation 1 = pente; 2 = pente entre deux barres rocheuses; 3 = pied de barre rocheuses;
 4 = barre rocheuse; 5 = sommet de barre rocheuse; 6 = crête, éperon rocheux.

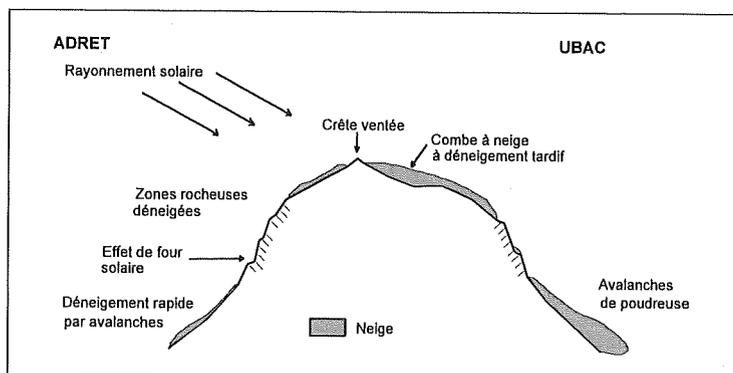


FIG. 19 – Enneigement selon l'exposition.

Ces stations refuges permettent aux animaux d'éviter les avalanches. On peut observer une trentaine d'animaux regroupés sur quelques dizaines de mètres carrés et n'effectuant aucun déplacement pendant des heures voire plusieurs jours. COUTURIER (1962) signale un mâle qui aurait fait au maximum 20 mètres par jours pendant 15 jours, durant une période fortement enneigée. Les gardes-moniteurs du Parc national de la Vanoise ont également fait des observations semblables : par exemple 1 mâle sur 100m² pendant 1 mois et demi à Pralognan-la-Vanoise. La concentration des bouquetins sur des surfaces minimales doit augmenter la compétition intraspécifique pour la nourriture. BERDUCOU (1974) signale pour les isards stationnant sur ces zones refuges : «Il ne fait aucun doute que la quantité de nourriture et la concurrence trophique entrent en jeu au moins dans les régions très peuplées».

Toute tentative de déplacement dans la neige profonde se solderait par une perte énergétique préjudiciable pour l'avenir, sans compter les risques d'être emporté par une avalanche. Pourtant, 30% des mâles sont observés dans des pentes potentiellement avalancheuses dès le deuxième jour suivant la chute de neige alors que les femelles regagnent les barres rocheuses.

Les crêtes ventées sont utilisées immédiatement après que le vent ait soufflé la neige : ce sont les seules zones qui offrent de la nourriture lorsque les barres rocheuses ne sont pas encore déneigées. Cette utilisation des crêtes ventées est signalée par COUTURIER (1962) en ce qui concerne le bouquetin, et également pour d'autres ongulés montagnards comme le chamois (*Rupicapra rupicapra*), par LOVARI et COSENTINO (1986), par HJELJORD (1973) pour la chèvre des montagnes (*Oreamnos americanus*) dans les Rocheuses, et par HUDSON et al. (1975) pour le mouflon bighorn (*Ovis canadensis canadensis*) aux Etats-Unis.

Cependant, d'après les gardes du Parc du Grand Paradis, de l'Albris, du Mont-Pleureur (COUTURIER, 1962), «les bouquetins détestent le vent mais sont obligés de l'affronter s'ils ont trop faim». Lors de nos observations, les animaux étaient pratiquement invisibles les jours de grand vent (plaqués contre les rochers?), et, en tout cas, absents des crêtes ventées. Les observations étaient réduites à quelques rares contacts les jours de neige et de vent dans des sites densément peuplés en bouquetins.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

c) L'exposition selon le déneigement

Par recouvrement total, la majorité des animaux est localisée au sud (70%) alors qu'ils ne sont plus que 50% lorsqu'au plus la moitié du site est déneigée. Un plus grand nombre est alors observé au sud-ouest ainsi qu'aux autres expositions (P=0,00; Tabl. XII). Ceci n'est effectif que 4 à 8 jours après une chute de neige supérieure à 30cm, lorsque la fonte a été suffisamment intense. Le phénomène de choix de l'exposition sud observé globalement sur la période hivernale est accentué pendant les périodes fortement enneigées.

Exposition	E	W	S	SE	SW
Recouvrement total	76	101	1350	137	753
Recouvrement non total	36	14	754	63	213
ddl = 4 X ² = 78,47 P = 0					

TABLEAU XII - Exposition des bouquetins en fonction du recouvrement du manteau neigeux.

C) PHÉNOMÈNES OBSERVÉS AU COURS DU DÉNEIGEMENT GLOBAL DU PRINTEMPS

a) Variation de la taille des groupes

• Femelles, cabris,...

Les figures 20 et 21 montrent que leur dispersion est maximale à l'époque printanière: les groupes sont de petites tailles par rapport à la période hivernale et sont répartis sur l'ensemble des sites. C'est à partir du mois d'avril, lorsque la neige libère le site d'hivernage, que la proportion des groupes de moins de 4 individus est la plus élevée.

A la sortie de l'hiver, elles se dispersent pour récupérer des rigueurs de la mauvaise saison et utiliser au mieux les ressources alimentaires du milieu.

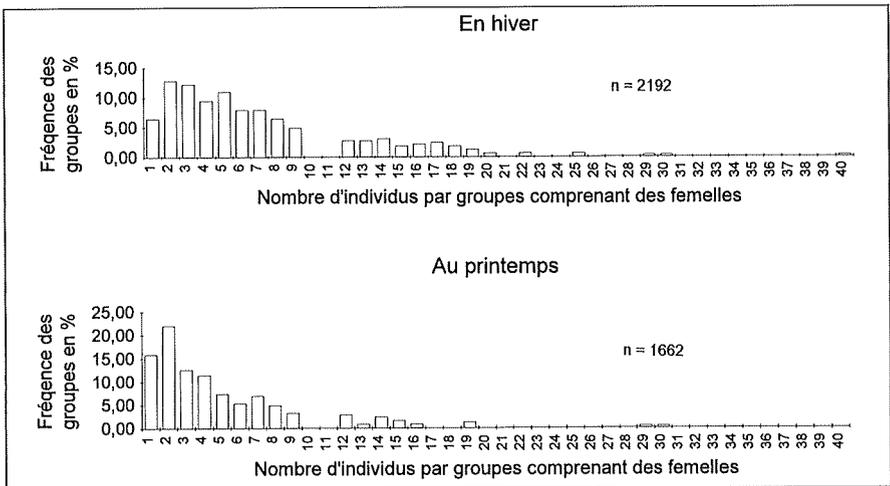


Fig. 20 - Fréquences de tailles de groupes en hiver et au printemps.

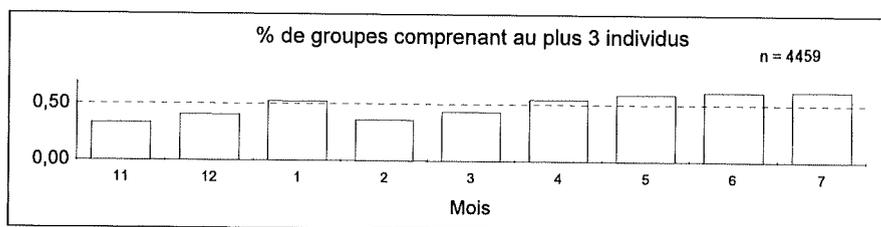


FIG. 21 - Fréquences des groupes comprenant au plus trois individus.

Cependant, en mai-juin, la dispersion est également due aux mises bas, période pendant laquelle les femelles gravides s'isolent. Par la suite, en fin juin et juillet, des groupes de grandes tailles comprenant les femelles suitées et les éterlous se reforment.

• **Mâles:**

Au contraire des femelles, ils se regroupent pour former des hardes dépassant parfois les 50 individus (Maurienne), plus généralement 5 à 15 animaux ailleurs. Cet instinct grégaire est remarqué lors des périodes peu enneigées et en pré-rut (fig.22).

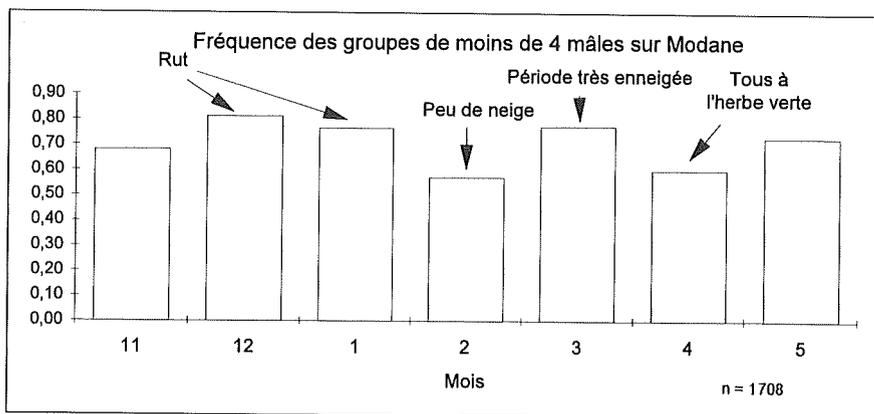


FIG. 22 - Fréquences mensuelles des petits groupes de mâles.

b) Utilisation de l'espace

Le déneigement rapide au mois d'avril libère de grandes surfaces de pâturage. L'herbe verte attire les bouquetins, aussi bien mâles que femelles vers les basses altitudes (fig 23). MARTINOT *et al.* (1983) ont montré, par suivi d'animaux marqués, le caractère cyclique des migrations altitudinales avec un minimum observé au printemps. HOFMANN *et NIEVERGELT* (1972) ont montré le même phénomène en Engadine.

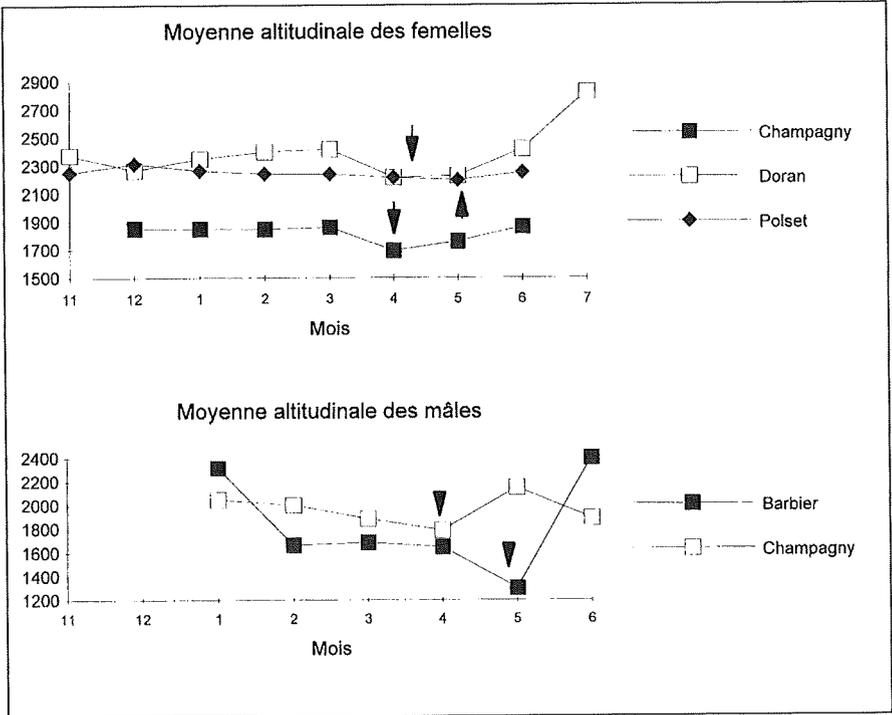


FIG. 23 - Moyennes altitudinales mensuelles des groupes de bouquetins.

A cette époque, les déplacements sont nombreux et les distances parcourues peuvent être assez considérables. L'exemple des deux femelles suivies sur Champagny (fig. 9) est significatif du comportement des bouquetins à cette époque de l'année: alors que la zone d'hivernage est réduite, de grandes surfaces sont parcourues au printemps, essentiellement aux basses altitudes, afin d'utiliser les jeunes pousses herbacées. Ceci montre que l'ensemble de l'espace disponible est exploité, à l'exception des ubacs où la nourriture n'est pas encore accessible.

Parfois, en l'absence apparente de tout stimulus externe, un groupe lève la tête et part dans une direction en courant. Ayant parcouru quelques centaines de mètres, les bouquetins s'arrêtent et recommencent à brouter. Sur le Barbier, il est fréquent d'observer des mâles réaliser des descentes au galop jusqu'à l'herbe verte puis remonter quelques heures plus tard, et cela parfois même plusieurs fois dans la journée.

III. - DISCUSSION

A) STRATÉGIE D'OCCUPATION DE L'ESPACE

Cette étude, réalisée dans le Parc national de la Vanoise, espace de haute montagne globalement enneigé, montre l'importance de stations refuges caractérisées par un risque avalancheux minimum, un départ précoce de la neige par gravité, fonte et/ou action du vent.

BERDUCOU (1974) indique pour l'isard (*Rupicapra rupicapra pyrenaica*) que la «capacité territoriale» ne dépend pas du biotope dans son ensemble, mais de zones restreintes et écologiquement particulières (zones refuges à faible enneigement). Pour le bouquetin tributaire de la présence de rocher, la quantité et la surface de ces stations conditionne en partie la capacité d'accueil globale du milieu. Ces surfaces peuvent être extrêmement réduites puisque l'on observe parfois des dizaines d'animaux sur quelques centaines de mètres carrés.

L'autre facteur intervenant directement sur le nombre d'animaux susceptible d'exister sur les secteurs d'hivernage, et par conséquent sur l'ensemble du massif, est lié à l'existence de zones de superficie plus importantes permettant aux bouquetins d'assurer leur alimentation. Ce sont en quelque sorte des «zones de récupération» libérées de la neige plus tardivement que les zones refuges: ce sont essentiellement les crêtes ventées, les vires larges, les pieds de barres rocheuses libérées rapidement de la neige par effet de four solaire et certains couloirs d'avalanches. Ici le bouquetin entre en concurrence directe avec des chamois hivernants en dehors de la zone forestière, et probablement indirecte avec le mouton puisque ces trois espèces utilisent simultanément ou à des périodes différentes ces zones herbacées.

Si les stations refuges sont analogues pour les mâles et les femelles, ces dernières utilisent globalement en hiver des localisations plus escarpées. Ceci peut être interprété comme une mesure de protection des cabris vis-à-vis d'éventuels prédateurs qui ne se risqueraient pas ou peu dans ce type de milieu (bien qu'à plusieurs reprises, j'ai observé un renard dans les barres rocheuses, en fin d'hiver, probablement à la recherche de cadavres). Les observations suivantes étayaient cette hypo-

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

thèse : sur Polset, secteur que nous avons particulièrement suivi (il abrite le plus grand nombre de femelles... avec le Barbier), les femelles accompagnées de leurs cabris étaient très souvent observées au-dessus, par rapport aux femelles non suivies, et à proximité immédiate des barres rocheuses.

B) COMPARAISON DES SITES ENTRE EUX

Sur les trois sites, l'exposition sud et les pentes raides entraînent un départ précoce de la neige par fonte, coulées et avalanches, contribuant ainsi à la réduction de l'épaisseur du manteau neigeux et au dégagement de surfaces herbeuses. Pour Modane et Champagny, deux sites où les basses altitudes sont accessibles par les animaux, les températures moyennes plus élevées et donc une fonte précoce de la neige, aussi bien en hiver qu'à la fin de la mauvaise saison, constituent un facteur favorable à la survie hivernale. Mais alors que la Maurienne bénéficie d'un ensoleillement intense durant tout l'hiver, à Champagny, les zones basses du site sont à l'ombre de la chaîne Grande Casse - Grand Bec (culminant à 3850 m d'altitude) pendant plus de deux mois, ceci retardant le déneigement.

Par contre, à Val d'Isère, les fortes précipitations neigeuses et les basses températures permettent la persistance d'un épais manteau neigeux défavorable au bouquetin. Les pentes herbeuses situées au-dessus des escarpements rocheux servant à l'hivernage sont le lieu de départ fréquent d'avalanches : les bouquetins n'ont ici à leur disposition qu'un nombre limité de stations refuges et de zones de récupération. Val d'Isère est un site n'offrant que peu de possibilités d'hivernage, la plupart des animaux présents l'été préférant partir l'hiver pour le soleil de l'Italie, en Val d'Aoste.

Sur l'ensemble des sites suivis, la Maurienne est le secteur qui est le plus favorable à l'hivernage du bouquetin ; l'enneigement y est moins important, la diversité et la quantité des stations refuges sont grandes, les zones de récupération présentent des surfaces importantes, notamment sur le Barbier. D'autres secteurs de Maurienne peuvent faire ou font déjà l'objet d'une colonisation : toute la rive droite de l'Arc en amont de Termignon, entre Vanoise et Encombres, puis la Lauzière et le Grand Arc.

C) QUELQUES RÉFLEXIONS SUR LA CAPACITÉ D'ACCUEIL

Sur Champagny, le taux d'accroissement élevé tributaire en partie d'un fort indice de reproduction (0,8 cabri/femelle/an depuis la réintroduction en 1980 - GAUTHIER *et al.* 1991) montre que la capacité d'accueil du site n'est pas encore atteinte. La zone d'hivernage offre une grande diversité de stations refuges mais est relativement limitée en surface. Vers l'ouest, quelques grands systèmes de barres rocheuses exposées au sud pourraient être colonisés par les bouquetins. Néanmoins, le manque de surveillance de ces sites éloignés du Parc national limite les possibilités d'accueil. L'exemple de la Grande Sassièra a montré que la colonisation natu-

relle en provenance d'Italie a été bloquée jusqu'au jour où la Réserve naturelle fut créée. A l'est, en zone centrale du Parc national de la Vanoise, l'altitude plus élevée et donc l'enneigement plus important limite la colonisation durant la saison la plus critique. La capacité d'accueil globale de Champagny - Pointe des Chardes - Peisey devrait être atteinte sur le moyen terme, sauf dans le cas de la persistance sur le long terme d'hivers secs.

En Maurienne, GAUTHIER *et al.* (1991) donnent un accroissement annuel de la population de bouquetin de 1,5% par an sur la période 1977-1987. On peut donc considérer que la capacité d'accueil était atteinte durant cette période d'enneigement «normal». L'indice de reproduction de cette population est, pour le même laps de temps, compris entre 0,4 et 0,5 cabri/femelle/an. Le rapport cabris/femelles calculé pour l'hiver 1988-1989 est comparable (0,42 à 0,5), mais celui de l'hiver 1989-1990 est très nettement supérieur (0,57 à 0,71). Bien que ce rapport ne soit pas un indice de reproduction, il diminue depuis les naissances jusqu'au printemps suivant, cette diminution étant due à l'importante mortalité des cabris durant l'hiver. Un rapport qui reste élevé montre que la mortalité des cabris a été faible, c'est-à-dire, dans les mêmes proportions que celles des mères. En considérant que les animaux observés pendant ces deux hivers représentaient un bon échantillon de la population globale de Maurienne (environ 250 animaux sur 500), il est raisonnable de penser que le succès reproducteur et la survie des cabris ont été meilleurs en 1989-1990 : reproduction efficace et surtout mortalité faible des cabris ont une conséquence directe sur le taux d'accroissement qui devrait logiquement augmenter (sensiblement plus que 1,5%) à partir de cette période 1989-1990.

En clair, la capacité d'accueil d'un site d'hivernage, dépendante de la quantité et la qualité des zones refuges, peut varier au cours du temps en fonction des facteurs abiotiques tels que l'enneigement (mais également en fonction de facteurs biotiques). Le nombre d'animaux qu'un milieu peut héberger fluctue autour d'une moyenne intellectuellement rassurante mais rarement observée (ex. du mouton dans le sud de l'Australie, DAVIDSON, 1938 *in* : DAJOZ, 1985).

Entre ces prévisions logiques d'accroissement et la réalité des dénombrements effectués par le Parc national de la Vanoise, il existe apparemment une contradiction : il n'a été observé qu'une augmentation modérée des effectifs sur la Maurienne entre 1989 et 1993 (de 433 en 89 à 533 en 93) alors que la population de Vanoise est passée pendant le même laps de temps de 784 à 1253 individus. Cette contradiction entre la réussite de la reproduction et la faible mortalité en Maurienne d'une part, et la relative stabilité de la population sur cette vallée d'autre part, nous amène à émettre l'hypothèse d'une émigration pour la période estivale d'un nombre conséquent d'individus vers d'autres secteurs déjà colonisés (Méribel depuis 1983) ou encore vierges. En effet, il apparaît exclu que les animaux qui ne meurent pas l'hiver succombent en masse durant l'été. D'ailleurs, des échanges entre Méribel-Pralognan-Encombres-Modane-Termignon ont été démontrés (CHOISY, 1986 - Gardes du Parc national de la Vanoise). Nous avons nous-même observé des passages de femelles suivies entre Polset et le Col de Chavière, lieu de migration avec la Tarentaise. Les dénombrements estivaux ne montrent-ils pas une augmentation très sensible des effectifs sur le secteur de Méribel-Pralognan alors qu'une majorité des individus femelles et cabris passent l'hiver en Maurienne ? (DARINOT et MARTINOT, 1994).

D) CRITIQUE

Le suivi des bouquetins a été réalisé sur deux hivers particulièrement peu enneigés où les conditions hivernales, c'est-à-dire la persistance d'un manteau neigeux permanent, ont été réduites à 1 mois et demi en 1988-1989 et à 2 mois et demi en 1989-1990. La compensation par l'alimentation et l'utilisation des réserves, des pertes énergétiques occasionnées dans ces conditions hivernales n'aura pas, semble-t-il, été un problème majeur pour des animaux habitués à subir les rigueurs d'hivers beaucoup plus longs. Néanmoins, cette absence de neige pendant une grande partie de l'hiver aura eu pour mérite de faire varier le facteur enneigement dans des proportions importantes en versant sud, sur des sites où les bouquetins ont été présents dès le mois de novembre jusqu'en mai, alors qu'en année «normale», l'arrivée des animaux coïncide avec les premières chutes de neige (en octobre-novembre). Nous avons donc pu comparer l'occupation de l'espace au cours de la période hivernale par recouvrement neigeux total et par recouvrement pratiquement nul. Ceci a permis d'étudier l'incidence de ce facteur sur le comportement des animaux.

IV. - CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Le problème de la compétition inter-spécifique a été soulevé par les résultats issus de l'expérience de mise en défends de quelques placettes herbacées. La concurrence entre différentes espèces d'ongulés de Maurienne et leur occupation respective de l'espace (chamois, bouquetin, mouton et pourquoi pas chevreuil et cerf) est un secteur d'investigation qu'il serait intéressant de mener.

Il apparaît également nécessaire de poursuivre cette étude avec de réelles conditions hivernales, bien qu'un fort enneigement soit fort préjudiciable au bouquetin (et nous ne lui souhaitons pas ces conditions). Un modèle numérique de terrain mis en place durant cette période d'étude est maintenant opérationnel; son utilisation permettrait en particulier d'affiner ces investigations, notamment en ce qui concerne l'influence des facteurs pente et exposition sur la répartition hivernale du bouquetin.

Si le bouquetin a été durant une grande partie de ce siècle confiné aux plus hautes altitudes, c'est sous la contrainte car, comment un animal si peu adapté à la neige n'aurait-il pas choisi de vivre dans des contrées plus hospitalières? D'ailleurs, les populations de basse altitude soumises à un enneigement modéré, telle que celle installée depuis 1989 dans la Drôme au cirque d'Archianne, apparaissent réellement privilégiées.

REMERCIEMENTS

J'adresse mes plus vifs remerciements à Dominique GAUTHIER, Emmanuel FAURE, Jean-Pierre MARTINOT, aux gardes moniteurs des secteurs de Val d'Isère, Champagny et Modane et notamment à Maurice MOLLARD qui m'aura consacré un temps précieux pour que cette étude aboutisse.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERDUCOU (C), 1974. - Contribution à l'étude d'un problème éco-physiologique pyrénéen: l'alimentation hivernale de l'isard. Thèse de 3^e cycle : Université Paul Sabatier, Toulouse, 142 p.
- CENTRE DÉPARTEMENTAL DE LA MÉTÉOROLOGIE DE CHAMBÉRY-AIX, 1990. - La petite histoire de la neige en Savoie. Edition spéciale du *Bulletin mensuel*, novembre 1990, 8 p.
- CHOISY (J.-P.), 1986. - Bilan sur la population de bouquetins du massif des Encombres (Savoie), son milieu. Rapport interne au Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes. Ed. S.R.E.T.I.E., Ministère de l'Environnement.
- CHOISY (J.-P.), 1990. - Le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex* L.) et les facteurs écologiques : comparaison avec d'autres espèces. *Bull. de l'Office nation. de la chasse*, n° 144 : 27-38. et n° 145 : 13-23.
- CLARKE (C.M.H.), 1986. - Chamois movements and habitat use in the Avoca River Area, Canterbury, New Zealand. *Journal of Zoology*, vol.13 : 175-198.
- COUTURIER (M.A.J.), 1962. - Le Bouquetin des Alpes. - Grenoble: Arthaud. - 1564 p.
- DAJOZ (R.), 1985. - Précis d'écologie. - 5^e éd. Paris: Dunod Université. - 525 p.
- DARINOT (F.) et MARTINOT (J.-P.), 1994. - Les populations de Bouquetins des Alpes (*Capra ibex* L.) dans le Parc national de la Vanoise: bilan de trente années de protection. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, t. XVIII.
- GAUTHIER (D.), MARTINOT (J.-P.), CHOISY (J.-P.), MICHALLET (J.), VILLARET (J.-C.) et FAURE (E.), 1991. - Le Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, Suppl. 6 : 233-275.
- GAUTHIER (D.) et VILLARET (J.-C.), 1990. - La réintroduction du Bouquetin des Alpes. *Rev. Ecol. (Terre et vie)*, Suppl. 5 : 97-120.
- HAINARD (R.), 1962. - Mammifères sauvages d'Europe. Tome II, Pinnipèdes, Ongulés, Rongeurs, Cétacés. - Neuchâtel: Delachaux et Niestlé. - p. 122-137.
- HJELJORD (O.), 1973. - Mountain Goat forage and habitat preference in Alaska. *J. Wildl. Manage.* 37 (3) : 353-362.
- HOFMANN (A.) et NIEVERGELT (B.), 1972. - Das jahreszeitliche Verteilungsmuster und der sungsdruck von Alpensteinbock, Gemse, Rothirsch und Reh in einem begrenzten Gebiet im Oberengadin. *Z. Jagdwiss.* : 185-212.
- HUDSON (R. J.), HEBERT (D. M.) et BRINK (V. C.), 1976. - Occupational pattern of wildlife on a major East Kootenay winter-spring range. *J. of range management*, 29 (1) : 38-43.
- INSTITUT GÉOGRAPHIQUE NATIONAL, 1981. - Carte de localisations probables des avalanches : 1970: Val d'Isère. - Paris: IGN. - 1 : 20 000.
- LOVARI (S.) et COSENTINO (R.), 1986. - Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra rupicapra ornata*). *Boll. Zool.*, 53 : 73-78.
- MARTINOT (J.-P.), DELMAS (M.), RUFFIER des AIMES (A.) et RUFFIER-LANCHES (F.), 1983. - Contribution à la connaissance de la biogéographie et de l'éco-éthologie du bouquetin en Vanoise. Dans : Actes du VIII^e Colloque national de mammalogie; Grenoble, 27 p.
- MOLLARD (M.), 1990. - Relevés nivologiques sur la période 1980-1990 à Modane (1000m) et Polset (2000 m). - Document manuscrit non publié.
- NIEVERGELT (B.), 1966. - Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum : ein oekologischer Vergleich. P. Parey, Hambourg und Berlin, 85 p.
- PIODI (M.), 1978. - Le Bouquetin des Alpes dans le centre des Alpes occidentales italiennes. In : Actes C.I.C. ; 9 au 11 février 1978; Pontresina. - Ed. C. Desax; Berne: Office fédéral des forêts. - p. 11-23.
- SCHALLER (G.B.), 1977. - Mountain Monarchs. Wild Sheep and Goats of the Himalaya. Chicago; London: Chicago University Press.
- VAN DEN BRINK (F.H.) et BARRUEL (P.), 1967. - Guide des mammifères sauvages de l'Europe occidentale. - Neuchâtel: Delachaux et Niestlé. - p. 187-189.
- VILLARET (J.-C.), 1987. - Approche bio-climatologique et géomorphologique des sites à Bouquetin des Alpes françaises. Rapport interne au Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes. Chambéry: Direction du Parc national de la Vanoise.
- WIERSEMA (G.), 1983. - L'Habitat saisonnier du bouquetin (*Capra ibex* L.) dans le Parc national de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc nation. Vanoise*, XIII : 211-222.

(Reçu pour publication, novembre 1992)

DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS
DE BOUQUETINS DES ALPES (*Capra ibex* L)
DANS LE MASSIF DE BELLEDONNE-SEPT LAUX :
BILAN DE DEUX ANNÉES DE SUIVI TÉLÉMÉTRIQUE

par J. MICHALLET⁽¹⁾

Introduction	239
I. — Terrain d'étude	240
II. — Matériel et méthode	241
III. — Résultats	243
IV. — Discussion et conclusion	244
Bibliographie	247

INTRODUCTION

Dans le cadre du suivi d'une opération de réintroduction, puis des travaux du Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes, les animaux marqués de la population du massif de Belledonne-Sept Laux (département de l'Isère, France) sont suivis depuis 1983.

Ces travaux permettent en premier lieu de définir les différents quartiers saisonniers utilisés par un même individu. En réalité de nombreuses applications sont possibles en biologie : en particulier dynamique de population, éthologie, etc...

Une première analyse sommaire des données recueillies durant les cinq premières années (1983-1987) montre une hétérogénéité au niveau de la répartition mensuelle de la pression d'observation des animaux par sexe. Alors que le premier constat semble être tributaire des moyens logistiques disponibles, le second fait apparaître une série de difficultés quant à l'utilisation des données recueillies, à partir de ce type de suivi, pour la définition de l'espace vital.

Pour ce qui concerne les mâles, ils sont plus fréquemment observés en cours des mois d'avril et mai. Cette période correspond à l'utilisation des quartiers de printemps situés en basse altitude par des groupes plus ou moins importants. A la même époque les femelles sont plutôt difficiles à observer, certaines d'entre elles ont

(1) OFFICE NATIONAL DE LA CHASSE, Centre national d'étude et de recherche appliquée sur la faune de montagne, 8 impasse Champ Fila, 38320 EYBENS.

sans doute déjà rejoint leur quartier de mise bas. Puis, la répartition des observations se modifie ; les mâles disparaissent progressivement jusqu'au mois de novembre alors que les femelles, durant cette même période, sont à nouveau observées. La délimitation des domaines vitaux à partir d'un suivi optique d'individus marqués est donc dans notre cas imprécise voire impossible.

Grâce au radiopistage des Bouquetins des Alpes, nous avons tenté d'améliorer la précision des données recueillies et de répondre aux questions suivantes :

1) Quelles sont les principales caractéristiques de l'espace vital des animaux : surface, amplitude altitudinale ?

L'espace vital englobe les différents domaines saisonniers et les voies de liaison entre eux, ST GIRONS et ST GIRONS, 1959).

2) Quelles sont les variations individuelles du mode d'occupation de l'espace entre les différentes saisons – hiver, été-automne, printemps ?

3) Est-ce que le Bouquetin des Alpes effectue des déplacements importants ? Quelles sont les caractéristiques de ces déplacements (longueur, direction, fréquence) ?

Les connaissances de l'espace ou des domaines vitaux du Bouquetin des Alpes obtenues à partir du suivi d'individus marqués sont limitées aux premières analyses des travaux menés dans le cadre du Programme national de recherche.

I. – TERRAIN D'ÉTUDE

Ce travail a été réalisé dans le massif de Belledonne-Sept Laux situé aux confins des départements de l'Isère et de la Savoie. Ce massif des Alpes intermédiaires est séparé de celui préalpin de la Chartreuse, par la vallée de l'Isère.

Ce secteur abrite une population de bouquetins estimée en 1990 à 110 animaux. Réintroduite en 1983 à partir de 20 animaux capturés dans la Réserve fédérale du Mont Pleureur en Suisse, cette colonie occupe les parties centrales et orientales de la chaîne des Sept Laux. Trois grands types de milieux caractérisent ce territoire :

- les pelouses et éboulis correspondant aux formations dominantes du massif,
- les landes à Rhododendron (*Rhododendron Ferrugineum*), Myrtille (*Vaccinium myrtillus*) ou Genevrier (*Juniperus*),
- les rochers représentés principalement par des crêtes ou des séries de ressauts rocheux.

Ces milieux sont soumis à un climat alpestre à tendance intermédiaire entre celui caractérisant les massifs préalpins très humides et celui des Alpes centrales à tendance plus continentale et beaucoup moins arrosée.

L'altitude moyenne du massif est assez élevée (2200 m) compte-tenu des altitudes extrêmes (1200 et 2900 m). Le relief consiste en une série d'éperons et de crêtes rocheuses escarpées, ainsi que des ensembles de ressauts rocheux et de pelouses alpines en bas et mi-versants. La pente moyenne globalement élevée (76%) rend bien compte de la topographie accidentée du territoire. Les expositions dominantes sont à tendance sud et est.

Le territoire étudié est soumis, en période estivale, à un pâturage localement intensif de plusieurs troupeaux ovins. Il inclut une réserve de chasse et de faune sauvage de 2500 ha dont la gestion appartient depuis 1990 à l'Office national de la chasse.

II. - MATÉRIEL ET MÉTHODE

a) Structure de la population

Grâce aux différents échantillonnages réalisés au cours du printemps et de l'été 1990, nous retiendrons la structure de population suivante :

- 29 femelles
- 27 cabris nés en 1990
- 32 mâles
- 22 jeunes de 1 an.

b) Animaux

L'étude qui a concerné quatre Bouquetins des Alpes, deux mâles âgés de 9 et 2 ans et deux femelles de 9 et 4 ans, s'est déroulée de mai 1988 à juillet 1990.

Les animaux sont capturés au cours des mois de mai et juin selon trois méthodes : cage trappe, télanésthésie, lacets à patte. Ils font l'objet d'une série de mesures biométriques et de contrôles sanitaires avant d'être équipés de colliers émetteurs puis relâchés sur place. L'ensemble « collier émetteur-pile » pèse environ 250 à 350 gr (moins de 2% du poids du corps) et possède une durée de vie théorique de 2 années.

c) Mode de localisation

La localisation des animaux est faite à partir du radiopistage terrestre et la recherche aérienne. Pour ce qui concerne le radiopistage terrestre nous avons utilisé les principes de la goniométrie et du homing. Pour le premier, la localisation de l'émetteur est assurée par la mesure de sa direction angulaire à partir d'au moins deux stations de relevé. Pour le second, la localisation de l'animal équipé d'un émetteur est possible grâce à la directivité des antennes, l'intensité du signal et les mouvements de l'opérateur. Ces localisations, reportées sur une carte IGN au 1/25000^e sont effectuées à intervalles irréguliers en fonction des saisons et de la disponibilité des agents chargés de l'étude.

Lorsque le radiopistage terrestre présentait des difficultés de localisation ou bien de mise en œuvre (hiver - début du printemps), nous avons utilisé la recherche aérienne. Celle-ci est réalisée à partir d'un avion de type Robin équipé d'une antenne de type HB9 placée sous le fuselage (LÉONARD, 1988). La localisation des animaux est obtenue grâce au principe du homing où d'une part la directivité de l'antenne correspond à celle de l'avion et d'autre part, les mouvements de l'opérateur sont ceux de l'appareil. Le schéma de la recherche aérienne s'appuie sur le découpage du secteur à prospecter en deux grandes zones réparties de part et d'autre de la ligne de crête principale. Puis, nous avons adopté un sous-découpage de chacune des zones en secteurs délimités par les crêtes secondaires souvent perpendiculaires à la ligne de crête principale. Ces secteurs correspondent le plus souvent à une série de vallons où la propagation des ondes entre ceux-ci demeure difficile voire impossible.

Le survol méthodique des zones puis des secteurs permet d'exclure au fur et à mesure du déroulement du plan de vol les parties où aucun signal radio n'est perçu. La localisation des émetteurs s'effectue ensuite grâce à l'intensité de réception du signal et la position de l'avion. Elle est ensuite reportée sur une carte IGN au 1/25000^e avec différents renseignements (l'heure, la météorologie...).

d) Précision des localisations

Afin d'estimer la précision des localisations obtenues par radiopistage terrestre, nous avons recherché par une confirmation visuelle la marge d'erreur entre la localisation théorique obtenue par trigonométrie et celle réelle de l'animal.

Le principe est de noter sur une carte au 1/25 000^e l'emplacement estimé de l'animal puis de tenter de l'observer pour apprécier la marge d'erreur.

Sur dix recherches comparatives, nous avons estimé la précision à environ 3 ha soit un rayon de 100 m autour de la localisation trigonométrique.

Pour ce qui concerne la recherche aérienne, nous avons obtenu une précision moyenne de 45 ha soit un cercle de 380 à 400 m de rayon. Cette estimation est confirmée par une série de 3 localisations de balises de référence.

e) Définitions

- **Domaine vital** : un domaine vital se définit pour une période donnée (par exemple une saison) : c'est l'ensemble des lieux fréquentés par un individu ou un groupe d'individus au cours de cette période (RICHARD, 1970).

- **Espace vital** : l'espace vital englobe les différents domaines saisonniers et les voies de liaison entre eux (ST GIRONS et ST GIRONS, 1959).

- **Saison** : les limites des saisons hiver-printemps et été-automne sont définies en analysant les stratégies d'utilisation des milieux grâce aux paramètres suivants : localisation géographique - répartition altitudinale - composition des groupes - déplacements... Les dates suivantes sont retenues :

Hiver : 4 décembre au 11 avril,

Printemps : 12 avril au 10 juin,

Été-automne : 11 juin au 3 décembre.

f) Paramètres mesurés

Pour décrire le mode d'occupation de l'espace par les bouquetins, quatre paramètres ont été retenus :

1) La superficie de l'espace vital (SEV) ou du domaine vital (SDV) qui inclut toutes les localisations optiques ou télémétriques d'un individu pendant la période complète de son suivi. Celle-ci est calculée en utilisant une méthode issue d'une modification de la méthode des polygones convexes (MOHR, 1947). Elle consiste à joindre les localisations situées à l'intérieur des limites du polygone convexe. Comme il est parfois possible de tracer plusieurs limites, nous avons passé comme convention que les angles des limites les plus à l'extérieur soient supérieurs à 90° ou que la distance entre deux localisations soit inférieure au 1/3 de la longueur de l'espace vital. Cette méthode permet d'exclure des zones non fréquentées par les bouquetins qui sont souvent incluses par la méthode des polygones convexes. Cela permet d'obtenir une estimation plus précise de la surface réellement exploitée.

2) La longueur de l'espace vital (LEV) ou domaine vital (LDV) : distance en ligne droite séparant les deux localisations les plus éloignées.

3) et 4) L'amplitude altitudinale des points extrêmes des domaines vitaux.

III. - RÉSULTATS

a) Superficie et longueur des espaces vitaux

Bouquetin			Période étudiée	Nombre d'observations visuelles	Nombre de localisations télémétriques	SEV	LEV	Altitude mini. en m	Altitude maxi. en m
N°	Sexe	Age							
1	M	9	mai 1988 décembre 1989	39	68	24,5	11,2	1280	2930
2	M	2	mai 1988 février 1989	22	63	2,35	2,6	1280	2730
3	F	9	mai 1988 juillet 1990	20	80	11,25	7,3	1650	2930
4	F	4	mai 1988 juillet 1990	19	95	5,5	4,3	1280	2830

TABLEAU I - Superficie et longueur des espaces vitaux.

SEV: Surface de l'espace vital en km². LEV: Longueur de l'espace vital en km. M: Mâle. F: Femelle.

La superficie des espaces vitaux varie de 2,35 km² à 24,5 km².

Les valeurs de la longueur des espaces vitaux varient entre 2,6 km et 11,2 km.

b) Superficie et longueur des domaines vitaux

Bouquetin			Printemps			Été-automne			Hiver	
N°	Sexe	Age	N	SDV	LDV	N	SDV	LDV	SDV	LDV
1	M	9	42	1,06	1,45	51	12,50	10,25	2,40	8,60
2	M	2	20	0,82	1,35	51	2,20	2,20	0,65	1,85
3	F	9	40	0,65	2,70	52	8,75	6,60	2,50	6,50
4	F	4	25	1,25	2,90	72	3,15	2,80	0,62	1,25

TABLEAU II - Superficie et longueur des domaines vitaux saisonniers.

SDV: Surface du domaine vital saisonnier en km². LDV: Longueur du domaine vital saisonnier en km. M: Mâle. F: Femelle. N: Nombre de localisations.

La comparaison de la superficie et de la longueur des domaines vitaux saisonniers montrent des différences importantes.

Pour chacun des animaux suivis, la SDV «été-automne» est systématiquement plus importante que celles de «l'hiver» ou du «printemps». Cette tendance existe également pour la LDV.

Pour ce qui concerne le mâle adulte, la superficie des domaines vitaux varie avec un rapport de 1 à 12 entre l'«été-automne» et printemps, de 1 à 5 entre l'«été-automne» et hiver et seulement de 1 à 2 entre l'«hiver» et le printemps.

Une variation identique de la superficie des domaines vitaux se retrouve chez la femelle n° 3 alors que pour les animaux n° 2 et 4 (respectivement mâle de 2 ans et femelle de 4 ans) les rapports sont de 1 à 3 entre l'«été-automne» et printemps et de 1 à 5 entre l'«été-automne» et l'hiver. Lors des saisons hivernales et printanières, ces deux derniers animaux occupent des domaines vitaux de superficie et de longueur sensiblement comparables.

Le nombre de bouquetins suivis par radiopistage (n = 4) est insuffisant pour permettre une comparaison fine des domaines vitaux selon le sexe et l'âge.

c) Répartition altitudinale des points extrêmes des domaines vitaux

Bouquetin			Printemps			Été-automne			Hiver		
N°	Sexe	Age	Am	AM	Amplitude	Am	AM	Amplitude	Am	AM	Amplitude
1	M	9	1280	2100	820	2000	2930	930	1600	2500	1000
2	M	2	1280	2100	820	2100	2730	630	1600	2500	900
3	F	9	1650	2100	450	2100	2930	830	1650	2100	450
4	F	4	1450	2300	850	2100	2830	730	1600	2500	900

TABLEAU III - Répartition altitudinale des points extrêmes des domaines vitaux.
Am: Altitude minimale en m. AM: Altitude maximale en m. M: Mâle. F: Femelle.

Pour chaque animal, le quartier saisonnier utilisé au printemps est situé aux altitudes les plus basses. Celui de l'«été-automne» à celles les plus hautes. Au printemps, les femelles n'occupent pas les parties les plus basses comme pour les mâles qui utilisent régulièrement le bas de vallée. L'amplitude est la plus importante en hiver chez les individus 1, 2 et 4 alors que c'est en «été-automne» pour la femelle n°3.

IV. - DISCUSSION ET CONCLUSION

Le radiopistage du Bouquetin des Alpes réalisé dans le massif de Belledonne-Sept Laux montre, malgré un nombre réduit d'animaux suivis, une différence dans les caractéristiques des espaces et des domaines vitaux (fig. 1).

C'est au cours de l'«été-automne» que les caractéristiques des domaines se rapprochent le plus de ceux des espaces vitaux. Ils représentent pour les animaux adultes environ 50% de la superficie de l'espace vital utilisé et près de 94% pour l'animal de deuxième année.

Ceci indique qu'au cours de la saison «été-automne» le milieu utilisé doit avoir des caractéristiques dimensionnelles importantes. En particulier dans le cas d'installation ou de développement de nouvelle population où les possibilités de prospection de zones disponibles doivent être les plus larges possibles.

Dans notre cas, la zone occupée, caractérisée par un ensemble de lignes de crêtes rocheuses, favorise ce phénomène de prospection adopté plutôt par le mâle adulte. Si l'on se réfère également aux observations «anonymes» réalisées en limite de l'espace vital de la population, il semble que l'activité de prospection de milieux nouveaux soit plus intense chez les animaux mâles adultes. Les femelles, quant à elles, confirment dans un second temps l'utilisation de ces milieux par une occupation plus régulière. C'est aussi à cette saison que les animaux occupent les tranches altitudinales les plus élevées.

Au printemps, les domaines vitaux utilisés par les individus mâles présentent des caractéristiques sensiblement identiques. Le rapport de la surface par la longueur, voisin de 0,7 pour les mâles, de 0,3 pour les femelles indique que ces dernières occupent un domaine vital plus allongé. En effet, les mâles et les jeunes animaux fréquentent le même vallon dont l'exposition à dominance sud et la pente élevée favorisent le déneigement ainsi qu'une phénologie rapide. Leurs déplacements à l'intérieur de ce vallon s'effectuent plutôt verticalement. La forme plus allongée du domaine vital occupé par les femelles peut s'expliquer par l'importance, à cette époque, des zones de mise bas qui ne sont pas systématiquement com-

LES BOUQUETINS DANS LE MASSIF DE BELLEDONNE - SEPT-LAUX

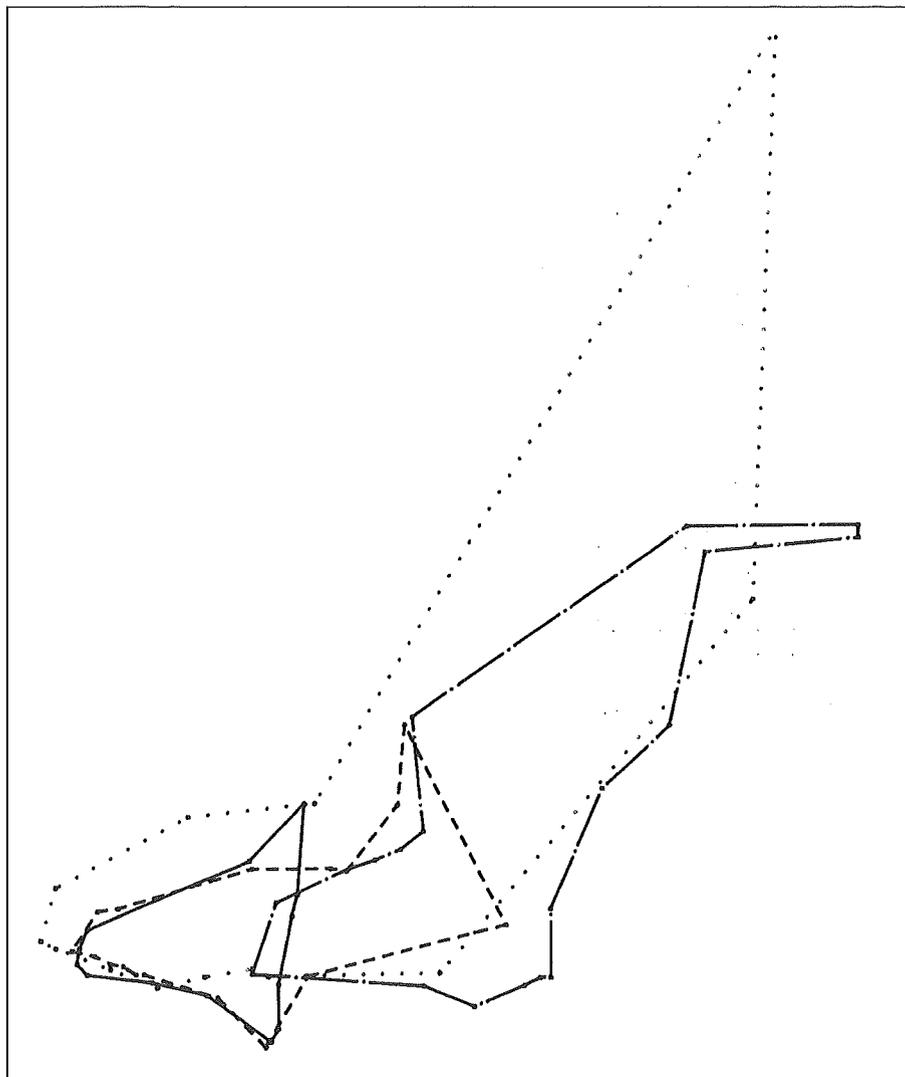


FIG. 1 - Domaine vital

— Mâle 2^{ème} année --- Femelle 4^{ème} année -.- Femelle 9^{ème} année ... Mâle 9^{ème} année

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

prises dans les secteurs où le stade phénologique de la végétation est le plus favorable aux animaux. De ce fait, les animaux doivent effectuer régulièrement des déplacements des zones de mise bas vers les secteurs de gagnage.

En hiver, les animaux utilisent des stations-refuges (BERDUCOU, 1975), plutôt linéaires, en particulier pour le mâle et la femelle âgés de 9 ans. Les domaines vitaux de ces deux bouquetins se caractérisent par une suite de stations favorables utilisées de façon chronologique à partir d'un sens général de déplacement des derniers secteurs utilisés en «été-automne» vers ceux qui seront occupés au printemps.

Quant aux autres individus, leurs stations-refuges demeurent localisées à l'intérieur d'une zone où d'une part l'exposition dominante est Sud et d'autre part le micro-relief favorise le déneigement où la non accumulation de la neige (couloirs abrupts, ressauts rocheux, crêtes soufflées).

L'analyse sommaire des données recueillies sur l'utilisation de l'espace montre qu'il existe des différences de stratégie selon les individus et les saisons. Le mâle adulte occupe l'espace vital le plus important dont les dimensions extrêmes sont obtenues par les caractéristiques du domaine vital exploité en «été-automne». C'est à cette époque qu'il effectue également ses déplacements extrêmes.

Par comparaison, le bouquetin de deuxième année possède l'espace vital le plus restreint. Il se caractérise par une superposition presque complète des trois domaines saisonniers. Malgré l'absence de données précises et régulières de ses déplacements, nous pouvons affirmer que ceux-ci demeurent réduits. Dans notre cas particulier, l'animal a exploité une extrémité de crêtes rocheuses dont l'originalité est de présenter la panoplie complète des expositions et des milieux caractéristiques du massif (pelouses alpines, rochers, peuplement forestier, landes).

Les femelles utilisent pour partie les mêmes domaines vitaux en hiver et au printemps.

D'une année à l'autre, les animaux fréquentent les mêmes sites aux mêmes époques. Les déplacements limites, observés au cours de l'été, se répètent également chaque année. Il semble que les femelles adultes prospectent les limites de leur espace vital avec une plus faible intensité que les mâles qui n'hésitent pas à effectuer de grands déplacements.

Enfin, bien que le nombre d'individus suivis soit restreint, il semble possible de retenir :

- que le printemps et l'hiver correspondent aux saisons où les animaux utilisent l'espace le moins important et de façon identique d'une année sur l'autre,
- qu'au cours de l'«été-automne», ils fréquentent les territoires les plus importants,
- que l'activité de prospection des milieux nouveaux au cours de la belle saison soit plutôt réservée aux mâles adultes,
- que les zones de mise bas demeurent identiques chaque année pour un même individu.

Les premières applications que l'on pourrait alors retenir concerneraient le choix des périodes de lâcher des animaux dans le cas de réintroduction. Le printemps qui correspond en réalité à l'époque où les captures demeurent les plus aisées, permet d'une part de mieux fixer les animaux et d'autre part d'offrir aux femelles gravides des zones de mise bas qui pourraient être réutilisées.

Enfin, une meilleure compréhension du processus de colonisation de nouveaux territoires par le bouquetin ne pourra s'obtenir qu'en poursuivant à long terme le suivi d'animaux par radiopistage.

LES BOUQUETINS DANS LE MASSIF DE BELLEDONNE - SEPT-LAUX

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement toutes les personnes qui m'ont aidé sur le terrain, en particulier Monsieur Daniel BLANC et Pierre-Marie DUBRULLE, Gardes nationaux de la Chasse et de la Faune Sauvage, Monsieur Jacques BONARDI, Chef départemental de la Garderie de l'Isère pour leur participation active aux campagnes de capture et de radiopistage ; Monsieur le Directeur Départemental de l'Agriculture et de la Forêt de l'Isère pour le financement du suivi aérien ainsi que Monsieur le Président de la Fédération départementale des Chasseurs de l'Isère pour son intérêt et sa contribution à l'ensemble des études réalisées sur cette population. Mes remerciements s'adressent aussi à Monsieur L. ELLISON qui a relu ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BERDUCOU (C.), 1975. - L'alimentation hivernale de l'Isard. *Bull. mens. de l'Office national de la Chasse*, n° spécial, 4: 195-227.
- COUTURIER (M.), 1962. - Le Bouquetin des Alpes. Grenoble: Arthaud. - 1564p.
- LÉONARD (P.), 1988. - Test de l'efficacité de l'avion dans la recherche du Tétralyre par radiopistage. *Bull. mens. de l'Office national de la Chasse*, 128: 19-21, photogr., bibliogr.
- MICHAEL (J.), HARVEY (R.), et ROGER-BARBOU (W.), 1965. - Home range of *Microtus ochrogaster* as determined by a modified minimum area method. *Journal of Mammalogy*, vol. 46, n°3: 398-402.
- MICHALLET (J.), GRAND (B.) et BORNARDI (J.), 1988. - La population de Bouquetins des Alpes du massif de Belledonne-Sept Laux (département de l'Isère). *Bull. mens. de l'Office national de la Chasse*, 125: 19-24.
- MICHALLET (J.), 1989. - Le Bouquetin des Alpes. *Bull. mens. de l'Office national de la Chasse*, 138, fiche technique n°57, 6p.
- MOHR (C.O.), 1947. - Table of equivalent populations of north America small mammals. *The Ameri. Midl. Nat.*, 37: 223-249.
- RICHARD (P.B.), 1970. - Le comportement territorial chez les vertébrés. Entretiens de Chizé, II. Territoire et domaine vital. - Paris: Masson. - p. 2-19.
- SAINT GIRONS (H.) et SAINT GIRONS (M.C.), 1959. - Espace vital, domaine et territoire chez les vertébrés terrestres (reptiles et mammifères). *Mammalia*, (23)4: 448-476.
- TERRIER (G.) et POLAERT (F.), 1990. - Occupation de l'espace par le Bouquetin des Alpes: une approche par différentes méthodes de suivi individuel. Premiers résultats obtenus dans le Parc national du Mercantour. Dans: Actes de la conférence internationale «Le Bouquetin des Alpes: réalité actuelle et perspectives», septembre 1987; Valdieri (Cuneo-Italie) / sous la dir. de T. BALBO et al. - p. 39-51.

(Reçu pour publication, avril 1991)

APPROCHE COMPARATIVE DES MODALITÉS D'OCCUPATION DE L'ESPACE PAR LES POPULATIONS DE BOUQUETINS (*Capra ibex* L.) DES ALPES FRANÇAISES

par Gilles TERRIER⁽¹⁾, Jean-Pierre CHOISY⁽²⁾, Dominique GAUTHIER⁽³⁾,
Jacques MICHALLET⁽⁴⁾ et Jean-Charles VILLARET⁽⁵⁾

Introduction	250
I. — Matériel et méthodes	250
II. — Résultats	253
III. — Discussion et conclusion	264
Remerciements	268
Bibliographie	269

Résumé. — Les populations françaises de Bouquetin des Alpes recensées en 1986 sont comparées sur la base de quelques critères démographiques et d'organisation spatiale. Elles sont classées en sept groupes suivant leur vigueur démographique évaluée d'après un taux d'accroissement observé, leur ancienneté et leur taille. L'organisation spatio-temporelle de ces populations montre que le dénivelé est le paramètre le plus stable (moy. = 1758 m, CV = 30,1%) et que la surface planimétrique est au contraire très variable (moy. = 21,6 km², CV = 118%). Les populations anciennes stabilisées et d'effectif important ($N \geq 400$) et les populations d'effectif moyen ($80 \leq N \leq 150$) à forte croissance présentent une organisation spatio-temporelle complexe dont des migrations saisonnières et une différenciation nette de «quartiers saisonniers». Ces unités sont de façon générale disposées en continuité dans l'espace. Les valeurs qui caractérisent les populations les plus typiques sont proposées comme exemples pouvant être consultés à l'occasion de l'élaboration de programme de gestion de l'espèce.

Mots-clés. — Bouquetin, populations, démographie, occupation de l'espace, France, conservation.

(1) Parc national du Mercantour, 23 rue d'Italie, 06000 Nice.

(2) Le Moulin de Jansac, 26310 Recoubeau Jansac.

(3) Laboratoire vétérinaire départemental, B.P. 1113, 73011 Chambéry cedex.

(4) Office national de la chasse, Impasse Champ Fila, 38320 Eybens.

(5) Agence pour l'étude et la gestion de l'environnement (APEGE), F-74470 Duingt.

Summary. — The french Alpine Ibex populations recorded in 1986 are described on several demographic and occupation of space topics. Seven classes are obtained in regard of «demographic vigour» based on observed rate of increase, size and age. The spacial organisation of these populations shows that denivellement is the most stable parameter (med. size = 1758m, CV = 30,1%) and that the surface used is the most variable (med. size = 21,6 km², CV = 118%). The biggest old stable populations ($N \geq 400$) and medium sized populations ($80 \leq N \leq 150$) with high rate of increase show a complex spacial organisation with migrations and very distinctive seasonal ranges. These seasonal units are in general continuous in the total range used by the populations. The values of the more typical populations are proposed as examples for the management programs of the species.

Key-words. — Ibex, populations, demography, occupation of space, France, conservation.

INTRODUCTION

La notion de «Minimum Viable Population» développée par GILPIN et SOULE (1987) en matière de biologie de conservation des vertébrés terrestres fait intervenir le paramètre «environnement» selon deux aspects : la *qualité* et la *quantité* d'habitat disponibles. Ces deux paramètres déterminent le nombre d'individus qui peuvent occuper une région donnée. Ils déterminent aussi la distribution des animaux dans l'espace, comme en témoigne la grande variété des schémas d'organisation spatio-temporels relevés parmi différentes populations au sein d'une même espèce (p.e. PFEFFER, 1967 et SCHALLER, 1977 pour les ongulés de montagne).

Si la description qualitative des milieux utilisés par le Bouquetin des Alpes a fait l'objet de nombreuses investigations (in NIEVERGELT, 1982; TOSI et *al.*, 1986; MENEGUZ et *al.*, 1986; GAUTHIER et *al.*, 1990; WIERSEMA et ZONNEWELT, 1990), en revanche peu de travaux détaillent les aspects d'organisation spatiale des populations, thèmes abordés par TOSI et *al.* (1987) et WIERSEMA (1989). Nous présentons dans ce travail une analyse sommaire de quelques aspects de la démographie et de l'organisation spatio-temporelle des populations françaises inventoriées et recensées en 1986. Ces caractéristiques sont considérées comme des indicateurs du niveau de coadaptation de chaque population avec son environnement. Nous essayons de dégager des résultats obtenus quelques tendances générales et présentons les cas particuliers comme exemple de situations très favorables ou au contraire défavorables pouvant être utilisés comme exemples dans le cadre de l'élaboration des programmes de conservation de l'espèce, en complément des approches descriptives des milieux utilisés déjà réalisées (CHOISY, 1986a, 1986b; FAURE, *in litt.*, GAUTHIER, *in litt.*; GRAND et MICHALLET, 1986; TERRIER, 1986; VILLARET et ESTEVE, 1986; GAUTHIER et *al.*, 1990; VILLARET, 1987; ESTEVE et VILLARET, 1989).

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. IDENTIFICATION DES POPULATIONS

On appelle «population» un ensemble d'individus qui entretiennent des relations entre eux (en particulier reproduction) et qui occupent un espace géographique commun déterminé par la présence régulière des animaux.

L'identification de ces populations est grandement facilitée par la distribution discontinue du bouquetin en France, liée à l'histoire récente de l'*Ibex* dont la présence actuelle limitée quasi exclusivement aux espaces protégés est issue de noyaux rélictuels, de lâchers (cas le plus fréquent) ou de phénomènes de colonisation naturelle à partir de quelques individus pionniers (GAUTHIER *et al.*, 1990). L'identification des populations repose bien évidemment sur le degré de connaissance des déplacements que réalisent les bouquetins entre les différents massifs, qui est plus ou moins approfondi d'un site à un autre. Les populations que nous présentons ici ne se caractérisent pas par un isolement génétique strict, certaines d'entre elles correspondant plutôt à une unité géographique de fonctionnement à laquelle participent une majorité d'individus (cas de certaines populations haut-savoyardes qui entretiennent des relations avec des bouquetins suisses).

L'isolement qui permet de matérialiser chaque population dans l'espace doit conférer à cette «unité» une organisation spatio-temporelle et une démographie propres, liées, au moins en partie, aux ressources vitales disponibles localement et que nous allons tenter de caractériser.

2. PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES

Un taux d'accroissement observé «*r*» est calculé pour une période déterminée d'après la formule (CAUGHLEY, 1980): $r = t \sqrt{N_0/N_t} - 1$ où N_t = effectif au temps t et N_0 = effectif de départ.

Ce modèle, appliqué sans préjuger des variations réelles du taux d'accroissement annuel pendant la période considérée, de la structure des populations ou de l'abondance des ressources disponibles, permet d'obtenir des valeurs comparatives indicatrices de la «vigueur démographique» des différentes unités étudiées.

Ce paramètre est complété par l'ancienneté de chaque population, calculé d'après les premiers lâchers (réintroductions) et les premières observations signalées (colonisation naturelle). Dans le cas de la Maurienne (population relicte), c'est la date de la création du Parc national de la Vanoise qui a été retenue, point de départ d'une dynamique positive. Des réajustements ont été réalisés pour quelques cas, en fonction de circonstances techniques ou historiques particulières.

Enfin les effectifs des populations utilisées sont tirés des comptages et des estimations réalisés à l'occasion de la première phase du programme dans chaque site (1986).

3. UNITÉS D'ESPACE-TEMPS CONSIDÉRÉES

3.1. Dimension saisonnière

La définition simple du «domaine vital» proposée par ST GIRONS (1959) ou «zone régulièrement fréquentée par un individu ou un groupe d'individus» correspond assez bien à la signification que nous donnons au terme de «quartier» que nous situons dans le temps par rapport à une période considérée. Cette période est elle-même définie comme une «saison» dont les bornes temporelles sont déterminées par l'homogénéité de certaines phases du cycle annuel: rut, survie hivernale, mise bas, reconstitution du stock de réserves nutritives, délocalisations et déplacements de type «migration» essentiellement. A chaque période correspond une répartition des animaux dans l'espace. Nous nommons les aires ainsi délimitées dans l'espace et le temps «quartiers saisonniers».

Nous préférons cette terminologie au concept de «domaine vital» pour deux raisons : 1. le domaine vital est plus souvent rattaché à un individu qu'à une population ; 2. d'après des définitions plus récentes, ce concept regroupe «l'ensemble des lieux fréquentés par un individu ou un groupe d'individus au cours d'une période donnée» (RICHARD, 1970 in ESCUDIER, 1987) contrairement à notre approche où nous ne retenons que des zones régulièrement fréquentées.

Nous décrivons trois quartiers saisonniers selon trois séquences temporelles dont les dates peuvent varier d'un site à un autre :

– le quartier «printannier» regroupe toutes les localités fréquentées régulièrement par les animaux après la migration de printemps, si elle existe, et les sites de mise bas (avril à juin environ) ;

– le quartier «estive et automne» est déterminé d'après la délocalisation de la majeure partie des animaux qui s'accompagne habituellement d'une montée généralisée en altitude (mi-juin à mi-octobre environ) ;

– le quartier «rut et hivernage» regroupe toutes les localités fréquentées régulièrement après la migration automnale et avant la migration printanière y compris les zones de rut (mi-octobre à mi-mars environ).

Nous empruntons à SAINT GIRONS (1959) le terme d'«**espace vital**» (EV en abrégé) pour définir l'ensemble de l'espace utilisé par la population au cours du cycle annuel.

3.2. Espace: définitions des paramètres mesurés

Les paramètres mesurés sont tirés de la représentation cartographique des espaces réellement occupés par les bouquetins au cours de chaque saison. Les limites de ces espaces sont tracées d'après la présence régulière (c'est-à-dire chaque année) des bouquetins, indépendamment du nombre d'animaux réellement observés. Cette représentation exclut tous les lieux qui correspondent à des déplacements occasionnels d'individus à la périphérie de l'aire de répartition principale de la population. Les limites ainsi tracées n'ont bien entendu qu'une valeur indicative sachant qu'elles synthétisent une occupation de l'espace «moyenne» dont les limites peuvent fluctuer en fonction des conditions météorologiques. Les espaces ainsi définis et délimités se présentent sous la forme de polygones quelconques pouvant être continus ou discontinus. Les paramètres mesurés sont les suivants :

***(1) Surface des quartiers saisonniers ou de l'espace vital (EV).** Exprimée en km² planimétriques, elle est obtenue par le cumul de l'ensemble des polygones qui correspondent à chaque période considérée.

***(2) Densité moyenne.** On utilise une seule et même valeur d'estimation de l'effectif par population, valable pour toutes les saisons. Le rapport de cet effectif sur la surface planimétrée de chaque quartier saisonnier donne une estimation de la densité moyenne comparable d'une saison à une autre.

***(3) Longueur maximale.** Exprimée en km linéaires, elle correspond à l'étiement maximum de chaque espace étudié (quartiers saisonniers et espace vital).

***(4) Altitude minimum.** C'est l'altitude la plus basse qui est atteinte par chaque espace étudié.

***(5) Altitude maximum.** C'est l'altitude la plus élevée qui est atteinte par chaque espace étudié.

***(6) Dénivelé.** Il est obtenu par le rapport des altitudes extrêmes ci-dessus. Il correspond à l'amplitude altitudinale de l'espace occupé par les bouquetins au cours de chaque saison.

***(7) Indices de compacité de l'espace vital.** Nous avons élaboré deux indices que nous définissons comme suit:

– IC1 = surface de l'espace vital/surface du polygone convexe.

Ce rapport simple de surfaces constitue une première expression de la compacité de l'espace vital calculée par rapport à l'enveloppe globale théorique définie par le *minimum convex polygon* (MOHR, 1947) qui correspond au plus petit polygone de forme convexe qui englobe tout l'espace géographique utilisé par la population. Il varie entre 0 et 1 ($0 < IC1 \leq 1$).

– IC2 = $(\sqrt{\text{surface de EV} \times 2}) / (\text{longueur} / \sqrt{\pi})$.

Cet indice exprime le rapport entre la longueur maximale mesurée de l'espace vital (3) et la longueur (diamètre) d'un cercle de surface équivalente (compacité théorique maximum). Il varie entre 0 et 1 ($0 < IC2 \leq 1$).

***(8) Recouvrement des quartiers saisonniers.** Pour l'exprimer nous adopterons la méthode exposée par MC DONALD *et al.* (1979): soient deux aires A et B qui se chevauchent partiellement. L'interaction de A sur B est définie par la formule $A \text{ inter } B/B$. Si A englobe B en totalité, ce rapport est égal à 1. Ce calcul est réalisé pour mesurer les recouvrements qui existent entre les quartiers «été-automne» et «hiver», «printemps» et «hiver», «été-automne» et «printemps».

4. TRAITEMENTS STATISTIQUES

Pour montrer la variation des variables relatives à l'espace, nous avons utilisé les valeurs simples de minimum, moyenne et maximum ainsi que le coefficient de variation $CV = (\text{écart type/moyenne}) \times 100$, exprimé en %, qui permet de comparer la dispersion relative de mesures aux unités différentes.

La corrélation entre les variables quantitatives (p.e. entre surface totale de l'espace vital et effectif) a été testée avec le coefficient de Spearman («r»), test non paramétrique pour petits échantillons.

La signification des tendances liées aux variations saisonnières a été testée avec le coefficient «Wilcoxon Signed Rank» («T»), test non paramétrique pour petits échantillons appariés.

Les paramètres de dispersion et les tests utilisés sont développés dans SCHERRER (1984) et ont été réalisés sur le logiciel «Statworks» de Macintosh.

II. – RÉSULTATS

1. CLASSIFICATION DES POPULATIONS SUR LA BASE DES PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES

Les trois variables considérées («r», ancienneté et effectif) sont détaillées pour chaque population dans le tableau I. La dispersion des données permet un premier classement figuré dans le tableau II. L'analyse de ce dernier nous conduit à proposer une classification qui synthétise les variables étudiées et exprime, sous certaines réserves, la «réussite» ou «vitalité» de chaque population:

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

	accroissement "r" en %	âge en années	effectif en 1986 valeur brute
Maurienne	2 (actuel)	26	500
Argentera-Mercantour	< 3 (3)	56	400
Encombres	23 (± 4)	26	185
Prariond-Sassières	28 (14)	26	150
Belledonne	33,3 (7)	3	48
Arve-Giffre (Aiguilles rouges)	7,7 (15)	17	135 20
Bargy	19 (12)	12	87
Tournette	13,3 (10)	13	70
Champagny-Peisey	13,6 (6)	17	80
Contamines	12 (10)	13	50
Aravis	8 (14)	19	70
Arandellys	12,7 (12)	11	38
Vacheresse	19,2 (8)	8	49
Cerces	7 (27)	26	37
Sous Dine	< 10 (10)	10	15

TABLEAU I - Accroissement observé «r», ancienneté et effectif des populations.
Le nombre entre parenthèses indique la période utilisée pour le calcul de «r», en années.

EFFECTIF	ACCROISSEMENT OBSERVE		
	$r < 0,1$	$0,1 \leq r < 0,2$	$0,2 \leq r$
400-500	Maurienne Arg. Merc.		
100-200	Arve Giffre		Encombres Prar. Sass.
50-100	Aravis	Bargy Tournette Ch. Peisey Contamines	
< 50	Cerces (Aig. Rouges) Sous Dine	Arandellys Vacheresse	Belledonne

TABLEAU II - Classification des populations en fonction de leur accroissement observé «r», de leur effectif et de leur ancienneté (caractères ombrés : > 25 ans ; gras : de 10 à 19 ans ; italiques : 3 ans (Belledonne) et 8 ans (Vacheresse). Le site «Aiguilles Rouges» est entre parenthèses car il représente une «sous population» de l'ensemble «Arves-Giffre».

- (gr. 1) : populations «anciennes» à effectif «fort» et croissance «faible» : Haute-Maurienne, Argentera-Mercantour.
- (gr. 2) : populations «anciennes» à effectif «moyen» et croissance «forte» : Encombres, Prariond-Sassièrè.
- (gr. 3) : population «jeune» à «faible» effectif et «forte» croissance : Belledonne.
- (gr. 4) : populations d'âge «moyen», à effectif «moyen» et croissance «faible» ou effectif «faible» et croissance «moyenne» : Arve-Giffre, Bargy, Tournette, Champs-Peisey, Contamines.
- (gr. 5) : populations d'âge «moyen», à effectif «faible» et croissance «faible» ou effectif «très faible» et croissance «moyenne» : Aravis, Arandellys.
- (gr. 6) : population «jeune» à «très faible» effectif et croissance «moyenne» : Vacheresse.
- (gr. 7) : populations à «très faible» effectif, d'âge «ancien» ou «moyen» et à croissance «faible» : Cerces, Sous Dine.

Le rang tenu par chaque population dans la classification proposée ne reflète qu'une situation donnée à une période déterminée. On se gardera de considérer la numérotation adoptée comme une ordination graduelle stricte des populations en terme de «réussite».

Des cas de figure fort différents se dégagent de cette ordination simple : ainsi, les populations du groupe (1), les plus «épanouies» en 1986 (effectif élevé et stabilisation de la croissance : régulation naturelle suite à la «saturation» du milieu), sont opposées à celles du groupe (7) qui rassemble les moins développées (faible croissance et faible effectif malgré une ancienneté supérieure à dix ans : croissance fortement entravée par un ou plusieurs facteurs limitants).

La population de Belledonne présente une très forte «viguer démographique» par rapport aux populations d'effectif comparable, révélant, à ce stade de croissance, les conditions très favorables de ce site. La population de Vacheresse (gr. 6) d'effectif comparable offre, en comparaison, une vitalité moins grande de par son taux de croissance inférieur, révélant *a priori* des conditions de milieu moins favorables.

Le groupe (2) pourrait être interprété comme un stade intermédiaire aux groupes (1) et (3), les processus qui permettent une régulation de la croissance n'étant pas encore efficaces et autorisant de ce fait la poursuite de l'augmentation des effectifs déjà non négligeables. On peut en déduire que les sites correspondants offrent des potentialités de développement importantes pour l'espèce.

Les groupes (4) et (5), d'âge moyen représentent, à des degrés divers, des populations à viguer démographique «moyenne» ou «faible», traduisant certaines limitations dans leurs possibilités de développement.

2. OCCUPATION DE L'ESPACE

2.1. Caractéristiques de l'espace utilisé

2.1.1. Dénivelé

Le plus petit dénivelé atteint 950 m (Sous Dine) et le plus grand 2225 m (Encombres). Il est en moyenne d'environ 1580m (tabl. III). Le coefficient de variation (CV = 30,1%, tabl. III) est le plus faible comparativement aux autres paramètres étudiés. Cela tend à montrer que le fort développement vertical de l'espace vital des populations est le phénomène le plus fréquemment rencontré.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Les animaux se rencontrent jusqu'au sommet des massifs, sauf dans les cas des sites de la Maurienne, de Prariond-Sassière et des Arandellys qui sont tous trois coiffés par des glaciers importants (fig. 1).

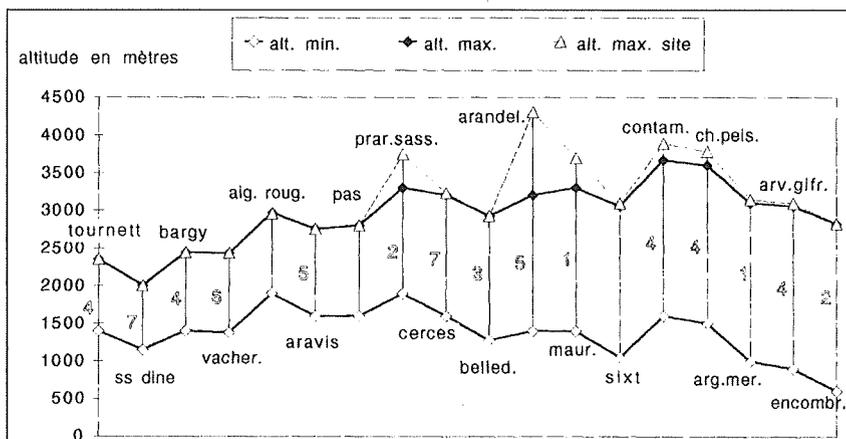


FIG. 1 - Limites altitudinales inférieure et supérieure où sont régulièrement rencontrés les bouquetins. Le point culminant du massif (site) est également indiqué.

Il est remarquable de noter que l'espace vital de quinze populations sur seize dépasse les 2300m d'altitude, la seizième (Sous Dine) atteignant le point culminant du massif à 2007m.

La corrélation entre l'ampleur du dénivelé et l'effectif des populations est faible ($r_s = 0,5$; $p = 0,019$; $n = 18$). On observe des écarts qui peuvent atteindre jusqu'à 1000 m pour des effectifs comparables, cas de Champagny-Peisey ($N = 80$ indiv., dénivel. = 2100m), et du Bargy ($N = 87$ indiv., dénivel. = 1038m).

Le dénivelé des populations des groupes (1), (2) et (3) est supérieur ou égal à 1400m (fig. 2 et tabl. IV). Dans les autres groupes, cette variable montre une plus grande hétérogénéité. C'est là qu'on rencontre les valeurs les moins fortes. Dans le groupe (7) les Cerces (dénivel. = 1600m) contrastant avec Sous Dine (dénivel. = 950m).

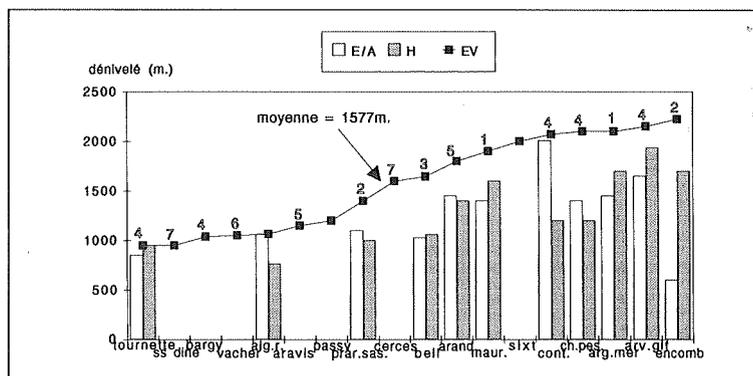


FIG. 2 - Comparaison inter-sites du dénivelé utilisé par les bouquetins.

E/A= été-automne; H= hiver; EV= espace vital annuel.

Les n° 1 à 7 figurent l'appartenance à un groupe démographique particulier.

OCCUPATION DE L'ESPACE

	minimum	maximum	moyenne	coef. var. (%)	c.v. X 1/114,7	n
EV dénivelé m	950	2225	1577,8	30,6	0,27	18
EV surface km2	2,7	109,5	21,6	118	1,03	18
EV densité indiv/km2	1,1	19,6	7	74,7	0,65	17
EV longueur km	5	29	12,3	57,1	0,5	18
effectif	12	500	114,7	114,7	1	18

TABLEAU III - Valeurs des principaux indices de dispersion utilisés.

Le Coefficient de Variation (CV) est pondéré dans la colonne 5 par la valeur obtenue pour les effectifs (114,7), afin de faciliter les comparaisons. la dernière colonne («n») indique le nombre des populations prises en compte dans les calculs.

	dénivelé en m.	surface en km2	longueur en km	densité ind. / Km2	IC 1	IC 2
H. Maurienne (1)	1900	34,3	29	14,6	0,23	0,12
Arg-Merc.(1)	2100	109,5	19,5	3,6	0,61	0,72
Encombres (2)	2225	9,47	6,7	19,6	0,52	0,66
Prar. Sass. (2)	1400	12,15	14	12,3	0,28	0,23
Belledonne (3)	1648	15,25	5,7	3,15	0,77	0,82
Arve Giffre (4)	2150	45,29	25	-	-	-
(Alg. Rouges)	1065	8,75	8,5	2,3	0,42	0,39
Bargy (4)	1038	10,17	8	8,5	0,45	0,76
Tournette (4)	950	5,79	6,5	12,1	0,41	0,63
Ch. Peisey (4)	2100	15,75	14	5,1	0,32	0,25
Contamines (4)	2070	13,73	8,7	3,6	0,6	0,45
Aravis (5)	1152	16,6	17	4,2	0,27	0,4
Arandellys (5)	1800	4,9	5	7,15	0,5	0,56
Vacheresse (6)	1052	4,6	7	10,7	0,35	0,35
Cerces (7)	1600	34,74	18	1,1	0,37	0,48
Ss Dine (7)	950	2,7	5,5	5,6	0,36	0,43

TABLEAU IV - Détail pour l'espace vital (EV), de la valeur des paramètres «dénivelé», «surface», «longueur», «densité» et des indices de compacité IC 1 et IC 2 pour chaque groupe démographique (n° de 1 à 7 indiqués entre parenthèses).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

2.1.2. Surface

La surface totale de l'espace vital est, contrairement au dénivelé, le paramètre qui présente le plus fort coefficient de variation (tabl. III : CV = 118%) avec pour minimum Sous Dine (2,7km²) et maximum l'Argentera-Mercantour (109,5km²). La valeur moyenne est de 21,6km².

Une corrélation positive significative ($r_s = 0,6$; $p = 0,014$; $n = 18$) a été trouvée entre ce paramètre et l'effectif des populations. Cette tendance ne doit pas occulter d'importantes variations comme, par exemple, le cas particulier de la colonie des Cerces qui occupe, avec un effectif réduit (N = 37) une surface comparable à la population de Maurienne forte de 500 individus (fig. 3). De même, la population de l'Argentera-Mercantour (N = 400) occupe une surface environ trois fois supérieure à celle de la Maurienne.

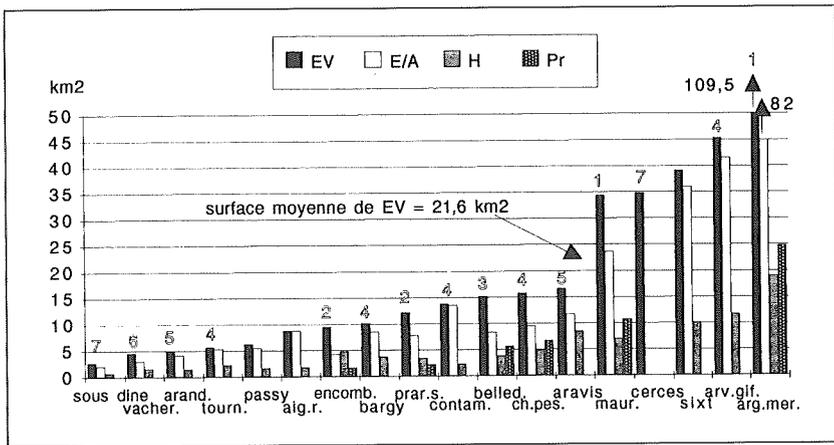


Fig. 3 - Comparaison inter-sites de la surface utilisée par les bouquetins (mesurée en km² planimétriques). EV = espace vital annuel; E/A = été-automne; H = hiver; Pr = printemps. Les n^{os} 1 à 7 figurent l'appartenance à un groupe démographique particulier.

La variation de la surface de l'espace vital en fonction du dénivelé montre, pour l'ensemble des populations, une corrélation positive ($r_s = 0,6$ au seuil $P = 0,005$; $n=18$). Néanmoins, le site Argentera-Mercantour s'oppose aux sites de Champagny-Peisey et des Encombres qui, pour un dénivelé comparable (2100-2200m), occupent une surface au moins dix fois inférieure.

Les populations du groupe (1) présentent, avec la colonie du massif Arve-Giffre (N = 135) et des Cerces (N = 37), les espaces les plus grands (fig. 3 et tabl. IV). La taille de l'espace utilisé par cette dernière population est surprenante au regard de son effectif faible. A l'exception de cette colonie, les populations des Arandellys, Vacheresse et Sous Dine, classées respectivement dans les groupes (5), (6) et (7) occupent les espaces les plus réduits. Elles sont suivies de près par Tournette (gr. 4) avec 5,8km² pour un effectif de 70 individus.

2.1.3. Longueur

Ce paramètre complète la surface totale de l'espace vital avec laquelle il est étroitement corrélé ($r_s = 0,8$; $p < 0,0001$; $n = 18$). Il l'est peu avec l'effectif des populations ($r_s = 0,5$; $p = 0,03$; $n = 18$). La plus petite longueur de l'espace vital est don-

née par Sous Dine (5 km, effectif minimum des pop. = 25) et la plus grande par la Maurienne (29km, effectif maximum = 500, fig. 4). La moyenne est de 12,3km et le coefficient de variation CV = 57,1%; valeur inférieure pour plus de la moitié à celle de la surface totale.

Ce paramètre positionne le site de Belledonne parmi les moins étirés en longueur. C'est une indication de son caractère «compact» qui sera confirmé plus loin.

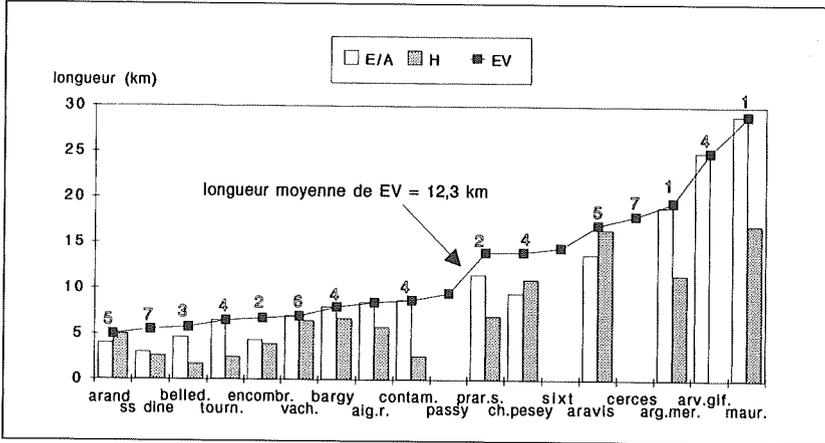


FIG. 4 - Comparaison inter-sites de la longueur maximum des espaces utilisés par les bouquetins. E/A = été-automne; H = hiver; EV = espace vital annuel. Les n°s 1 à 7 figurent l'appartenance à un groupe démographique particulier.

2.1.4. Densité

La densité varie entre 1,1 indiv./km² (Cerces) et 19,6 indiv./km² (Encombres) avec une moyenne de 7 indiv./km² et un coefficient de variation CV = 74,37% (tabl. III).

Ce paramètre est celui qui offre le plus de variation par rapport au classement démographique des populations. Ainsi des populations très vigoureuses comme celle des Encombres (dens. = 19,6) et celle de Belledonne (dens. = 3,15) apparaissent comme très différentes (tabl. IV). Il est certain que le calcul de ce paramètre amplifie les erreurs liées à la méthode compte tenu du niveau d'imprécision des recensements de population, des limites de leur espace vital et du biais lié à la non prise en considération de la pente, variable d'un site à un autre. Ce paramètre illustre cependant le cas particulier de la population des Cerces, dont les individus sont dispersés sur une grande superficie.

La variation de la densité est remarquable entre les populations anciennes les plus fortes : 14,6 indiv./km² pour la Maurienne et 3,62 indiv./km² pour l'Argentera-Mercantour qui occupe un espace supérieur à 100 km².

2.1.5. Indices de compacité

La corrélation entre ces deux indices est hautement significative ($r_s = 0,876$ pour $n = 17$ et $p < 0,0001$). Elle ne l'est pas du tout pour chacun d'entre eux vis-à-vis de la taille des populations. Les valeurs les plus faibles (IC_1 et $IC_2 \leq 0,4$) sont obtenues par Passy, Vacheresse, Aravis, Champagne-Peisey, Prariond-Sassière et la Maurienne, populations représentatives des groupes démographiques (1), (2), (4), (5) et

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

(6) (fig. 5). Le faible indice des deux dernières s'explique par une répartition «discontinue» en relation avec le morcellement des milieux favorables lié en particulier à la présence de glaciers et névés qui jouent le rôle de «coupures». Le cas des Aravis s'explique par une distribution longiligne, étendue sur 17 km le long d'une arête rocheuse, et dont la largeur n'excède pas 2,5 km.

Les valeurs maximales (IC1 et IC2 ≥ 0,6) sont obtenues par Belledonne et Argentera-Mercantour, des groupes démographiques (3) et (1), suivis par les Encombres et Arandellys (0,5 ≤ IC1; IC2 ≤ 0,7), des groupes (2) et (5). Sous Dine (gr. 7), Aiguilles Rouges, Cerces (gr. 7), Contamines (gr. 4), Tournette (gr. 4) et Sixt ont des indices proches de la valeur médiane 0,5. Bargy est plus difficile à classer compte tenu de la valeur contradictoire de IC1 (0,45) et IC2 (0,76) qui synthétisent une distribution continue (IC2 élevé) mais très étirée (IC1 faible).

Ces indices soulignent le caractère très compact de Belledonne (gr. 3) et montrent toute la diversité des cas de figure qui peuvent se rencontrer dans les groupes (1) et (2) où sont respectivement opposés Argentera-Mercantour et Maurienne d'une part et Prariond-Sassière et Encombres d'autre part (fig. 5).

Ces deux indices rassemblent les populations Argentera-Mercantour, Belledonne et Encombres dont les espaces vitaux sont les plus compacts, en opposition avec les populations de Maurienne et Prariond-Sassière, de forme plus «éclatée».

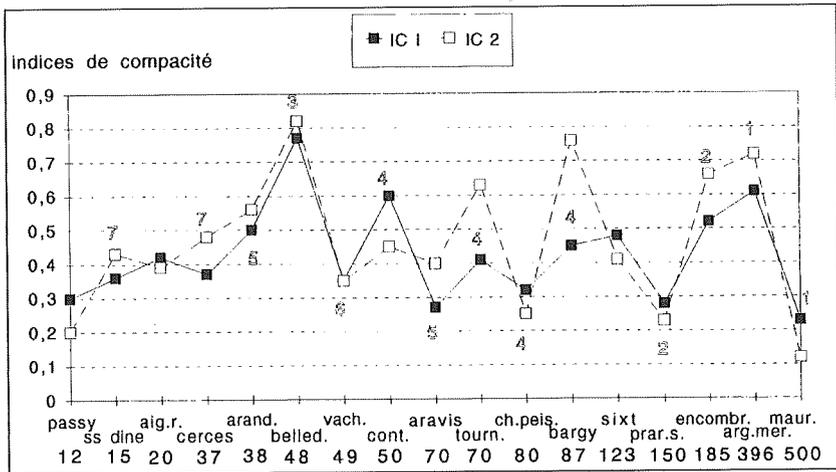


FIG. 5 - Comparaison inter-sites des indices de compacité IC1 et IC2. Les différentes «populations» sont classées par ordre croissant des effectifs dont les valeurs brutes sont notées sous l'axe des abscisses. Les n°s 1 à 7 figurent l'appartenance à un groupe démographique particulier.

2.2. Organisation dans l'espace et recouvrement des quartiers saisonniers

2.2.1. Été-automne et hiver, ensemble des sites

Dans leur ensemble toutes les populations, à l'exception de Prariond-Sassière (site récemment colonisé depuis le Parc du Grand Paradis et fréquenté essentiellement en été) présentent un recouvrement des quartiers non nul ce qui indique une proximité immédiate ou tout au moins une continuité dans l'espace (fig. 6 et tabl. V).

	recouvrement été aut. / hiv.	recouvrement été aut. / pr.	recouvrement hiv. / pr.
H. Maurienne (1)	0,09	0,49	0,16
Arg. Merc. (1)	0,1	0,32	0
Encombres (2)	0,1	0,01	0,42
Prar. Sass. (2)	0	0,14	0,33
Belledonne (3)	0,58	0,75	0,19
Arve Giffre (4)	0,51	-	-
(Aig. Rouges)	1	-	-
Bargy (4)	0,57	-	-
Tournette (4)	0,93	-	-
Ch. Peisey (4)	0,24	0,76	0
Contamines (4)	0,89	-	-
Aravis (5)	0,41	-	-
Arandellys (5)	0,51	-	-
Vacheresse (6)	0,85	-	-
Cerces (7)	-	-	-
Ss Dine (7)	0,07	-	-

TABLEAU V - Détail de la valeur des indices de recouvrement saisonniers pour chaque groupe démographique (n° de 1 à 7 entre parenthèses).

Les superpositions les plus importantes sont observées dans les sites des Aiguilles Rouges, Tournettes, Contamines et Vacheresse ($0,85 < \text{rec.} < 1$, groupes (4) et (6)). A l'opposé, on rencontre Prariond-Sassièrre, Sous Dine, Encombres, Maurienne, Argentera-Mercantour et Champagny-Peisey ($0 < \text{rec.} < 0,24$; groupes (1) et (2) à l'exception de Sous Dine, classé dans le groupe (7). Les sites des Arandellys, Arves-Giffre, Bargy (gr. 4 et 5) et Belledonne (gr. 3) présentent des recouvrements intermédiaires ($0,5 < \text{rec.} < 0,58$).

Le site de Sous Dine (gr. 7) se détache avec des valeurs minimales tant pour le recouvrement (0,07) que pour l'étirement de l'espace vital en longueur ($L = 5,52\text{km}$). La sous population des Aiguilles Rouges, d'effectif comparable (20 indiv.), présente un indice de recouvrement maximum, les bouquetins utilisant également en été les zones d'hivernage.

2.2.2. Hiver et printemps, non compris les sites de Haute-Savoie

L'hiver et le printemps montrent des recouvrements importants dans les sites de Champagny-Peisey et de Belledonne (rec. = 0,75), ainsi que, dans une moindre mesure, le site de Maurienne (rec. = 0,49). Les Encombres et Prariond-Sassièrre offrent par contre très peu de superposition (rec. = 0,01 et 0,14; fig. 6 et tabl. V).

Dans l'ensemble des sites étudiés, il existe une bonne continuité de ces deux quartiers.

Si le recouvrement n'est pas négligeable dans le cas de la Maurienne et de l'Argentera-Mercantour, il faut remarquer l'importance de la distance maximale entre les quartiers d'hiver et de printemps (21 km). Dans ces populations, certains indi-

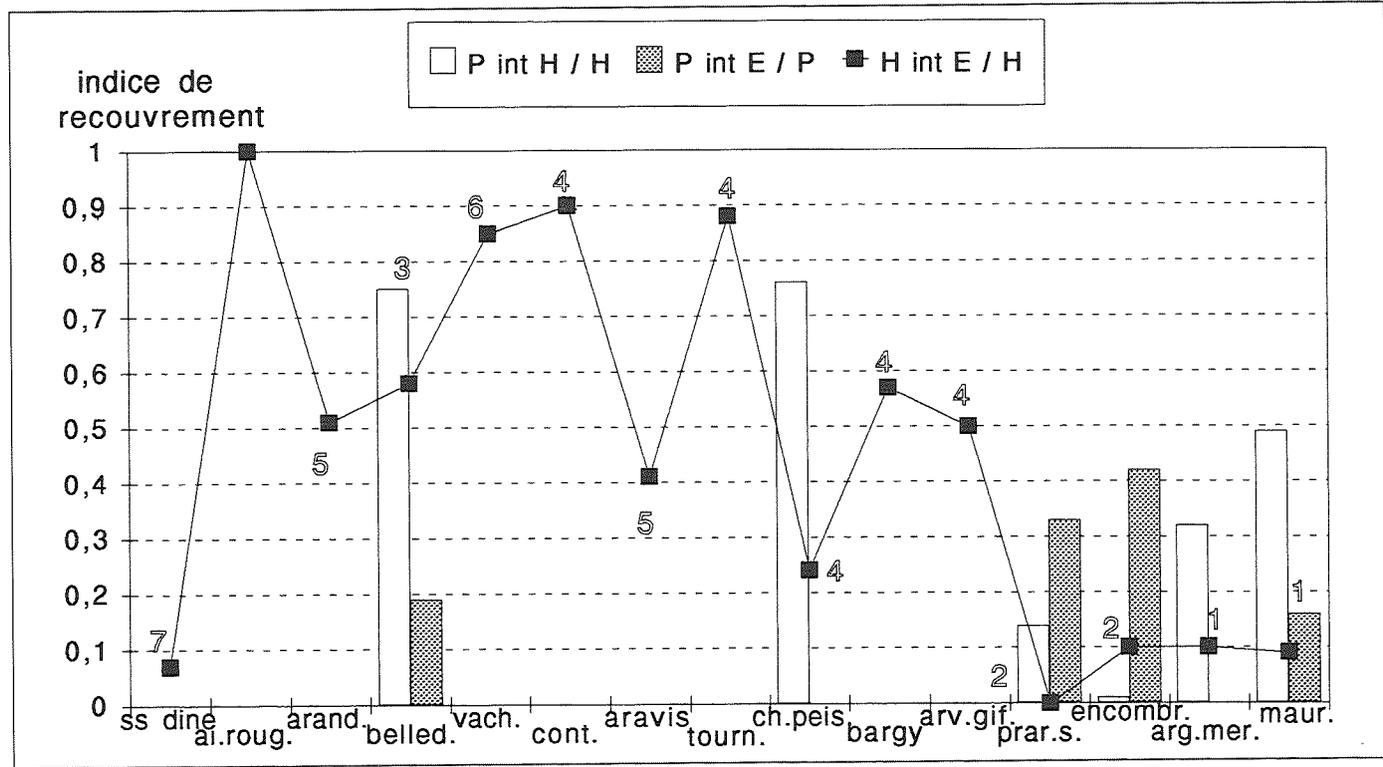


FIG. 6 - Comparaison inter-sites de l'indice de recouvrement calculé entre différents quartiers saisonniers.

P = printemps; H = hiver; E = été-automne.

Les n° 1 à 7 figurent l'appartenance à un groupe démographique particulier.

vidus réalisent de véritables migrations qui ont pu être évaluées à 14 km en Vanoise (WIERSEMA, 1983) et 6,5 km dans l'Argentera-Mercantour (TERRIER et ROSSI, 1989).

En comparaison, les Encombres, qui détiennent le recouvrement le plus faible, présentent une distance maximum réduite entre les quartiers d'hiver et de printemps (4 km), au sein d'un espace vital lui-même relativement réduit (long. de EV = 6,75 km).

2.2.3. *Printemps et été-automne*

Le recouvrement des quartiers du printemps et d'été-automne montre une tendance inverse par rapport aux quartiers d'hiver et de printemps pour pratiquement tous les sites. Ainsi le site des Encombres présente-t-il le maximum de recouvrement (0,42) et Belledonne un des plus faibles (0,19).

Dans leur ensemble, les superpositions sont moins importantes pour ces quartiers que dans le cas de l'hiver et du printemps.

Il faut noter en complément de ces données que s'il existe un réel partage de l'espace entre l'été et le printemps, la continuité de ces quartiers est totale, les animaux quittant toujours très progressivement les zones de pâturage printanier pour rejoindre les zones d'estive. L'étirement linéaire correspondant à ce changement est, la plupart du temps, inférieur à la longueur maximum de EV.

2.3. **Variation de la dimension de l'espace utilisé en fonction des saisons (quartiers saisonniers)**

2.3.1. *Dénivelé*

Aucune variation significative n'a pu être établie entre le printemps et l'hiver ($n = 6$), le printemps et l'été ($n = 6$) ou l'hiver et l'été ($n = 17$) (T au seuil $p = 0,05$).

Pour chaque saison, le dénivelé reste important avec pour moyenne 1160 m au printemps, 1273 m en été-automne et 1319 m en hiver (fig. 2). Les écarts les plus importants entre les saisons sont relevés dans les Encombres (déniv. hiv. = 1700 m; pr. = 400 m et été-aut. = 600 m) et, dans une moindre mesure, les massifs d'Arve-Giffre (déniv. hiv. = 1934; pr. = 1300; été-aut. = 1650) et de Contamines (déniv. hiv. = 1200 m; été-aut. = 2070 m). Pour les autres sites, les écarts saisonniers ne dépassent pas 300 m.

2.3.2. *Surface*

Les variations saisonnières de l'espace réellement occupé (fig. 3) sont significatives entre le printemps et l'été-automne (été-aut. >> pr.; $T = 0$; $P = 0,014$; $n = 6$) et hautement significatives entre l'hiver et l'été-automne (été-aut. >> hiv.; $T = 1$; $P < 0,001$; $n = 17$). Les différences entre l'hiver et le printemps sont les moins significatives (pr. >> hiv.; $T = 4$; $P = 0,086$; $n = 6$).

La moyenne estivale ($n = 17$) est de 16,2 km² (min. 2,02 Sous Dine; max. 81,56 Argentera-Mercantour; CV = 125,5%). La moyenne hivernale ($n = 17$) est d'environ 5,1 km² (min. 0,72 Sous Dine; max. 18,95 Argentera-Mercantour; CV = 95,27%). Elle est, au printemps ($n = 6$: non compris les populations de Haute-Savoie), de 8,6 km² (min. 1,67 km² Encombres; max. 24,8 km² Argentera-Mercantour; CV = 100%).

L'été-automne est le quartier saisonnier le plus vaste sauf dans le cas des Encombres où c'est l'hiver qui domine. Ce dernier quartier est souvent le plus réduit (4 sites sur 6). La population qui présente les plus grands écarts saisonniers est l'Argentera-Mercantour avec une multiplication par 4,3 de la surface utilisée entre l'hiver et l'été (de 18,95 à 81,56 km²).

2.3.3. *Longueur*

Dans la majorité des cas, l'été-automne détermine près de 100% de l'éirement maximum de l'espace vital (fig. 4). Seuls les sites de Champagny-Peisey, Aravis et Arandellys présentent un éirement hivernal supérieur à celui de l'été-automne, du fait du morcellement en plusieurs zones de l'espace utilisé en hiver.

La différence la plus significative est obtenue entre l'hiver et l'été-automne (été-aut. >> hiv. ; $T = 17,5$; $P = 0,014$; $n = 14$). L'augmentation de la longueur du quartier est moins significative entre le printemps et l'été-automne ($T = 3$; $p = 0,058$; $n = 6$). Elle ne l'est pas du tout entre l'hiver et le printemps ($T = 6$; $p = 0,173$; $n = 6$).

2.3.4. *Densité*

Les différences sont significatives en comparant l'hiver et l'été (hiv. >> été-aut. ; $T = 13$; $P = 0,002$; $n = 16$) d'une part et le printemps et l'été d'autre part (pr. >> été-aut. ; $T = 0$; $p = 0,0014$; $n = 6$). Entre l'hiver et le printemps la différence n'est pas significative ($p = 0,377$).

III. - DISCUSSION ET CONCLUSION

La figure 7 résume l'essentiel des enseignements obtenus à partir d'une représentation multidimensionnelle des principaux paramètres étudiés pour quelques populations caractéristiques.

L'homogénéité relative du dénivelé est ici renforcée par comparaison avec la grande variation des paramètres «longueur» et «surface». Par rapport à la topographie des paysages, on constate que l'espace vital des populations commence du sommet du site occupé (ou du pied des glaciers) et s'étend vers la vallée, serait-on tenté de dire, aussi bas que les conditions écologiques et humaines le permettent, parfois jusqu'à des altitudes relativement basses comme dans le cas des Encombres déjà cité par CHOISY (1983) pour cette particularité.

En ce qui concerne l'organisation dans l'espace, les deux populations «stabilisées» et à fort effectif de la Maurienne et de l'Argentera-Mercantour offrent des cas de figure complexes, avec une différenciation nette des quartiers saisonniers, l'existence de phénomènes migratoires vrais, le tout s'exerçant dans un espace aux vastes dimensions, tant sur le plan horizontal que vertical.

Les populations de Belledonne et des Encombres, en pleine expansion, présentent des similitudes telles que le caractère compact, l'excellente continuité des différents quartiers saisonniers et également une très large amplitude altitudinale annuelle.

Les populations des Cerces et de Sous Dine présentent des caractères très particuliers par rapport aux autres sites. La difficulté de classer ces deux populations peut s'expliquer au moins en partie par l'existence de facteurs anthropiques défavorables qui semblent jouer un rôle important au niveau de l'organisation spatiale des bouquetins :

- Les Cerces offrent une très grande dispersion des individus dans l'espace. Les autres paramètres ne révèlent pas d'autre «anomalie» remarquable. L'hypothèse la plus vraisemblable, au regard des conditions environnementales générales (in CHOISY, 1986b), paraît être l'existence de facteurs anthropiques défavorables (en particulier le braconnage, qui semble être confirmé par des observateurs locaux).

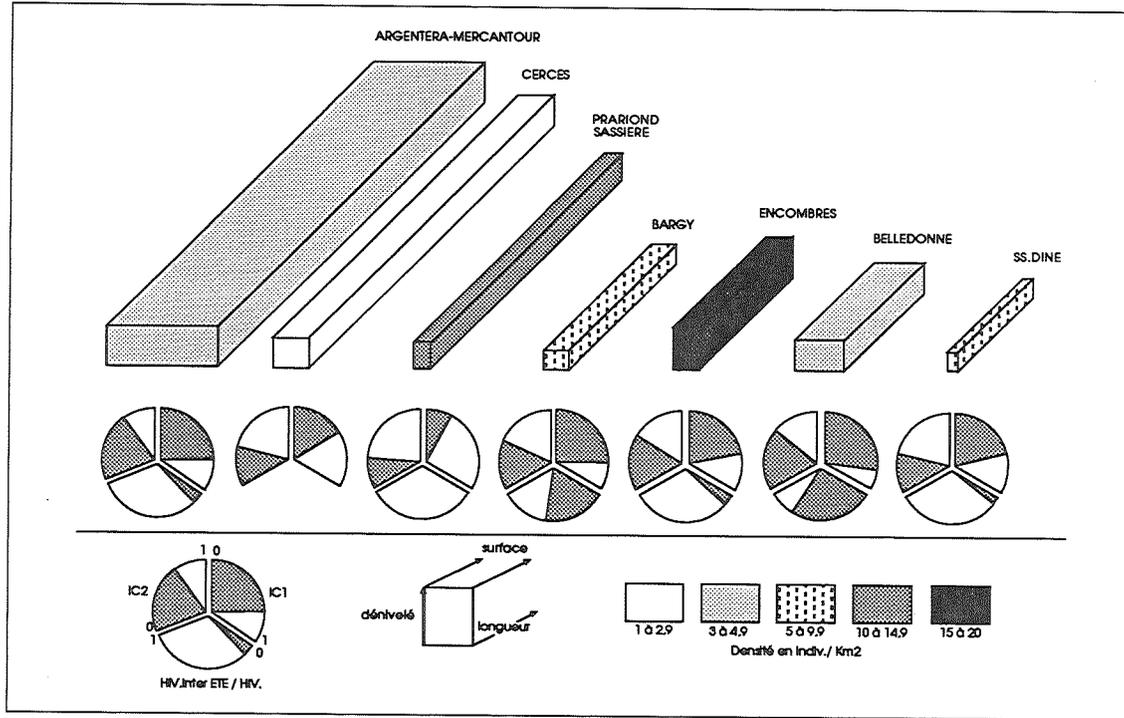


FIG. 7 - Représentation schématique des paramètres «longueur», «surface planimétrique», «dénivelé», des indices de compacité IC 1 et IC 2 et de l'indice de recouvrement Hiver inter Été/Hiver pour quelques populations remarquables: Argentera-Mercantour (groupe démographique n° 1, 400 individus, population «stabilisée»), Cerces (gr. 7, 37 individus, croissance très faible, territoire non protégé), Prariond-Sassière (gr. 2, 150 individus, estive uniquement), Bargy (gr. 4, 87 individus, croissance «moyenne»), Encombres (gr. 2, 185 individus, croissance «forte»), Belledonne (gr. 3, 48 individus, croissance «très forte») et Sous Dine (gr. 7, 15 individus, croissance «faible»). Les valeurs utilisées se réfèrent à l'espace vital. Une largeur théorique est calculée à partir des valeurs de «longueur», «dénivelé» et «surface» pour obtenir une représentation de l'espace vital EV en trois dimensions.

– La population de Sous Dine est caractérisée à la fois par un effectif et une croissance faibles, et des dimensions réduites de l'espace utilisé, tant horizontalement que verticalement (minima nationaux). D'après VILLARET et ESTEVE (1986), le secteur occupé présente «un relief peu diversifié avec des expositions peu variées, un pastoralisme très important, une pression humaine diffuse dont du braconnage et une importante densité d'ongulés sauvages (...) soit une conjugaison de facteurs défavorables».

D'après les résultats relatifs de l'indice mesurant l'interaction des quartiers saisonniers d'été-automne et d'hiver, les populations dont la taille est moyenne (minimum 80 individus pour Champagny-Peisey) et qui sont en phase de croissance ou dont la taille est forte et qui sont en phase d'épanouissement, présentent une nette différenciation spatiale des quartiers saisonniers, contrairement aux populations de taille plus faible et aux populations de taille moyenne mais à faible vigueur démographique, qui ont tendance à occuper les mêmes espaces d'une saison à une autre. Par rapport à ce modèle, le cas de Sous Dine (gr. 7: effectif et croissance très faibles), paraît atypique. Si l'on fait abstraction de cette dernière population, on obtient une corrélation significative contraire entre la taille des populations et la valeur de cet indice ($r_s = -0,697$; $p = 0,006$; $n = 14$) traduisant l'augmentation de la différenciation des quartiers saisonniers d'hiver et d'été avec la taille des populations.

Cette vision d'ensemble des populations françaises de Bouquetins des Alpes nous permet de conclure sur quelques aspects spatio-temporels qui nous paraissent essentiels pour apprécier les potentialités d'un territoire, et définir les besoins minimum en espace d'une population viable en complément de la nécessaire approche qualitative des composantes biotiques et abiotiques des facteurs de l'environnement (topographie, végétation...).

En premier lieu, le facteur le plus déterminant semble être le développement altitudinal de l'espace vital, ce dernier étant d'autant plus favorable qu'il permet au bouquetin d'exploiter plusieurs étapes de végétation (au sens bioclimatique tel que le définit SAUVAGE (*in* MOLINIER et VIGNE, 1971), cette exploitation se faisant de façon graduelle au fil des saisons. Les bouquetins peuvent ainsi, en minimisant leurs déplacements, exploiter les pâturages en suivant leur développement phénologique obtenant ainsi un bilan énergétique optimum. Ce schéma d'exploitation «rationnel» des ressources alimentaires, qui se traduit par une certaine plasticité saisonnière des modalités d'occupation de l'espace, est un phénomène commun chez les ongulés de montagne (*in* SHACKLETON et BUNNELL, 1989). Un dénivelé au moins égal à 1500 m (valeur proche de la moyenne nationale établie avec toutes les populations), dont la base serait située dans les étages collinéens ou montagnards et le sommet dans les étages subalpins ou alpins nous paraît le mieux à même de garantir une diversité élevée des milieux génératrice d'un développement vigoureux.

Les autres valeurs moyennes calculées à partir des populations étudiées permettent de définir une enveloppe théorique «minimum» qui correspondrait à une population d'environ 100 individus (moy. = 114), ce qui représente pour l'espace vital une superficie planimétrée d'environ 22 km², avec des espaces saisonniers variant entre environ 16 km² pour l'été-automne, 5 km² pour l'hiver et 8 à 9 km² pour le printemps. Cet espace correspond à une surface réellement occupée (c'est-à-dire sans «vide»). Il est bien évident que l'«étalement» réel d'une population est beaucoup

plus vaste compte tenu de la répartition en général hétérogène des ressources disponibles. Une enveloppe globale peut être définie et estimée par la surface du polygone convexe dont la valeur moyenne est de 57 km² planimétriques. La longueur moyenne de l'espace vital, soit environ 12 km linéaires, permet de compléter cette estimation. Ces deux dernières valeurs permettent de fixer un seuil maximum à la distance qui sépare les différents quartiers saisonniers, la meilleure des situations étant celle où les quartiers sont en continuité immédiate (voir aussi WIERSEMA, 1989).

Il va de soi que ces «limites», qui peuvent paraître arbitraires, doivent être considérées comme des «repères» qui varient en fonction des caractéristiques écologiques des sites occupés, comme en témoignent les variations des valeurs de chaque paramètre étudié à effectifs de population comparables. Par rapport à ces valeurs théoriques, les caractéristiques spatio-temporelles des populations les plus remarquables permettent de fournir quelques exemples concrets de situations très positives ou au contraire négatives pour l'espèce.

TOSI *et al.* (1986) proposent, pour une population viable théorique de cent bouquetins et suivant la typologie écologique de leur «Modello di valutazione ambientale per lo stambecco», réalisé d'après une étude portant sur plusieurs populations des Alpes du nord, les valeurs optimales suivantes : environ 100 km² pour l'enveloppe globale de l'espace vital, 6 km² pour la zone d'hivernage (ou seulement 2 km² si les conditions sont optimales) et une distance maximale entre les quartiers d'hivernage et d'estive comprise entre 8 et 10 km.

N'oublions pas, dans l'interprétation des résultats obtenus, que l'analyse écologique des différents sites français occupés par le bouquetin en 1986 est forcément limitée par la distribution de l'espèce, totalement liée à l'influence de l'Homme, les résultats obtenus ne pouvant refléter qu'une image incomplète de la plasticité écologique réelle de l'espèce, cette dernière étant souvent confinée à des zones «refuges» pour la plupart situées à haute altitude (CHOISY, 1983 ; GAUTHIER *et al.*, 1990 ; CHOISY, 1990).

Ces résultats seront complétés par une approche individuelle de l'occupation de l'espace (individus marqués), réalisée dans plusieurs sites qui ont fait l'objet d'études approfondies. Dans le cadre de ces études, les données obtenues sur chaque population fourniront des éléments complémentaires de comparaison entre les stratégies individuelles et collectives développées par le Bouquetin des Alpes. Ces études fines permettront également d'analyser les stratégies d'occupation de l'espace adoptées par les animaux en fonction de la qualité des différents habitats.

En tenant compte des réserves énoncées plus haut, les valeurs présentées (moyennes théoriques et cas particuliers concrets) peuvent être utilement consultées pour définir la configuration et la taille minimum des espaces à protéger (réserves, parcs...) et pour sélectionner des territoires favorables dans le cadre des opérations de réintroduction. Bien souvent les biologistes et les gestionnaires ne disposent pas de connaissances locales préalables suffisantes pour définir les limites des espaces protégés (FLORENT, 1990). Cela est souvent le cas au sujet des besoins minimum en espace des différentes espèces concernées par les mesures de gestion. Cet aspect spatial est tout à fait complémentaire des paramètres qualitatifs qui sont généralement mieux connus de par leur nature descriptive. Cette lacu-

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

ne peut avoir des conséquences imprévues dans le cas des espèces de la grande faune qui évoluent naturellement sur de grandes superficies. Les problématiques de la gestion du cerf (*Cervus Elaphus*) dans les parcs nationaux de Bayerischer Wald (WOTSCHICOWSKY, 1977) et de Berchtesgaden (D'OLLEIRE-OLTMANS, comm. orale), de la réintroduction du lynx dans les espaces protégés européens (WOTSCHICOWSKY, 1989) et peut-être plus encore celle de la conservation de l'Ours brun des Pyrénées (OFFICE NATIONAL DE LA CHASSE, 1989) en constituent des exemples frappants. Si aujourd'hui les carnivores sont les premiers touchés par le morcellement de leurs habitats favorables, en liaison directe avec leurs besoins considérables en espace, supérieurs à ceux des ongulés (in ESCUDIER, 1987), il est certain qu'à l'avenir le facteur de «compétition pour l'espace» va jouer un rôle de plus en plus important en matière de conservation des espèces montagnardes face à la multiplication des «coupures» ou «barrières écologiques» qui morcellent les habitats de la grande faune (infrastructures pour les loisirs, voies de communication...) ayant pour effet de rompre les possibilités d'échange entre les populations, ou réduisant celles-ci jusqu'à des seuils incompatibles avec une probabilité de survie à long terme (tendance à l'extinction). CAUGHLEY (1980) estime que près de 95% des problèmes de conservation des vertébrés terrestres sont liés à la dégradation de leurs conditions d'habitat.

Grâce aux opérations de réintroductions entreprises en Europe et en particulier en France ces dernières années (ESTEVE et VILLARET, 1989; GAUTHIER et *al.*, 1990; CHATAIN et *al.*, 1990), le bouquetin devrait recouvrer des habitats plus diversifiés en particulier dans les biotopes à dominante rocheuse descendant à basse altitude. Cette perspective optimiste devrait à terme déboucher sur une connaissance accrue des exigences et de la plasticité écologiques du Bouquetin des Alpes et enrichir de ce fait l'argumentation technique des mesures de conservation pour assurer l'avenir de l'espèce.

REMERCIEMENTS. - L'essentiel des informations relatives à la distribution des bouquetins dans l'espace ont été récoltées auprès des agents techniques des différents organismes concernés (Parcs nationaux de la Vanoise et du Mercantour, Office national de la chasse, Réserves naturelles de Haute-Savoie et Office national des forêts). Nous tenons à remercier Monsieur G. Gonzalez de l'Institut de recherche sur les grands mammifères (I.N.R.A. - Toulouse) pour ses critiques et la relecture du manuscrit ainsi que Monsieur Y. Sandra du Centre de calcul inter-universitaire de Nice-Toulon. Ce travail a été réalisé dans le cadre du programme «Stratégie de colonisation et de régulation du bouquetin en France» financé par le ministère de l'Environnement (S.R.E.T.I.E.) et coordonné par le Parc national de la Vanoise.

BIBLIOGRAPHIE

- CAUGHLEY (G.), 1980. - Analysis of vertebrates populations. J. Wiley Ed., pp. 233.
- CHATAIN (G.), CLAUDIN (J.), GONZALEZ (G.), MICHALLET (J.), TERRIER (G.) et TRON (L.), 1990. - Le programme de suivi des bouquetins réintroduits dans les Parcs des Ecrins, du Mercantour et du Vercors. Objectifs poursuivis et moyens mis en œuvre. - 4 p. - (*Coll. sci. P.N.G.P.*; 176).
- CHOISY (J.P.), 1983. - Une population spontanée de Bouquetin des Alpes (*Capra ibex* L.) hibernant à basse altitude. Remarques sur les rapports des bouquetins et de l'altitude. Perspectives de réintroduction. *Actes du VII^e colloque national de Mammalogie*; Grenoble, 15-16 octobre. - p. 123-128.
- CHOISY (J.P.), 1986a. - La population de Bouquetins des Alpes (*Capra ibex* L.) du massif du Grand Perron des Encombres (Savoie). Doc. dactylogr. 32 p. + cartes et annexes.
- CHOISY (J.P.), 1986b. - La population de Bouquetins des Alpes (*Capra ibex* L.) du massif des Cerces (Hautes-Alpes). Doc. dactylogr. 11 p. + cartes et annexes.
- CHOISY (J.P.), 1990. - Le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex* L.) et les facteurs écologiques. Comparaison avec d'autres espèces. *Bull. mens. de l'Office national de la chasse*, n^o 144 et 145.
- ESCUDIER (T.), 1987. - Approche de l'occupation de l'espace chez l'isard dans la Réserve nationale de chasse d'Orlu (Ariège) au cours du printemps 1987. DEA: sciences: INRA-IRGM: Univ. Paul Sabatier: Toulouse. - 85 p.
- ESTEVE (R.) et VILLARET (J.C.), 1989. - Le bouquetin (*Capra ibex* L.) en Haute-Savoie. Un premier bilan après dix ans de réintroduction et de protection. *Bièvre*, 10: 23-38.
- FLORENT (J.), 1990. - Genèse et enfance du Parc national du Mercantour. *Le Courrier de la Nature*, 126: 18-29.
- GAUTHIER (D.), BOUVIER (M.), CHOISY (J.P.), ESTEVE (R.), MARTINOT (J.P.), MICHALLET (J.), TERRIER (G.) et VILLARET (J.C.), 1990. - Bilan sur le statut du bouquetin dans les Alpes françaises en 1986. *Atti del convegno internazionale «Lo Stambecco delle Alpi: realtà attuale e prospettive»*, Valdieri, I., 17-19 settembre 1987, p. 25-37.
- GILPIN (M.E.) et SOULE (M.E.), 1987. - Minimum viable Populations: processes of species extinction. In: *Restoration Ecology*, Jordan W.R., Gilpina M.E. and Aber J.D. eds.
- GRAND (B.) et MICHALLET (J.), 1986. - Programme national sur l'écoéthologie du Bouquetin des Alpes, 1^{ère} partie: statut du bouquetin en France, massif de Belledonne-Sept Laux. Office national de la chasse, doc. dactylogr. 30 p. + cartes et fig.
- MAC. DONALD (D.W.), BALL (F.G.) et HOUGH (N.G.), 1979. - The evaluation of home range size and configuration using radio-tracking data. In: *A Handbook on Biotelemetry and Radio-tracking*, Oxford, Pergamon Press, 804 p.
- MENEGUZ (P.G.), ROSSI (L.), DE MENEGHI (D.), LANFRANCHI (P.), PERACINO (V.) et BALBO (T.), 1986. - A solar radiation model for *Ibex* relocation programs. *Proc. 5th Biennial Symposium of the Northern Wild Sheep and Goat Council*, Missolula (M.T.), p. 423-435.
- MOHR (C.O.), 1947. - Table of equivalent populations of North american small mammals. *Amer. Mid. Nat.*, 37: 223-249.
- MOLINIER (R.) et VIGNE (P.), 1971. - Cartographie des milieux et de leurs composantes. In: *Ecologie et biocénétique*, éd. Delachaux et Niestlé, p. 99-113.
- NIEVERGELT (B.), 1982. - *Capra ibex* Linnaeus, 1758. Steinbock. In: *Handbuch der Säugetiere Europas*, AULA-Verlag Wiesbaden ed., p. 384-404.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

- OFFICE NATIONAL DE LA CHASSE, 1990. - Spécial Ours brun des Pyrénées. *Bull. mens. de l'Office nation. de la chasse*, n° 142, 64 p.
- PFEFFER (P.), 1967. - Le Mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782). Position systématique, écologie et éthologie comparées. *Mammalia*, 31, supplément, 262 p.
- RICHARD (P.B.), 1970. - Le comportement territorial chez les vertébrés. In: *Territoire et domaine vital, Entretiens de Chizé*, S.F.E.C.A., G. Richard Ed., p. 1-19.
- SAINT GIRONS (H.) et SAINT GIRONS (M.C.), 1959. - Espace vital, domaine et territoire chez les vertébrés terrestres (reptiles et mammifères). *Mammalia*, 23 (4) : 448-476.
- SCHALLER (G.), 1977. - Mountain monarchs. The University of Chicago press, Chicago and London, pp. 425.
- SCHERRER (B.), 1984. - Biostatistique. Gaëtan Morin Ed., pp. 854.
- SHACKLETON (D.M.) et BUNNELL (F.L.), 1989. - Natural factors affecting productivity of mountain ungulates : a risky existence? Actes du colloque *Reintroduzione dei predatori nelle aree protette*. Torino, Italie, 24-25 juin 1987, p. 46-57.
- TERRIER (G.), 1986. - Histoire naturelle, éléments de démographie et biotope de la population de Bouquetins des Alpes du Parc national du Mercantour. Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes, doc. Parc national du Mercantour, 30 p.
- TERRIER (G.) et ROSSI (P.), 1989. - The *Ibex* in Argentera and Mercantour nature parks : occupation of space, natural colonizing and reintroduction. Comm. orale présentée à la *World conference on mountain ungulates*, Université de Camerino, Italie, septembre 1989.
- TOSI (G.), SCHERINI (G.), APOLLONIO (M.), FERRARIO (G.), PACCHETTI (G.), TOSO (S.) et GUIDALDI (F.), 1986. - Modello di valutazione ambientale per lo Stambecco (*Capra ibex ibex* Linnaeus, 1758). Istituto nazionale di biologia della selvaggina. *Ricerche di Biologia della Selvaggina*, n° 77, 76 p.
- VILLARET (J.C.) et ESTEVE (R.), 1986. - Bilan de la réintroduction du bouquetin en Haute-Savoie. A.P.E.G.E.; D.D.A.F.- 74, doc. dactylogr., 63 p. + tabl.
- VILLARET (J.C.), 1987. - Approche bioclimatologique et géomorphologique des sites à Bouquetins des Alpes françaises. - Parc national de la Vanoise; C.O.R.A., doc. dactylogr., 17 p + cartes.
- WIERSEMA (G.), 1983. - L'habitat saisonnier du bouquetin (*Capra ibex* L.) dans le Parc national de la Vanoise. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, XIII : 211-222.
- WIERSEMA (G.), 1989. - Statut du bouquetin dans les Alpes : contribution à la réintroduction et à la gestion de cette espèce. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, XVII : 235-252.
- WIERSEMA (G.) et ZONNEVELD (I.S.), 1990. - Land survey for land evaluation using remote sensing for the introduction and management of Ibex (*Capra ibex* L.). *Atti del Convegno Internazionale «Lo Stambecco delle Alpi: realtà attuale e prospettive»*; Valdieri, Italie; 17-19 settembre 1987; p. 99-113.
- WOTSCHIKOWSKY (U.), 1977. - Gestion du Cerf commun dans le Parc national de Bayerischer Wald. *Parcs*, vol. 2, n°1 : 5-7.
- WOTSCHIKOWSKY (U.), 1987. - Techniques and problems of reintroducing predators, with emphasis on the Lynx. *Atti del convegno «Reintroduzione dei predatori nelle aree protette»*; 24-25 juin 1987; Torino, Italie; p. 64-66.

(Reçu pour publication, juin 1991)

LE BOUQUETIN (*Capra ibex ibex*) DANS LES ALPES MARITIMES FRANCO-ITALIENNES: OCCUPATION DE L'ESPACE, COLONISATION ET RÉGULATION NATURELLES⁽¹⁾

par Gilles TERRIER⁽²⁾, et Patricia ROSSI⁽³⁾

Introduction	272
I. — Matériel et méthodes de collecte des données	272
II. — Résultats	274
III. — Discussion-Conclusion	283
Bibliographie	286

Résumé. — Créée en 1920-1930 à partir de moins de dix individus provenant du parc national du Grand-Paradis, la colonie des bouquetins de l'Argentiera-Mercantour (Alpes maritimes) s'est accrue jusque vers 1960. Puis le nombre d'individus a fluctué autour de 400 têtes. Le recensement de juin 1989 fait état de 431 bouquetins. Le taux d'accroissement annuel de la population a été estimé, pour les années 1986 à 1989, à moins de 3%. La natalité est globalement faible, soit 0,43 cabri par femelle âgée de deux ans au moins dans le Mercantour. L'espace vital de la population a été estimé à environ 6 000 ha en 1960 contre 12 854 ha en 1989. Cet accroissement correspond en particulier à la colonisation d'une partie du parc national du Mercantour totalisant environ 3 750 ha, utilisée actuellement exclusivement de mai à novembre.

Le statut d'espace protégé des territoires utilisés par les bouquetins et l'absence de grand prédateur terrestre dans les Alpes maritimes laissent à penser que la population de l'Argentiera-Mercantour est soumise à des facteurs de régulation naturelle tels que les conditions environnementales hivernales et la compétition intra et inter-spécifique (près de 5 500 chamois fréquentent l'ensemble de la zone considérée) qui s'ajoutent au flux sortant régulier d'un certain nombre d'individus. Ce phénomène de dispersion, constaté dès 1959, n'a abouti que très localement à la fixation d'une nouvelle colonie (réserve de chasse de la Ciastella, valle Stura). Face à l'inertie de cette situation, les Parcs de l'Argentiera et du Mercantour ont entrepris plusieurs translocations de bouquetins prélevés dans la population principale, à partir de 1986 (Italie) et 1987 (France).

(1) Extrait d'une communication orale présentée en septembre 1989 à la «World Conference on Mountain Ungulates», organisée par l'Université de Camerino (Italie), sous le titre: «The Ibex in Argentiera and Mercantour parks: occupation of space natural, colonizing and reintroduction».

(2)

(3) Parco naturale regionale dell'Argentiera, Corso Dante Livio Bianco 7, I-12010 Valdieri (CN), Italie.

Summary. — The Argentera-Mercantour population created with ibex from the Gran Paradiso national park increased from around 10 animals in 1930 up to 400 heads in 1960. During the most recent census (June 1989) 431 ibex were counted. The annual rate of increase was less than 3% in the last three years. The natality was low estimated at 0,56 to 0,60 young per female at least three years old and at 0,43 young per female at least two years old in the Mercantour range.

The range used by the population was estimated at 6 000 ha in 1960 and 12 854 ha in 1986. This increment is attributed to the natural colonization of the Mercantour towards south, actually used only from May to November (every year). Dispersal, concerning both sexes was observed since 1959 (at least) to nowadays as far as 50 km from the Argentera-Mercantour. However, only one case of settlement of ibex is known, in a private hunting reserve. The protected status of the range used by the main population and the absence of large predators in the maritime Alps suggest that the ibex is regulated by natural environmental factors such as winter conditions, competition with the 5 000 chamois cohabiting in the studied zone and dispersal towards the surrounding understocked mountain lands. Because of the natural slowness of colonizations, translocations of ibexes have been carried on since 1986 in Italy and 1987 in France.

INTRODUCTION

Les parcs naturels de l'Argentera et du Mercantour ont engagé depuis 1985 un programme d'étude commun sur la démographie et l'occupation de l'espace des Bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex*), occupant le massif de l'Argentera-Mercantour (Alpes maritimes franco-italiennes).

Ces travaux sont réalisés dans le cadre de recherches menées avec l'Université de Turin (cf. TERRIER *et al.*, 1987) et les partenaires du programme de recherche «Stratégies de régulation et de colonisation des populations de bouquetins en France» (cf. GAUTHIER *et al.*, 1987).

Nous présentons ici quelques aspects de l'évolution démographique et spatiale du peuplement des Bouquetins des Alpes maritimes, en analysant d'une part les caractéristiques de la population installée de l'Argentera-Mercantour et d'autre part le phénomène de dispersion observé à sa périphérie. Cet article constitue un premier essai de synthèse des données récoltées de part et d'autre de la frontière franco-italienne.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES DE COLLECTE DES DONNÉES

La majeure partie de notre zone d'étude est occupée par le massif de l'Argentera-Mercantour qui relie la France à l'Italie sur près de 100 km entre les cols de Larche au nord et Tende au sud, dans les Alpes méridionales. Elle se poursuit au nord-ouest jusqu'aux vallées de l'Ubaye et du Verdon (fig. 1)

LES BOUQUETINS DE L'ARGENTERA-MERCANTOUR

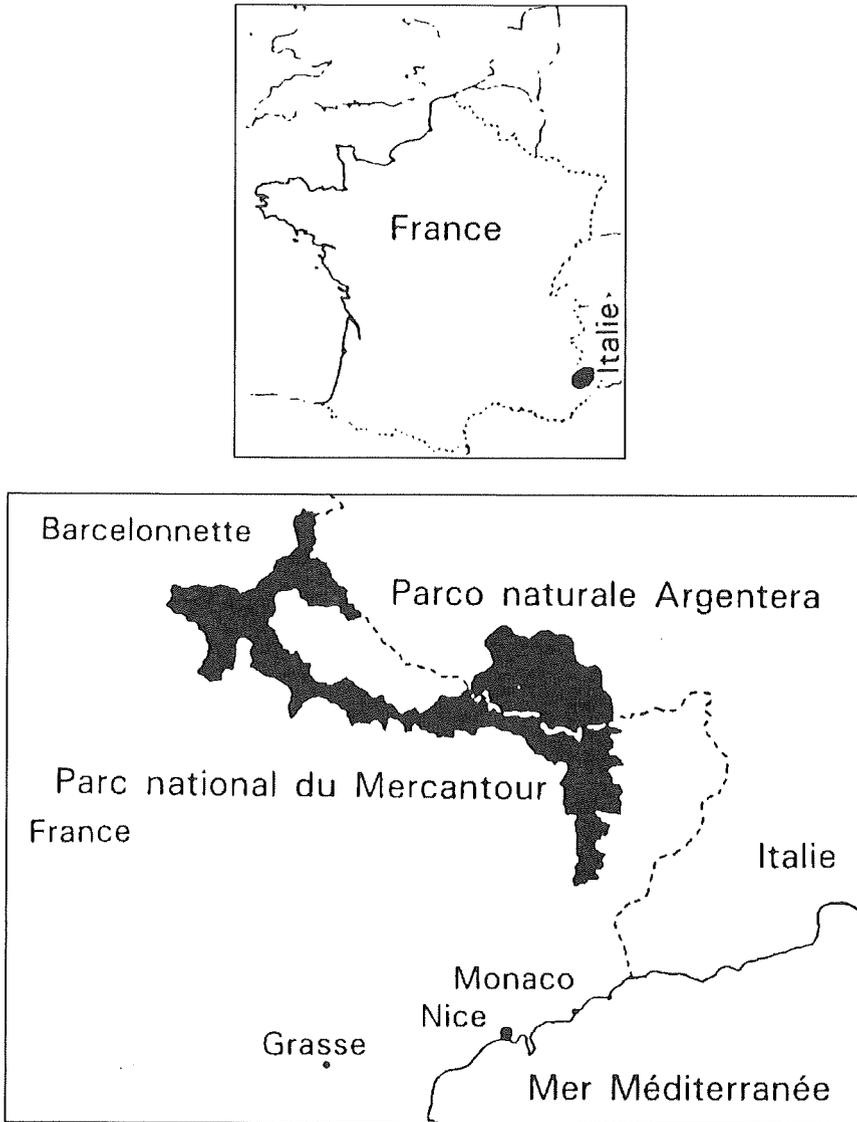


FIG. 1 - Situation géographique de la zone concernée.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

La population de Bouquetin des Alpes dans l'Argentera-Mercantour s'est développée suite à la réintroduction de vingt-cinq individus dans l'ancienne réserve de Valdieri-Entracque (Italie), entre 1920 et 1932, du Parc national du Grand Paradis. Cette réserve est devenue Parc naturel régional de l'Argentera en 1980. Les Parcs du Mercantour et de l'Argentera, classés en zone protégée, occupent en totalité 90 000 ha sur l'ensemble de la zone étudiée.

L'évolution de la population est décrite jusqu'en 1980 d'après les observations disponibles dans la bibliographie (COUTURIER, 1962 ; PFEFFER et SETTIMO, 1973), les archives relatives aux recensements, grâce aux observations réalisées par les gardes des réserves de chasse de Valdieri-Entracque (Italie) et du Mercantour (France) et aux témoignages d'observateurs sur le terrain. A partir de 1980, la situation est décrite d'après les résultats des recensements et les observations des gardes des parcs du Mercantour et de l'Argentera (créés respectivement en 1979 et 1980).

Les déplacements individuels saisonniers ont été suivis par trois méthodes complémentaires de marquage: marques auriculaires colorées, colliers émetteurs VHF et balise ARGOS UHF décrites dans des travaux antérieurs (TERRIER *et al.*, 1987; TERRIER et POLAERT, 1987; TERRIER 1988). Les résultats exposés ici résultent de trois années de suivi à partir de 1986. Le taux d'animaux marqués, observables pour chaque année, était respectivement de 6,8; 11,7 et 11,2% par rapport à l'effectif global de la population.

Les phénomènes de dispersion ont pu être cartographiés grâce aux observations rapportées par AUDINO et BRACCO (1987), CARATTI (comm. orale), COUTURIER (1962), FERRERI (1978 *in litt.*), ORMÉA (comm. orale), TOSI *et al.* (1986, 1987) et VIGNA (comm. orale).

II. - RÉSULTATS

1.- ÉVOLUTION DÉMOGRAPHIQUE ET SPATIALE DE LA POPULATION DE L'ARGENTERA-MERCANTOUR

1.1- Première phase: 1920-1947

Elle est décrite en détail par COUTURIER (1962) et FLORIANI (1975). Entre 1920 et 1932, dix femelles et quinze mâles furent libérés successivement. Suite à un taux de mortalité élevé, il est probable que la population actuelle ait pour origine trois femelles et trois mâles seulement.

En 1938, la population était estimée à 57 individus localisés à proximité immédiate du lieu de lâcher (vallon de la Valetta, Gesso della Barra, fig. 2). L'occupation militaire de 1940 a interrompu le contrôle de la population et, à la fin de la guerre, on estimait le nombre de bouquetins à «quelques petites dizaines» (FLORIANI, 1975).

1.2- Deuxième phase: 1947-1963

Après la guerre, deux réserves de chasse furent créées: la réserve de Valdieri-Entracque et la réserve du Mercantour. On ne dispose, pour cette période, que de l'estimation de COUTURIER (1962) qui évalue la population à 250 individus environ.

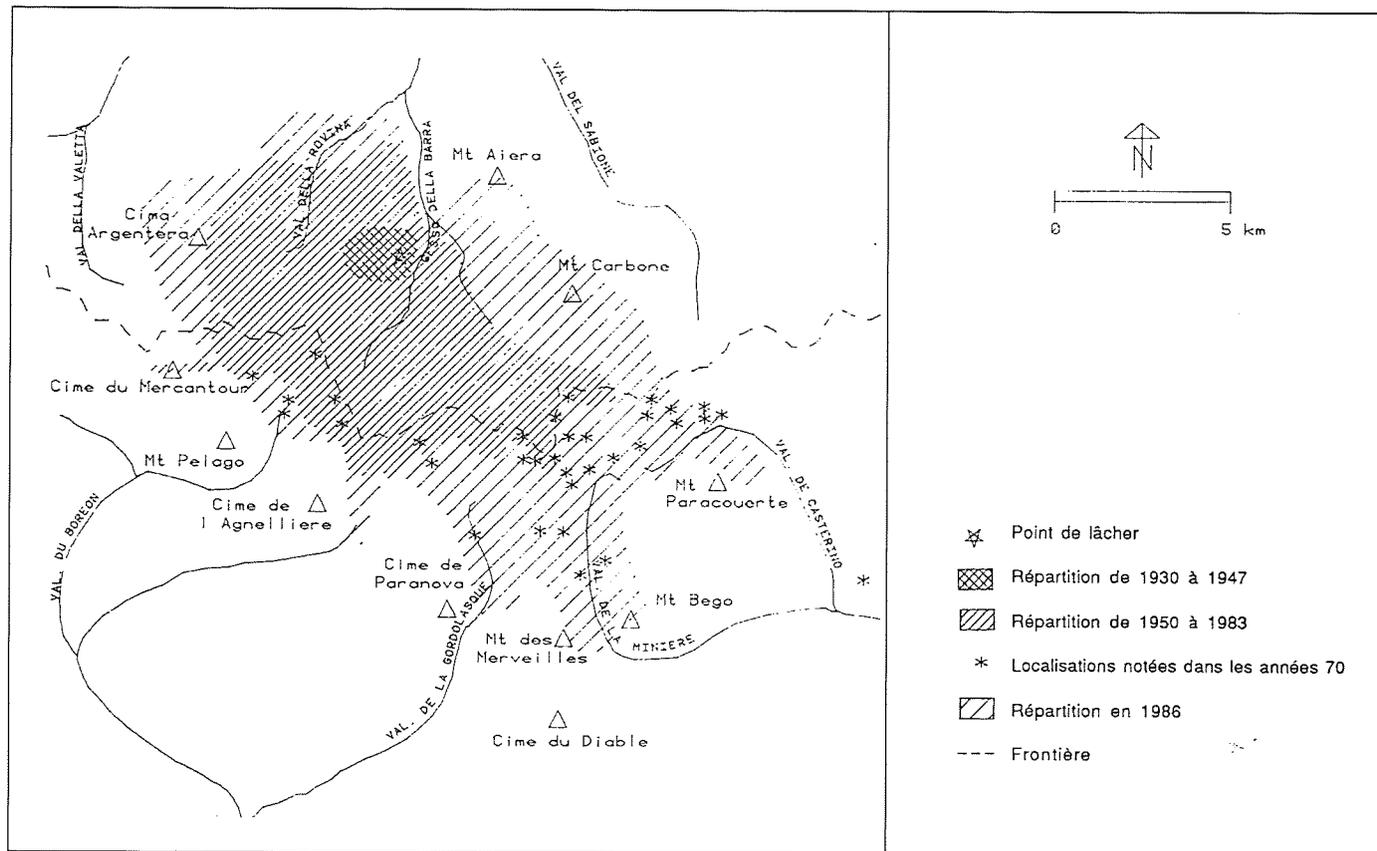


FIG. 2 - Evolution de l'espace utilisé par la population depuis sa création.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Nous avons estimé à environ 6000 ha la couverture planimétrée de la distribution des animaux fournie par cet auteur. L'espace utilisé englobe la chaîne principale du massif sur une distance d'environ treize kilomètres et ses ramifications perpendiculaires, dont le site occupé pendant la première phase.

C'est au cours de cette période, vers 1957 et 1958 d'après COUTURIER (1962) et SETTIMO (comm. orale), que les premières observations sont rapportées côté français, le long de la chaîne principale qui délimite la frontière. Nous avons estimé la partie la plus fréquentée en France à une portion de crête de 2,5 km, située dans le prolongement direct d'un ensemble de sommets qui mènent au site de lâcher tout proche (2 km). Il ne s'agit, d'après COUTURIER, que d'individus qui, «parfois au cours de la belle saison, font des incursions dans le Haut-Boréon».

1.3- Troisième phase: 1963-1986

Les recensements réalisés régulièrement dans la population de l'Argentera montrent, d'après TOSI *et al.* (1986), que l'effectif de la population a fluctué pour cette période autour de 400 individus avec des chutes importantes (300 individus en 1978) suivies par une reprise de l'accroissement des effectifs. Ces fluctuations ont été attribuées à des hivers particulièrement rudes, notamment en 1973-1974 et 1977-1978.

Des prélèvements de l'ordre de 10 à 15 animaux sont réalisés chaque année dans la réserve de Valdieri-Entracque, jusqu'en 1977. Le bouquetin est alors classé espèce protégée en Italie. Le maximum des effectifs est enregistré en 1972 avec 560 individus recensés.

La même année, PFEFFER et SETTIMO (1973) estiment à environ 150 le nombre d'animaux qui peuvent être rencontrés dans la réserve du Mercantour dont 135 dans la partie initialement fréquentée (Boréon). D'après SETTIMO (*in* RESCHE RIGON, 1982), les mises-bas ont débuté dans la réserve du Mercantour au moins depuis 1970.

Entre 1975 et 1979, les observations réalisées par les gardes de la réserve du Mercantour révèlent la présence de bouquetins au moins à 3,5 km de la chaîne frontière, dans la partie est de l'aire d'estive française et au moins à 10 km linéaires de la zone d'hivernage située en Italie.

A partir de 1984, cette zone d'hivernage s'est étendue à deux vallons situés respectivement au nord-ouest et au sud de la zone principale de la Valetta. La densité dans ces deux prolongements est très inférieure à celle de 20,8 individus/100 ha rapportée par TOSI *et al.* (1984) en référence à l'aire de la Valetta.

En France, la création en 1979 du Parc national du Mercantour a accru considérablement la dimension de l'espace protégé jusqu'à des altitudes voisines de 400 m, en particulier dans la partie est de notre zone d'étude. De 1980 à 1986, les observations réalisées par les gardes moniteurs révèlent la présence régulière de bouquetins dans une zone (Mont des Merveilles et Bégo) située à environ 5 km au sud de la frontière, la distance linéaire entre les quartiers d'hiver et d'été s'élevant alors à 12,5 km. Les estimations de la population estivant en France tournent autour de 100 individus à la fin de cette période. La totalité de l'aire occupée régulièrement par les bouquetins est évaluée à 12854 ha.

En résumé, on peut dire que suite à une installation difficile de 1920 à 1947, l'effectif de la population s'est réellement accru jusqu'en 1963 environ, période à laquelle elle a vraisemblablement atteint un palier. Les incursions estivales en

LES BOUQUETINS DE L'ARGENTERA-MERCANTOUR

France se sont accrues dans les années 1970 et 1980, mais, mis à part quelques cas très occasionnels, tous les bouquetins retournaient en hiver sur le versant italien.

2.- ÉLÉMENTS DE STRUCTURE ET INDICE DE REPRODUCTION DE LA POPULATION DE L'ARGENTERA-MERCANTOUR

Pour conserver l'homogénéité des données relatives à la structure, nous nous sommes limités à trois paramètres : les estimations d'effectifs globaux les plus récentes, le sex-ratio et la proportion des mâles âgés d'au moins six ans par rapport à l'effectif de la population. Toutes les données proviennent de l'exploitation des recensements coordonnés entre les deux Parcs, réalisés de 1986 à 1989.

2.1- *Estimation des effectifs, accroissement de la population*

En 1986, 1987 et 1989 l'estimation globale des effectifs était de 398, 358 et 431 bouquetins. Ces données confirment la stabilité relative des effectifs autour de 400 individus constatée les années précédentes et rapportée par TOSI *et al.* (1986). La dernière estimation fait suite aux deux hivers particulièrement cléments de 1987-1988 et de 1988-1989. La même année, 141 bouquetins ont été observés dans le parc du Mercantour, ce qui constitue la plus haute valeur jamais enregistrée. La succession d'hivers peu enneigés a également contribué à une véritable explosion démographique des chamois et des bouquetins dans le parc national du Grand Paradis, dans les années les plus récentes (PERACINO *et al.*, 1989).

Le taux d'accroissement de la population à long terme, si l'on se réfère aux résultats des recensements annuels, est faible. De 1986 à 1989, il peut être évalué à 8,3%, ce qui représente un accroissement annuel moyen inférieur à 3%.

2.2- *Sex-ratio*

Ce paramètre est calculé avec les individus âgés de trois ans et plus pour limiter les erreurs de détermination fréquemment réalisées sur les jeunes individus.

Dans l'Argentera, il varie entre 0,67 et 0,87 femelle pour un mâle. Dans le Mercantour, il varie, au regard de trois années de relevés, entre 0,54 et 0,9 femelle pour un mâle. Il varie pour l'ensemble de la population entre 0,6 et 0,89 femelle pour un mâle. L'époque des recensements coïncidant avec le début des mises bas, il est probable qu'une partie des femelles échappe aux observateurs ce qui pourrait expliquer au moins, en partie, les grands écarts enregistrés d'une année sur l'autre. On suppose que le sex-ratio est en réalité plus proche de 1, avec néanmoins une supériorité des mâles.

PERACINO *et al.* (1989) rapportent également, dans une zone échantillon du Grand Paradis à densité élevée (30 individus/100ha en automne), des fluctuations importantes de ce paramètre légèrement en faveur des mâles (0,88 femelle pour 1 mâle en moyenne).

GAUTHIER (1985) rapporte pour la population de Maurienne établie depuis plus de vingt ans dans le parc national de la Vanoise un sex-ratio en faveur des femelles variant, suivant les quartiers de comptage, entre 1,11 et 1,70 mais suppose dans ce dernier cas qu'une partie des mâles ont échappé aux observateurs.

2.3- *Proportion des mâles âgés de 6 ans au moins*

Nous avons retenu cette classe d'âge en raison de sa relative fiabilité compte tenu des conditions d'observation. Sa proportion varie en fonction des années entre

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

26 et 33% de l'effectif total de la population recensée. Compte tenu des remarques émises ci-dessus au sujet du sex-ratio, il est probable que les valeurs réelles soient surestimées. Il paraît prudent de considérer que cette classe d'âge représente environ 25% de la population, chiffre légèrement supérieur aux 23,5% avancés par RATTI (*in* TOSI, 1983 et GIACOMETTI, 1987) pour le cas d'une population type dans les Grisons (Parc national Suisse).

2.4- Indice de natalité

La variabilité de la reproduction des femelles, en fonction du stade de croissance et de l'âge des populations, est bien connue et documentée chez de nombreux caprinés. GEIST et SCHALLER (*in* SCHALLER, 1977) considèrent l'âge de la première participation à la reproduction et le taux de natalité comme des indices d'évaluation de la qualité des populations de mouflons et de bouquetins.

COUTURIER (1962) rapporte que les bouquetins femelles atteignent leur maturité sexuelle à dix-huit mois, mais qu'en réalité elles ne se reproduisent qu'exceptionnellement à cet âge. Des observations réalisées par les gardes du Parc national du Grand Paradis, il déduit que les femelles «font un chevreau tous les deux ans et quelques-unes d'entre elles deux ans de suite ou plusieurs années consécutives». Les effectifs de bouquetins étaient alors évalués dans ce parc à 3479 têtes.

NIEVERGELT (1981) rapporte qu'au contraire, dans les populations réintroduites à effectif réduit et à fort taux de croissance, les femelles âgées de 4 à 14 ans ont en moyenne un petit par an.

Nous avons évalué un indice de natalité, exprimé par le nombre de jeunes produits par une femelle en un an (CAUGHLEY, 1980), dans la partie française, pour les femelles âgées de trois ans et plus, en divisant le nombre de cabris observés par le nombre total de femelles au cours d'échantillonnages réalisés du 15 juillet à la fin septembre. Les valeurs de cet indice varient entre 0,56 et 0,6 pour les années 1985-1986 et 1987. Cet indice diminue si on considère toutes les femelles âgées d'au moins deux ans : en 1988, calculé à partir de 184 femelles de deux ans et plus, suivies de 78 cabris, il était égal à 0,42.

Le rapport animaux de 11 mois/femelles enregistré dans le parc de l'Argentera au cours des recensements annuels en mai 1984, 1985 et 1986 variait entre 0,13 et 0,30 (MENEGUZ *et al.*, 1987).

Ces données vont dans le sens d'une dynamique de reproduction relativement faible.

3.- ORGANISATION SPATIO-TEMPORELLE DE LA POPULATION DE L'ARGENTERA-MERCANTOUR

Les différents quartiers saisonniers que nous décrivons correspondent aux zones où sont régulièrement observés les bouquetins. Ils ont été délimités sur la base des recensements des pointages réalisés par les gardes et de leur connaissance générale du terrain. Ils donnent une idée convenable de l'organisation spatiale générale de la population que nous préciserons au terme d'un travail plus approfondi en cours de réalisation (fig. 3).

Les surfaces sont toutes planimétrées. Les densités rapportées n'ont qu'une valeur indicative et permettent une comparaison saisonnière.

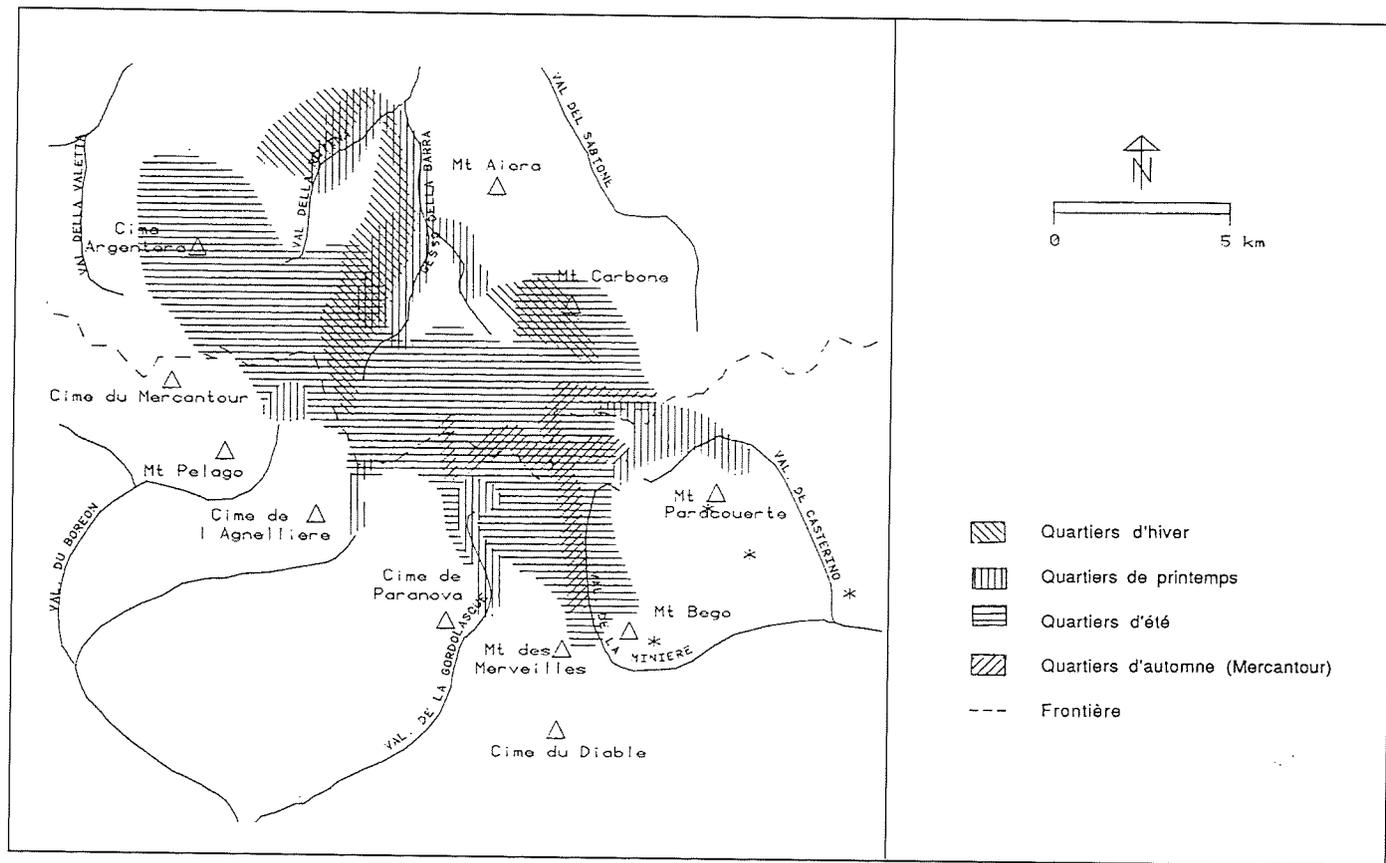


FIG. 3 - Quartiers saisonniers utilisés au cours de chaque cycle annuel par la population.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

3.1- Quartiers de rut et d'hivernage (décembre à mars)

Ils sont tous situés dans le parc de l'Argentera et couvrent en totalité 1 895 ha environ. En se référant à la moyenne des recensements de la population décrits précédemment, soit 396 individus, on obtient une densité moyenne de 21 individus/100 ha. Les gardes GHIGO et ROGGERO estimant que 65% au moins de la population hiverne sur 1 016 ha environ, on peut estimer que la densité varie localement de 15 à 26 animaux/100 ha.

3.2- Quartiers de printemps (avril-mai)

Le quartier le plus vaste est localisé au pied des zones d'hivernage et couvre 1 425 ha. Les autres quartiers, distribués en France, couvrent respectivement 526, 311, 117 et 98 ha. La surface cumulée de l'ensemble occupe 2 479 ha. La densité moyenne est de 16 individus/100 ha. Elle varie localement de 28 individus/100 ha minimum à 6 individus/100 ha.

3.3- Quartiers d'été (juin à septembre)

L'aire estivale est continue et couvre 8 156 ha dont environ 33% dans la partie française. La densité moyenne est de 4,85 animaux/100 ha. Nous l'avons évaluée à 13 individus/100 ha dans l'extrémité sud-est de la partie française au cours d'un échantillonnage réalisé en août 1985 totalisant 30 bouquetins sur une surface prospectée de 228 ha.

3.4- Schéma d'organisation spatiale au cours du cycle annuel

Les bouquetins observés en avril-mai dans le parc national du Mercantour ont effectué une véritable migration : pour accéder à leurs quartiers printaniers situés entre 1 700 et 2 000 m d'altitude où la végétation est en début de croissance, ils ont franchi la ligne de crête principale du massif à une altitude comprise entre 2 500 m et 3 000 m où la neige et les températures basses maintiennent encore la végétation sous ses formes de résistance. Ces migrations ont une amplitude linéaire de 2 à 6 km suivant les quartiers fréquentés (d'après les animaux marqués). La distribution printanière des animaux est discontinue dans l'espace et correspond aux parties les plus basses entre 1 300 et 2 000 mètres (fonds de vallons et bas versants). La croissance de la végétation s'étendant progressivement à tout le massif, les bouquetins élargissent leur domaine qui atteint sa taille maximum au cœur de l'été, la densité moyenne de la population étant alors à son minimum. La plus grande distance observée séparant les quartiers d'hiver et d'été de différents mâles marqués a été évaluée à 12,5 km linéaires pour un individu âgé de huit années (TERRIER et POLAERT, 1987). L'altitude moyenne des bouquetins qui estivent dans le parc national du Mercantour est de 2 143 m en mai-juin et atteint 2 573 m en juillet-août, puis 2 676 m en septembre-octobre. Les quartiers utilisés sont alors totalement inclus dans l'aire d'estive et occupent les sommets et les crêtes du massif. Le retour dans les zones de rut et d'hivernage se termine vers la fin novembre, date à laquelle tous les bouquetins ont quitté le Mercantour à de rares exceptions près.

3.5- Migration ou dilatation progressive du domaine vital hivernal ?

Au cours des recensements réalisés fin mai-début juin, très peu d'animaux marqués sont observés dans le Mercantour comparativement aux périodes estivales (juillet-août) : seulement 16% des animaux marqués ont été observés au printemps 1986 et 19% au printemps 1989.

LES BOUQUETINS DE L'ARGENTERA-MERCANTOUR

Cet écart, trop important pour pouvoir être attribué à une simple sous-estimation de l'effectif de la population, suggère qu'une partie des individus arrivent au cours de l'été, bien après les animaux qui migrent en avril-mai. Ces animaux correspondent vraisemblablement à des individus qui, demeurés dans la zone printanière italienne, élargissent leur domaine progressivement au cours de l'été et débordent dans le parc national du Mercantour à des dates variables. Cette hypothèse sera vérifiée suite au traitement de toutes les données issues des animaux marqués.

De ces considérations générales, on peut déduire que les bouquetins de l'Argentera-Mercantour obéissent très certainement à deux stratégies: l'une consiste en une migration printanière, suivie d'un accroissement progressif de la surface utilisée; l'autre consiste uniquement en ce dernier phénomène, les animaux demeurant au printemps au pied des zones d'hivernage italiennes et atteignant le parc du Mercantour seulement au cours de l'été. Certains individus n'étant vus qu'une seule fois au cours de l'été et l'effectif de la population ne paraissant pas subir de fluctuations importantes, il est probable que des échanges fréquents de part et d'autre de la frontière existent indiquant un certain «turn-over» des individus dont nous essaierons d'évaluer l'amplitude en mesurant les déplacements de chaque animal marqué.

4.- DISPERSION DES ANIMAUX À LA PÉRIPHÉRIE DE LA POPULATION

Des bouquetins ont été régulièrement observés à la périphérie de la population principale, à partir de 1959 au moins (COUTURIER, 1962) jusqu'à nos jours. Nous avons répertorié 38 localisations différentes dont 29 avant le premier lâcher de bouquetins réalisé dans l'Argentera en 1986. La plupart sont distribuées dans le prolongement ouest de la chaîne frontrière, jusqu'à 50 km linéaires de l'aire de répartition de la colonie principale (fig. 4).

Un seul cas de fixation est connu, hors du territoire des deux Parcs. Il est situé dans la réserve de chasse privée de la Ciastella à 20 km de la population de l'Argentera. AUDINO et BRACCO (1987) ont estimé cette population à neuf individus en 1983. Elle en compterait environ 25 aujourd'hui d'après BRACCO (comm. orale).

En 1982, deux bouquetins furent observés sur la crête frontrière (Parc national du Mercantour - Parc naturel de l'Argentera) à 8 km de la colonie principale (ORMEA, comm. orale). En 1985, 12 individus, en majorité des femelles et quelques jeunes mâles, ont été observés dans le même secteur (CULOTTA, comm. orale). L'aire d'hivernage de ces animaux est inconnue. La présence de bouquetins dans cette zone correspond vraisemblablement à une extension naturelle de la population le long de la crête frontrière tout comme le confirme l'observation d'un animal marqué (ARSAN et ORMEA, comm. orale), capturé dans le noyau central de l'Argentera.

Sur 14 individus localisés à 10 km de la Ciastella et 16 km à l'ouest du parc de l'Argentera, on a pu distinguer cinq mâles dont trois «jeunes» d'âge précis inconnu, quatre femelles et un animal d'un an.

La taille des groupes observés est en règle générale très faible: un ou deux individus, exceptionnellement trois (une seule citation).

Si on se réfère à l'ensemble des citations situées à l'extérieur de l'espace vital de la population Argentera-Mercantour, en englobant la zone de la Ciastella et en ne conservant pour cette dernière que les onze individus décrits par AUDINO et BRACCO (1987) pour l'année 1984, on obtient la distribution suivante: 14 femelles,

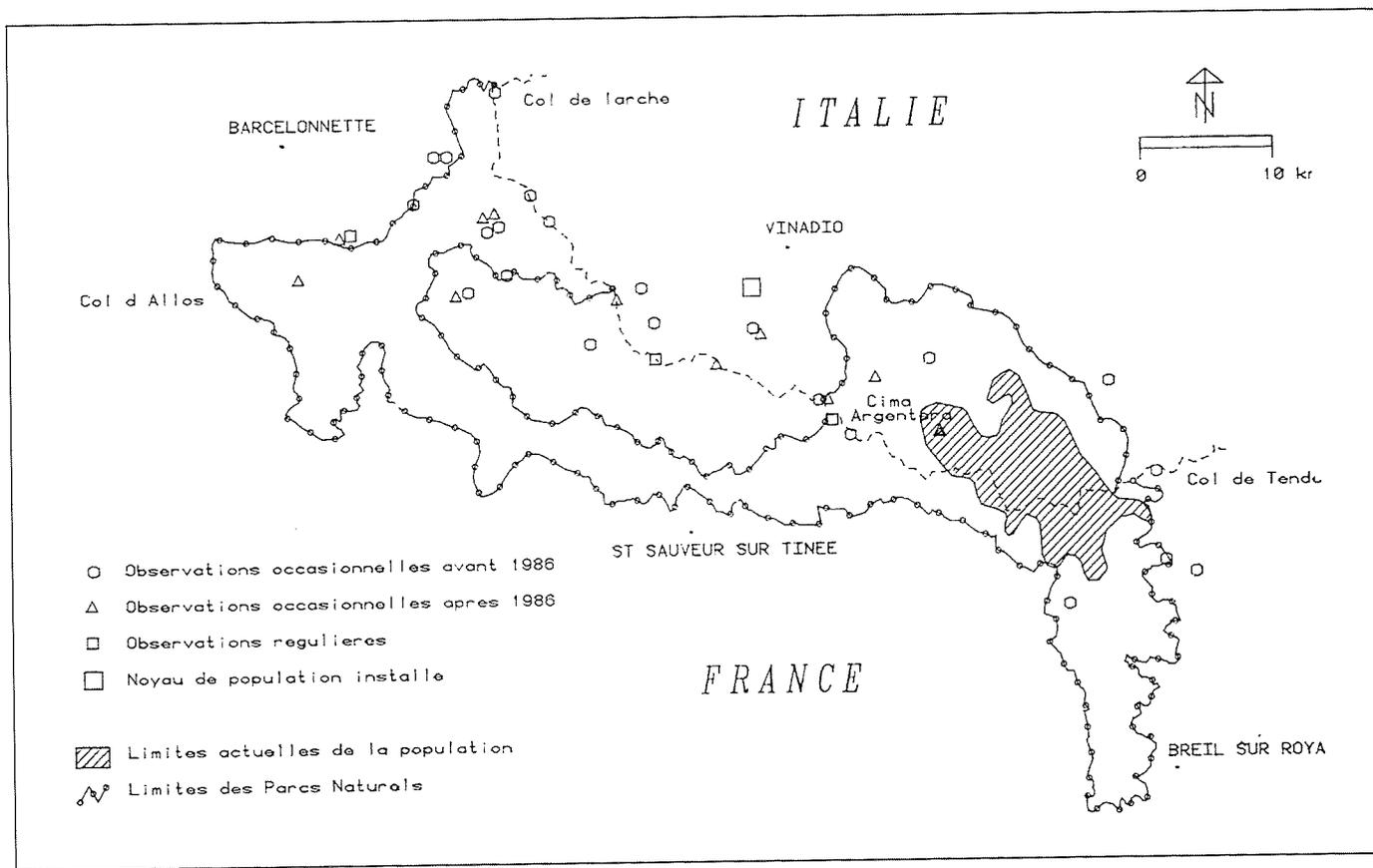


FIG. 4 - Distribution du bouquetin dans les Alpes maritimes.
Population de l'Argentera-Mercantour et observations périphériques réalisées à partir de 1959.

LES BOUQUETINS DE L'ARGENTERA-MERCANTOUR

13 mâles dont 7 «jeunes» et 3 «adultes» (parmi lesquels figurent 2 individus de 10 et 14 ans localisés dans la Ciastella), 3 animaux de 1 an et 8 indéterminés.

La proportion des mâles et des femelles est voisine et les jeunes individus sont majoritaires chez les mâles. Il va de soi que ces données de nature hétérogène sont à interpréter avec prudence.

Compte tenu du fait que les grands mâles sont les plus facilement observables, car spectaculaires et bien reconnaissables, on peut émettre l'hypothèse que leur espérance de vie est très inférieure à celle qui est rencontrée dans l'Argentera-Mercantour où nous avons estimé que les mâles de six ans et plus représentent environ 25% de la population totale.

Le phénomène de dispersion, bien que réel, est vraisemblablement trop faible sur le plan numérique et trop dispersé dans le temps pour permettre, dans les conditions générales actuelles, l'installation pérenne de nouvelles colonies. La mort accidentelle naturelle de quelques animaux (deux individus dans une avalanche en 1978 au Pra en Tinée (FERRERI *in litt.*) et l'existence prouvée du braconnage, même dans les années récentes (1980, 1987), semblent exercer une pression suffisante pour anéantir les tentatives d'implantation naturelles.

III. - DISCUSSION - CONCLUSION

La population des bouquetins de l'Argentera-Mercantour a évolué de 1947 à 1979 dans le périmètre d'espaces où la chasse était contrôlée (réserve de Valdieri-Entracque) ou interdite (réserve nationale de chasse du Boréon). Depuis 1980, elle est incluse en totalité dans le périmètre de deux parcs naturels (à vocation de protection de l'environnement) et bénéficie du statut d'espèce protégée depuis 1976. Dans ce contexte, on peut penser que seuls des phénomènes naturels régulent sa dynamique.

L'accroissement non significatif de ses effectifs peut être mis en relation avec un indice de reproduction faible et un certain flux de dispersion constaté dès 1959. Aucun grand prédateur susceptible d'inquiéter le bouquetin (loup, ours, lynx) ne subsiste dans l'Argentera-Mercantour. L'effectif de la population, oscillant autour de quatre cents individus, témoigne de la valeur du biotope dans son ensemble et tend à montrer que la régulation observée est dépendante de la densité qui a probablement atteint son maximum dans l'espace considéré. Les chamois de l'Argentera, au nombre de 3574 en moyenne depuis quinze ans avec une densité de 12 à 16,4/100 ha obéissent à une stratégie comparable : stagnation des effectifs, faible indice de reproduction (0,4 à 0,54 cabri/femelle de 1983 à 1986) et poids corporel moyen relativement faible au regard d'autres populations (MENEGUZ *et al.*, 1987). La très nette prédominance des effectifs de chamois par rapport aux bouquetins sur l'ensemble du massif suggère une compétition entre les deux espèces, en particulier dans les zones d'hivernage utilisées simultanément.

Les mécanismes de régulation naturelle des populations d'ongulés, en dehors du phénomène de prédation, sont nombreux et inter-dépendants. La valeur nutritive et la disponibilité des aliments sont généralement considérées comme pondé-

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

rantes, mais d'autres facteurs tels que le climat, les avalanches, les problèmes de compétition intra et inter-spécifiques interviennent également (voir SHACKLETON et BUNNELL, 1987 pour une synthèse; BAUER, 1985; CAUGHLEY, 1970; PFEFFER, 1967; SCHALLER, 1977 et LAMOTTE et BOURLIERE, 1975). SCHROEDER (1985) rapporte que le phénomène de régulation naturelle des populations est souvent adopté comme modèle de gestion dans les parcs nationaux: c'est notamment le cas du Parc national Suisse (chamois et bouquetin) et du Parc national d'Abruzzo (chamois). Il faut souligner dans le cas des Abruzzes que les ongulés sont soumis à une prédation exercée par des loups et des ours.

Il est surprenant de constater le très faible succès des tentatives de colonisation et la lenteur de l'extension naturelle de la population déjà observée dans d'autres massifs (NIEVERGELT, 1981 et MARTINOT et al., 1983). Pour NIEVERGELT (1981), le bouquetin montre une tendance naturelle à la dispersion «faible». En France, la colonie prospère des Encombres (Savoie) s'est établie spontanément à partir du Parc national de la Vanoise situé à une quinzaine de kilomètres (CHOISY, 1983). Une tentative similaire est actuellement en cours près de Bourg-Saint-Maurice (ESTEVE et VILLARET, 1989).

Pour PFEFFER et SETTIMO (1973), le retour des bouquetins en Italie (septembre-novembre) correspond à un déterminisme guidé par la tradition. NIEVERGELT (1981) n'écarte pas cette dernière hypothèse dans le cas particulier de populations de mouflons (*Ovis ammon musimon*) et de bouquetins (*Capra ibex nubiana*) pour lesquelles aucune autre explication n'a été trouvée.

Les cas de retour au site de capture après réintroduction (MARTINOT et al., 1983 et ROSSI et TERRIER, *in prep.*), témoignent également d'une certaine fidélité des animaux à leur site d'origine.

Dans leur article de synthèse, SHACKLETON et BUNNELL (1987) insistent sur l'importance des zones refuges qui conduisent à une utilisation de l'espace de type traditionnel et maintiennent des taux de dispersion faibles en raison de leur disponibilité souvent réduite.

Il est probable, dans le cas des tentatives de colonisation, que le statut des territoires joue un rôle fondamental dans le succès des implantations: le bouquetin reste encore aujourd'hui une espèce très vulnérable compte tenu de sa stratégie de fuite basée sur l'enrochement (SCHALLER, 1977). Il est à ce titre frappant de constater que la grande majorité des populations de bouquetins occupent des espaces protégés (GAUTHIER et al., 1987 et ESTEVE et VILLARET, 1989) et que les tentatives de colonisation réussies l'ont été dans des espaces où le braconnage est sévèrement contrôlé (parc national de la Vanoise, massif des Encombres, réserve de la Ciastella). Si on se réfère au caractère essentiellement rochassier du bouquetin indépendamment de l'altitude (SCHALLER, 1977 et CHOISY, 1983), il est certain que souvent, étant situés en altitude, les parcs et les réserves n'offrent pas toutes les conditions requises pour accueillir des bouquetins sur l'ensemble du cycle annuel. Ces derniers, en sortant à un moment ou à un autre de l'espace protégé, peuvent alors être éliminés ou excessivement perturbés par les activités humaines. L'inadéquation entre les limites des parcs et les stratégies d'occupation de l'espace généralement développées par les ongulés de montagne est fréquemment rencontrée (SHACKLETON et BUNNELL, 1987) de même que chez les carnivores (WOTCHICOWSKY, 1987) en liaison directe avec leur besoin considérable en espace.

LES BOUQUETINS DE L'ARGENTERA-MERCANTOUR

La situation du bouquetin dans les Alpes maritimes semble conforme à l'ensemble de ces observations : une population forte de quatre cents individus occupe la zone protégée la plus vaste et tend à pénétrer plus au sud dans le parc national du Mercantour, tout en gardant un caractère traditionnel (retour en hiver sur le lieu originel de lâcher des premiers animaux). Un faible phénomène de dispersion existe, n'aboutissant que rarement à une colonisation pérenne de nouveaux territoires, vraisemblablement en raison de la dispersion des espaces protégés à l'ouest du noyau Argentera-Mercantour.

C'est pour aider à la recolonisation des espaces utilisés sporadiquement par des individus isolés que les Parcs du Mercantour et de l'Argentera ont procédé, à partir de 1986, à des lâchers de bouquetins prélevés dans la population de l'Argentera-Mercantour, dans deux zones bien déterminées : le Mont Matto (Italie) et le Col de la Cayolle (France). Une vaste opération d'information accompagne ce programme afin de sensibiliser les partenaires des deux Parcs, les chasseurs et l'opinion publique en général.

REMERCIEMENTS

Ce travail n'aurait pu être rédigé sans les connaissances et la participation sur le terrain des gardes-moniteurs des Parcs du Mercantour et de l'Argentera. Les captures ont été réalisées en étroite collaboration avec P.G. MENEGUZ, L. ROSSI, D. DE MENEGHI, P. LANFRANCHI (vétérinaires de l'Université de Turin) et P. HAAS (Direction départementale des services vétérinaires des Alpes-Maritimes). Le suivi des bouquetins a été réalisé en partie grâce à l'appui de M^{lle} I. BEDNARSKI, MM. F. POLAERT, F. DAVOINE, P. BONNEAU, D. CAUVIN, et F. GIRAUD. Les documents cartographiques ont été réalisés par M.E. SOURP avec le logiciel PC ARC INFO, au Parc national du Mercantour. Que tous soient ici vivement remerciés.

BIBLIOGRAPHIE

- AUDINO (G.) et BRACCO (E.), 1987. - Un caso di colonizzazione dello stambecco. *Capra ibex* nelle Alpi marittime. Atti della XX assemblea dell'Unione cacciatori zona Alpi; 29-30 giugno 1985; Terme di Valdieri (CN). - p. 22-23.
- BAUER (J.J.), 1985. - Fecundity patterns of stable and colonising chamois populations of New Zealand and Europe. Dans : The biology and management of mountain ungulates. - S. Lovari Ed., Croom Helm, London, Sydney, Dover and New Hampshire. - p. 154-165.
- CAUGHLEY (G.), 1970. - Eruption of ungulate population, with emphasis on the himalayan Thar. *New Zealand Ecology*, 51: 53-71.
- CAUGHLEY (G.), 1980. - Analysis of vertebrates populations. - J. Wiley Ed. - 233 p.
- CHOISY (J.P.), 1983. - Une population spontanée de Bouquetins des Alpes *Capra ibex* L. hivernant à basse altitude : remarques sur les rapports des bouquetins avec l'altitude ; perspectives de réintroduction. Actes du VII^e Colloque national de Mammologie; Grenoble, 15-16 octobre 1983. - p. 123-128.
- COUTURIER (M.A.J.), 1962. - Le Bouquetin des Alpes. - Grenoble: Arthaud. - 1564 p.
- ESTEVE (R.) et VILLARET (J.C.), 1989. - Le Bouquetin aujourd'hui sauvé... demain géré? *Le Courrier de la Nature* (119): 18-23.
- FLORIANI (D.), 1975. - «Stambecco». Sui santieri del Re. - Cuneo: éd. l'Arcière. - p. 98-104.
- GAUTHIER (D.), 1985. - Comptages bouquetins. Doc. Parc national de la Vanoise. - dactylogr. - 10 p.
- GAUTHIER (D.) et al., 1987. - Bilan sur le statut du bouquetin dans les Alpes françaises en 1986. Actes de la Conférence internationale «Le Bouquetin des Alpes : réalité actuelle et perspectives»; 17-19 septembre 1987; Valdieri (Cuneo-Italie). - Valdieri: Parco naturale Argentera, 1990. - p. 25-37.
- GIACOMETTI (M.), 1988. - Zur Bewirtschaftung der Steinbock bestände *Capra ibex ibex* L. mit einem geschichtlichen Abriss der Steinbockkolonien im Kanton Graubünden. Inaugural Dissertation: fakultät der Universität Zürich, 115 p.
- LAMOTTE (M.) et BOURLIÈRE (F.), 1975. - La démographie des populations de vertébrés : problème d'écologie. - Paris: Masson. - 443 p.
- MARTINOT (J.P.), DELMAS (M.), RUFFIER des AIMES (A.) et RUFFIER LANCHE (F.), 1983. - Contribution à la connaissance de la biogéographie et de l'écoéthologie du bouquetin en Vanoise. Actes du VII^e Colloque national de Mammologie; Grenoble, 15-16 octobre 1983. - p. 103-121.
- MENEGUZ (P.G.), ROSSI (L.), LANFRANCHI (P.), DE MENEGHI (D.) et BALBO (T.), 1987. - Gli ungulati nelle aree protette del Piemonte; biomasse e benessere animale. Atti del convegno «Reintroduzione dei Predatori nelle aree protette»; 24-25 juin 1987, Torino (Italie). - p. 21-27.
- NIEVERGELT (B.), 1981. - *Ibexes* in an African Environment. - Springer-Verlag ed., Berlin, Heidelberg and New-York. - 189 p. - (Ecological Studies; 40).
- PERACINO (V.), BASSANO (B.) et GRIMOD (I.), 1989. - Alcuni aspetti dell'uso dello spazio, dell'organizzazione sociale e della dinamica di popolazione dello stambecco *Capra ibex ibex* L. in un'area campione del parco nazionale Gran Paradiso. - Museo regionale di scienze naturali, Torino. - 69 p.
- PFEFFER (P.), 1967. - Le Mouflon de Corse *Ovis ammon musimon* Schreber, 1782: position systématique écologie et éthologie comparées. *Mammalia*, 31, supplément. - 262 p.
- PFEFFER (P.) et SETTIMO (R.), 1973. - Déplacements saisonniers et compétition vitale entre mouflons, chamois et bouquetins dans la réserve du Mercantour. *Mammalia*, 37 (2): 203-219.

LES BOUQUETINS DE L'ARGENTERA-MERCANTOUR

- RESCHE RIGON (F.), 1982. - Ongulés sauvages et domestiques : usage multispécifique des landes et pelouses d'altitude. Compte rendu de pré-étude, CEMAGREF-INERM. - 64 p.
- SCHACKLETON (D.M.) et BUNNELL (F.L.), 1987. - Natural factors affecting productivity of mountain ungulates: a risky existence? Atti del convegno «Reintroduzione dei predatori nelle aree protette», 24-25 juin 1987, Torino (Italie). - p. 46-57.
- SCHALLER (G), 1977. - Mountain Monarchs. The University of Chicago press, wildlife behavior and Ecology Series, Chicago and London. - 425 p.
- SCHROEDER (W.), 1985. - Management of Mountain Ungulates. In: The biology and management of mountain ungulates. S. Lovari ed., Croom Helm, London, Sydney, Dover and New Hampshire. - p. 179-196.
- TERRIER (G.) et al., 1987. - The Alpine *Ibex* in the maritime Alps: space use. Actes de la Conférence internationale «Le Bouquetin des Alpes: réalité actuelle et perspectives»; 17-19 septembre 1987; Valdieri (Cuneo-Italie). - Valdieri: Parco naturale Argentera, 1990. - p. 143-144.
- TERRIER (G.) et POLAERT (F.), 1987. - Occupation de l'espace par le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex* L.): une approche par différentes méthodes de suivi individuel; premiers résultats obtenus dans le parc national du Mercantour. Actes de la Conférence internationale «Le Bouquetin des Alpes: réalité actuelle et perspectives»; 17-19 septembre 1987; Valdieri (Cuneo-Italie). - Valdieri: Parco naturale Argentera, 1990. - p. 39-51.
- TERRIER (G.), 1988. - Premier suivi de Bouquetins des Alpes *Capra ibex ibex* L. par satellite (système ARGOS). International colloquium «Radiotelemetry for tracking terrestrial vertebrates»; 12-13 décembre 1988; Principauté de Monaco, sous presse.
- TOSI (G.), 1983. - Potenziale biologico dello stambecco *Capra ibex* Linnaeus, 1758 nel nostro contesto alpino. Atti della XVIII assemblea dell'Unione cacciatori zona Alpi. - p. 5-21.
- TOSI (G.) SCHERINI (G.) et GUIDALDI (F.), 1984. - Storia naturale e status del popolamento di stambecchi del parco naturale Argentera. - Univ. Torino. - 10 p.
- TOSI (G.), SCHERINI (G.), GUIDALDI (F.) et ROSSI (P.), 1986. - Gli ungulati del parco naturale dell'Argentera: analisi dei popolamenti e ipotesi di gestione. *Rivista piemontese di storia naturale*, vol. VII: 77-92.
- TOSI (G.), SCHERINI (G.), APPOLLONIO (M.), FERRARIO (G.), PACCHETTI (G.), TOSO (S.) e GUIDALDI (F.), 1986. - Modello di valutazione ambientale per la reintroduzione dello stambecco *Capra ibex ibex* Linnaeus, 1758. *Ricerche di biologia della selvaggina*. Istituto nazion. di biologia della selvaggina (Bologna), 77. - 77 p.
- WOTSCHIKOWSKY (U.), 1987. - Techniques and problems of reintroducing predators, with emphasis on the Lynx. Atti del convegno «Reintroduzione dei predatori nelle aree protette»; 24-25 juin 1987, Torino (Italie). - p. 64.

(Reçu pour publication, décembre 1990)



Réintroduction

DÉPLACEMENTS DE BOUQUETINS DES ALPES, AU COURS DES DOUZE PREMIERS MOIS, APRÈS LEUR LÂCHER DANS LES PARCS DES ÉCRINS, DU MERCANTOUR ET DU VERCORS

par Lucien TRON⁽¹⁾, Gilles TERRIER⁽²⁾, Pierre COLOMBINI⁽³⁾ et Eric BRET⁽³⁾

Introduction	292
I. — Présentation générale des trois opérations	294
II. — Matériel et méthode	296
III. — Résultats	301
IV. — Discussion et premières conclusions	316
Bibliographie	319

Résumé. — Une centaine de Bouquetins des Alpes au total, marqués avec différents procédés (bagues auriculaires visibles à distance, colliers émetteurs V.H.F. et balises Argos) ont été réintroduits dans les parcs du Mercantour (38 individus), du Vercors (28 individus) et des Ecrins (28 individus) entre 1987 et 1990. Ils ont été fournis par le Parc national de la Vanoise (France) et le «Parco naturale Argentera (Italie). Les 2025 localisations obtenues au cours de la première année de suivi de 44 animaux lâchés en 1989 ont permis de montrer (distances de dispersion linéaires maximum observées et surfaces des polygones convexes):

1. La grande variation des comportements individuels d'occupation de l'espace dans chaque site, certains individus restant sur place, d'autres s'éloignant à plus de 45 km linéaires du point de lâcher (maximum atteint, cas du Mercantour).

2. La diversité de ces comportements en fonction des sites, le Mercantour offrant l'amplitude de dispersion la plus grande (relief de type «ouvert» avec roches sédimentaires) et les Ecrins la plus faible (relief de type «compact» avec des roches cristallines), le Vercors se situant en position intermédiaire.

3. Le rôle majeur des lignes de crêtes qui déterminent la structure orographique des paysages au niveau de l'orientation et de la dispersion des animaux, ces derniers fréquentant la majorité des zones rocheuses escarpées reliées par ce système de communication.

En conclusion pratique pour les futurs projets de réintroduction de Bouquetins des Alpes, on peut dire que dans une région donnée, le réseau continu formé par les crêtes montagneuses peut être utilisé comme un schéma potentiel de dispersion immédiate des animaux (12 premiers mois après le lâcher). Ce schéma peut être établi dans un rayon d'au moins 40 km linéaires pour les mâles et 30 km pour les femelles (valeurs indicatives correspondant aux résultats préliminaires obtenus).

(1) Parc national des Ecrins, Domaine de Charance, 05000 Gap.

(2) Parc national du Mercantour, 23 rue d'Italie, 06000 Nice.

(3) Parc naturel régional du Vercors, 38250 Lans-en-Vercors.

Summary. – About one hundred of Alpine ibex were reintroduced in the Mercantour and Ecrins national Parks (38 and 28 individuals respectively) and in the Vercors natural regional Park (28 individuals) in France from 1987 to 1990. The animals were captured in the Vanoise national Park (France) and in the Argentera natural regional Park (Italie). Different tagging and tracking methods are used for the animal tracking (colour ear-tags, V.H.F. radio-collars and satellite platform transmitters with Argos system). The exploitation of 2025 individual locations obtained with 44 ibexes during the first 12 months tracking period after the 1989 release have shown (maximum observed linear distances of dispersal and maximum convex polygon method):

1. A great individual variation in the occupation of space patterns in each release site, any individuals staying near the point of release and others going as far 45 km away (maximum distance of dispersal observed for a male in the Mercantour).
2. A difference in this variation between the three release sites, the Mercantour showing the great amplitude of dispersal patterns in open landscapes, sedimentary rocks and large valley and the Ecrins showing the lower one in more compact relief and crystallin rocks.
3. That ibexes have occupied the major part of the rocky mountain lands available, connected together by mountainous crests. This result shows that orientation in space and dispersal is greatly influenced by mountainous crest line continuity, which constitute useful communications way for ibex.

In conclusion for the future ibex relocation programs we can say the spacial organisation of the mountainous crest system can be used as predictive dispersal pattern from the release point to the different favourable habitats available in the site of reintroduction. Practically that means that great attention must be used when choosing the release point in regard of the possibility of dispersal offered in a radius of at least 40 linear km for males and 30 linear km for females (preliminary estimations from our first results).

INTRODUCTION

La présence en France du Bouquetin des Alpes, *Capra ibex ibex* L., est essentiellement liée aux actions de protection et de restauration entreprises par l'homme.

C'est l'Italie qui, la première, eut le mérite de protéger et de sauver de l'extermination le bouquetin au début du XIX^e siècle, dans une réserve qui devait devenir au début du XX^e siècle le premier parc national en Europe : le «Gran Paradiso».

La principale population du massif de la Vanoise est issue de migrations naturelles depuis cet espace. La protection de ces bouquetins fut la raison première de la création du premier parc national français en 1963 : la Vanoise. Les 2 800 bouquetins français se répartissent actuellement dans une vingtaine de massifs depuis la Haute-Savoie jusqu'aux Alpes-Maritimes (GAUTHIER et al., 1987) (fig. 1). La grande majorité des populations provient d'actions de réintroductions dont la première a été réalisée en 1959 dans le Briançonnais (massif des Cerces). Quelques rares cas sont issus de colonisations naturelles comme la population des Encombres en Savoie (CHOISY, 1988).

Le ministère de l'Environnement a montré, depuis quelques années, une forte motivation pour cette espèce prestigieuse et rare; en 1986, un programme national de recherche, coordonné par le Parc de la Vanoise et intitulé «Stratégie de colonisation et de régulation des populations de bouquetins en France», a été financé pour mieux connaître cet ongulé et aider à sa réintroduction dans d'autres massifs.

Une charte concernant tous les aspects liés aux réintroductions sert de guide à ceux qui veulent réaliser de telles opérations.

DÉPLACEMENTS DE BOUQUETINS DES ALPES

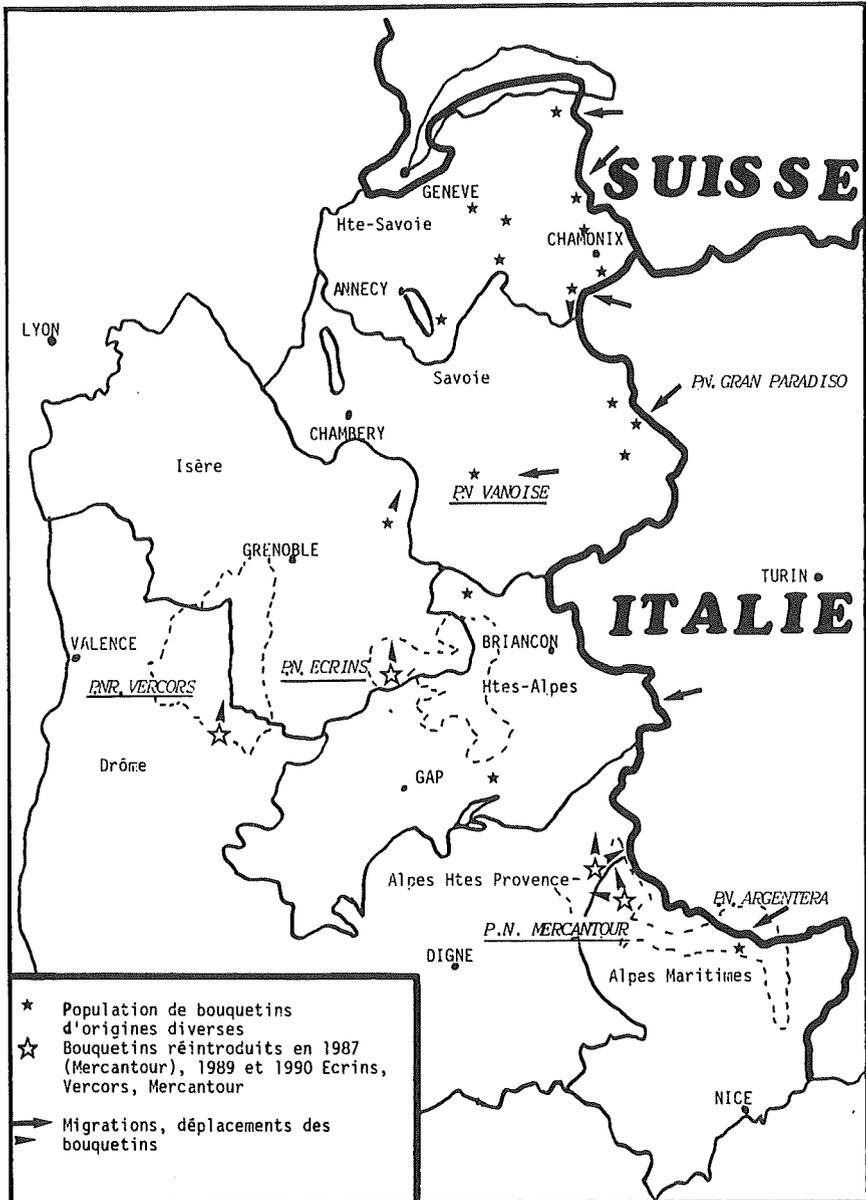


FIG. 1 - Répartition du Bouquetin des Alpes en France (d'après GAUTHIER *et al.*, 1987) et localisation des sites de lâcher utilisés dans le Mercantour, les Ecrins et le Vercors (d'après CHATAIN *et al.*, 1990).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

C'est dans cette suite logique qu'ont été réalisées des réintroductions de bouquetins dans le parc national du Mercantour en 1987, 1989 et 1990 ; dans le parc naturel régional du Vercors en 1989 et 1990 ; et dans le parc national des Ecrins en 1989 et 1990.

Pour suivre et comparer la stratégie de colonisation de ces différents massifs par les bouquetins, un programme a été financé par le service de la recherche du ministère de l'Environnement, intitulé : «Suivi des bouquetins réintroduits dans les parcs du Mercantour, des Ecrins et du Vercors» (CHATAIN *et al.*, 1990). Il est coordonné par le Parc national du Mercantour et placé sous la responsabilité scientifique de l'Institut de recherches sur les grands mammifères (INRA Toulouse). Il s'efforcera, en particulier, de mettre en évidence la manière dont les bouquetins explorent ces nouveaux espaces et déterminent leurs domaines vitaux.

Les résultats de cette étude devraient aider les futurs promoteurs d'opérations de réintroduction dans le choix des sites et des techniques de suivi.

Nous vous présentons ici une comparaison des premiers résultats obtenus sur les déplacements des animaux au cours des douze premiers mois après les lâchers réalisés en 1989 dans les trois espaces et en 1987 dans le Mercantour.

I. - PRÉSENTATION GÉNÉRALE DES TROIS OPÉRATIONS

1) LA RÉINTRODUCTION DANS LE PARC NATIONAL DES ECRINS

Une étude de sélection des sites potentiels pour la réintroduction de bouquetins en Isère a été financée par le ministère de l'Environnement et conduite par la Direction départementale de l'agriculture et de la forêt de l'Isère (DDAF) (VILLARET, 1987). Plusieurs sites proposés se trouvaient en zone centrale du Parc national des Ecrins et en particulier dans le Valbonnais.

Ce massif aux vallées encaissées présente un socle cristallin (granite et gneiss) sur lequel se sont déposés dans la partie occidentale des calcaires marneux. Un ensemble d'arêtes rocheuses, à près de 2700m-3000m d'altitude, détermine un cloisonnement des vallées dans des directions nord-sud et secondairement est-ouest.

Les animaux ont été capturés par téléoanesthésie dans le parc national de la Vanoise, secteurs de Modane et Termignon. Transportés dans une camionnette spécialement aménagée, ils ont été relâchés, tôt le matin, sur le site d'Entraigues à 900 m d'altitude, au bas d'une zone de vires et de barres qui constituent une zone d'hivernage favorable.

Seize bouquetins (8 mâles et 8 femelles âgés de 1 à 8 ans) ont été relâchés entre le 18 et le 21 avril 1989. Quatre cabris sont nés durant le mois de juin. En 1990, entre le 24 et le 27 avril, douze bouquetins ont été réintroduits (7 femelles et 5 mâles, de 1 à 5 ans) (fig. 2).

2) LA RÉINTRODUCTION DANS LE PARC NATUREL RÉGIONAL DU VERCORS

Une étude élaborée à la demande du Parc national du Vercors proposait plusieurs sites de réintroduction dans cette région (CHOISY, 1988).

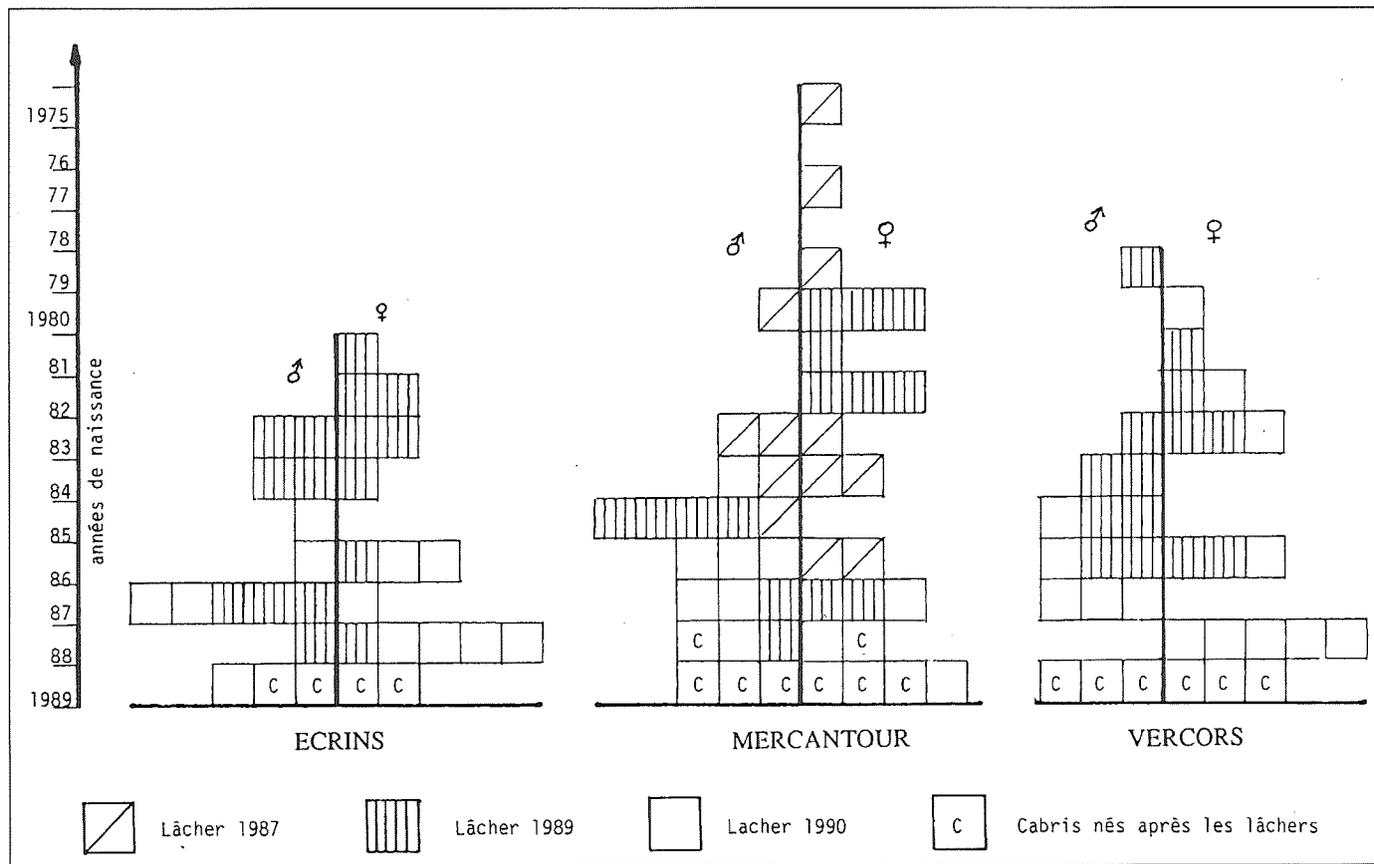


FIG. 2 - Sexe et âges des bouquetins réintroduits de 1987 à 1990.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Ce vaste massif calcaire au relief de type tabulaire, bordé de grandes falaises entrecoupées de vires et riches en grottes, représentait un intérêt évident pour entreprendre une réintroduction de bouquetins. L'orientation générale des falaises est nord-sud.

Une opération conjointe avec le Parc national de la Vanoise et en collaboration avec le Parc national des Ecrins fut entreprise.

Les animaux ont été capturés par télésédatif dans le parc national de la Vanoise, secteurs de Modane et Termignon, et transportés par camionnette. Ils ont été relâchés dans le cirque d'Archiane à 900 m d'altitude, dans une zone de prairies à proximité de forêts de pins que dominent les hautes falaises du massif du Vercors ouest.

Seize bouquetins ont été relâchés entre le 9 et le 11 mai 1989 : 8 mâles et 8 femelles. Leur âge s'échelonnait de 3 à 10 ans. Six cabris sont nés au début de l'année. Durant le mois de mai 1990, douze autres bouquetins ont été réintroduits (7 femelles et 5 mâles, de 1 à 6 ans) (fig. 2).

3) LA RÉINTRODUCTION DANS LE PARC NATIONAL DU MERCANTOUR

Suite à l'échec des tentatives naturelles de colonisation à partir de la population installée de l'Argentera-Mercantour (TERRIER et ROSSI, 1989), des études de faisabilité ont été réalisées dans le parc national du Mercantour (TERRIER, 1987), pour préparer un lâcher dans un secteur jugé favorable, par MM. R. SETTIMO et P. ORMEA, dès la création du Parc national du Mercantour en 1979.

Le massif de Pal-Sanguinière choisi pour le premier lâcher, versant sud de Roche Grande, commune d'Entraunes, Alpes-Maritimes, présente un paysage ouvert taillé dans des calcaires, des flyschs du type grès d'Annot et des marnes. Un vaste réseau d'arêtes situées entre 2 200 m et 3 000 m d'altitude, orientées principalement nord-sud en rive droite de la source du Var et nord-ouest/sud-est en rive gauche, détermine de nombreux vallons dans une ambiance de haute montagne.

De 1987 à 1990, 38 bouquetins (18 mâles et 20 femelles), dont l'âge s'échelonnait entre 1 et 12 ans pour les femelles et 1 à 7 ans pour les mâles, ont été libérés (fig. 2). Ils ont tous été capturés par télésédatif dans les vallons de la Valmasque, commune de Tende, parc national du Mercantour, Alpes-Maritimes, et de la Barra, commune d'Entracque, parc naturel de l'Argentera, Italie. Onze d'entre eux ont été transportés par camionnette et les 27 autres par hélicoptère. Les lâchers réalisés en 1989 (Bayasse, 15 individus) et 1990 (Entraunes, 10 individus) avaient pour but de conforter l'effectif des noyaux installés suite à la première opération de 1987 (13 individus) (ROSSI et TERRIER, 1990).

Cette opération a été réalisée dans le cadre de l'année européenne de l'Environnement, en étroite collaboration avec le Parc régional de l'Argentera.

II. - MATÉRIEL ET MÉTHODE

1) MÉTHODE DE SUIVI DES ANIMAUX

Dans les trois sites de réintroduction, tous les animaux, à de rares exceptions près, ont été munis de marques auriculaires de couleurs différentes (type Alflex taille moyenne : 3,5 x 5,5 cm) communément utilisées sur le Bouquetin des Alpes

(par ex. : FAURE, TERRIER et CANAVESE en 1990). Ce procédé de marquage simple permet aux opérateurs de contrôler l'origine, l'âge, le sexe des animaux observés sur le terrain.

Certains animaux ont été équipés d'émetteurs radio VHF (11 mâles et 13 femelles dans le Mercantour, 7 mâles et 10 femelles dans les Ecrins et 12 mâles et 15 femelles dans le Vercors). Trois mâles ont été équipés de balises ARGOS (1 dans le Mercantour en 1987 et 2 dans le Vercors en 1989). Quelques incidents techniques sont à l'origine de l'arrêt d'un petit nombre d'émetteurs radio.

Dans les Ecrins et le Mercantour, divers systèmes de colliers extensibles ont été testés pour équiper les jeunes sujets dont le tour de cou double de taille en grandissant. Une amélioration du système a été apportée en 1990 compte tenu des résultats peu satisfaisants obtenus avec les premiers essais (TERRIER et TRON, 1990).

Les objectifs du protocole de suivi sont de 1 à 2 contacts par animal et par semaine. Bien évidemment, selon les déplacements des individus, ce résultat n'est pas toujours atteint. Dans les deux parcs nationaux (Ecrins et Mercantour), une pression d'observation a permis d'accumuler un nombre important de contacts visuels (fig. 3).

La méthode de suivi radio consiste à se déplacer dans les axes des vallées et à repérer, à l'aide d'une antenne et d'un récepteur radio, le signal émis par l'émetteur. Dans la plupart des cas, une mesure par triangulation est effectuée à partir de nombreux essais, pour éliminer les échos et préciser la localisation. Dans le Vercors et le Mercantour, où de vastes territoires ont été prospectés par les bouquetins, les techniciens ont utilisé avec succès un avion équipé de récepteurs radio pour repérer les animaux munis de colliers émetteurs (MICHALLET, 1988).

Les émissions de balises ARGOS sont captées par deux satellites américains TIROS, placés en orbite à une distance d'environ 900 km de la terre. Les données sont transmises au Parc du Mercantour et au Parc du Vercors dans un délai très court (du jour au lendemain), après décodage et analyse au centre de recherche de Toulon (voir pour plus de détails: TERRIER, 1988 et TERRIER et CHATAIN, 1989).

A chaque contact radio ou visuel, les observateurs remplissent des fiches standardisées. L'ensemble des données est saisi et traité par chaque Parc, grâce à un logiciel de cartographie automatique (PC ARC INFO pour les Parcs du Mercantour et du Vercors et système SIRAC pour le Parc des Ecrins).

2) EXPLOITATION ET TRAITEMENT DES DONNÉES

Compte tenu de l'état d'avancement de la collecte des données sur le terrain, l'exploitation commune des localisations obtenues est limitée ici à la première année (mai 1989 à mai 1990), de façon à obtenir une période continue de 12 mois à partir du lâcher qui correspond au premier cycle annuel des animaux libérés.

Nous avons choisi d'étudier quelques paramètres de dispersion spatiale à partir du point de lâcher (ce dernier correspondant à la première localisation de chaque animal) en comparant 3 séquences temporelles ou périodes :

• Deux premiers mois après le lâcher

Cette période illustre la dispersion des bouquetins aussitôt après le lâcher. Elle se termine courant juillet et englobe la période «printanière» qui correspond à la

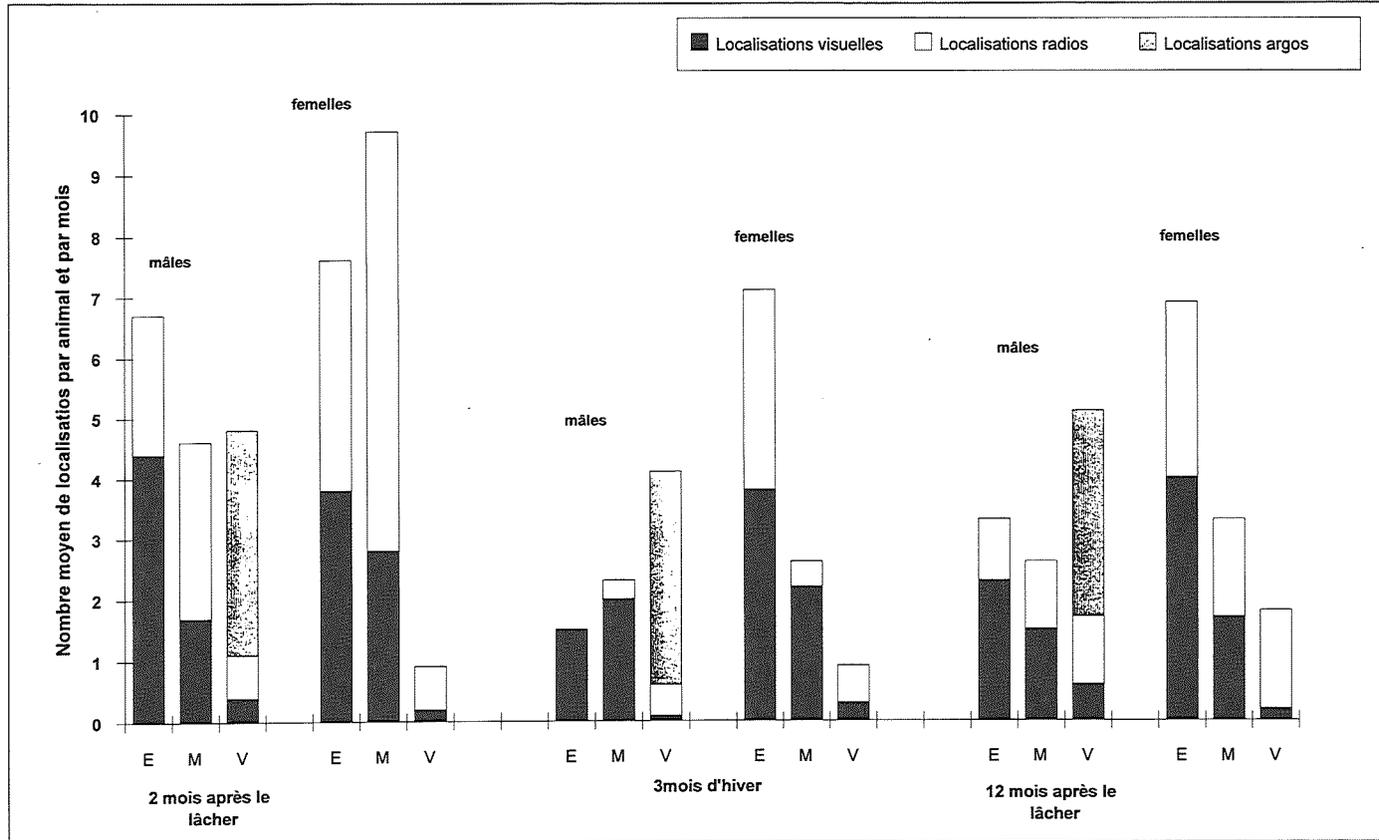


FIG. 3 - Nombre de localisations obtenues dans chaque site au cours de la première année de suivi après les lâchers de 1989.

repousse de la végétation et au retrait généralisé du manteau neigeux. Elle correspond, pour le bouquetin, à la période des mises-bas et se termine à une époque où, dans les populations installées dans des contextes biogéographiques comparables, les bouquetins commencent à occuper des espaces plus vastes situés plus haut en altitude (quartier «d'été-automne» *in* TERRIER *et al.*, *in prep.*).

• **Trois mois d'hiver: décembre, janvier, février**

La période hivernale est très souvent considérée comme vitale pour les populations d'ongulés de montagne (BERCUDOU, 1982; ELSNER, 1982). Elle correspond à une occupation de l'espace souvent réduite (TERRIER *et al.*, 1994) par rapport aux autres quartiers saisonniers. Cette période fait l'objet d'une attention particulière dans les projets de réintroduction du bouquetin (MENEGUZ *et al.*, 1986; TOSI *et al.*, 1986; CHOISY, 1988; VILLARET, 1987; TERRIER, 1987). C'est pourquoi nous avons retenu les mois de décembre-janvier-février qui correspondent pour les trois sites aux conditions d'enneigement, en général maximum. Il faut noter que ces trois mois ont été exceptionnellement peu enneigés pendant l'hiver 1989-1990.

• **Douze premiers mois**

La première année, dans sa globalité, permet de mettre en évidence les particularités des deux périodes précédentes au sein du cycle annuel.

Compte tenu du petit nombre de localisations disponibles par individu, nous avons limité le traitement des données individuelles à l'ensemble des 12 premiers mois, la variation des paramètres étudiés en fonction des périodes plus réduites ayant été réservée à l'approche globale (individus confondus).

Parallèlement à ce découpage temporel, nous avons réalisé deux approches successives et complémentaires :

– La première est globale et concerne l'ensemble des individus (mâles et femelles); elle permet de décrire et de comparer la distribution générale des bouquetins dans chaque site, en faisant apparaître des différences liées au sexe, aux différentes périodes étudiées et aux sites eux-mêmes.

– La seconde est individuelle; elle permet d'évaluer la position de chaque individu suivi dans le spectre des résultats précédents et surtout de comparer la variation individuelle au sein de chaque site et entre les sites. Cette dernière approche n'est possible qu'avec un nombre suffisant de localisation par individu et bien réparti dans le temps, éliminant de ce fait les données non exploitables. Ainsi, nous n'avons conservé pour cette analyse que les individus qui ont été localisés au moins 11 fois au cours de la première année.

L'approche globale, qui est plus approximative, permet par contre d'additionner et d'exploiter toutes les données récoltées.

Les informations géographiques mesurées ont été transformées en données numériques pouvant faire l'objet de calculs et de comparaison. Deux paramètres ont été retenus :

• **Un paramètre indicateur de l'enveloppe globale maximum de l'espace utilisé** à partir du point de lâcher, exprimé en unités de surface planimétriques (km²).

Compte tenu de l'hétérogénéité des échantillonnages réalisés dans chaque site (fig. 3), il était difficile de faire apparaître l'intensité de l'utilisation de l'espace.

C'est pourquoi les méthodes récentes, de type «probabiliste», qui sont fondées sur l'estimation d'une surface où l'animal a une probabilité «p» d'être rencontré (ANDERSON, 1982; ESCUDIER, 1987) ont été écartées au profit des méthodes plus «descriptives» qui mesurent simplement les dimensions d'un nuage de localisation en terme de surface ou en distance d'étirement et qui sont les plus couramment employées. Parmi celles-ci, nous avons éliminé: «la circular home range methode» (BURT, 1943; HAYNE, 1949 *in* HARESTAD et BUNNEL, 1979) en raison de la grande hétérogénéité des paysages. Nous avons préféré utiliser la méthode simple des polygones convexes (MORHR, 1947 *in* MORHR et STUMPF, 1966) dans sa forme la plus dépouillée et non pas avec les variantes proposées par HARVEY et BARBOUR, 1965 *in* MORHR et STUMPF, 1966 ou MARCHINTON et JETE, 1966, qui réalisent des modifications en fonction de la connaissance du terrain, ou bien MORHR et STUMPF, 1966, qui proposent de n'utiliser qu'un certain pourcentage des localisations pour définir le «centre du domaine» (core of the range) risquant, comme le souligne GARSHELIS, 1983, «d'exclure des zones importantes souvent marginales et peu échantillonnées».

Le polygone convexe nous apparaît intéressant vis-à-vis de notre problématique, car il permet de comparer les résultats obtenus dans les trois sites et de montrer les variations individuelles, sans introduire de biais liés à l'empirisme d'une réduction volontaire de certains territoires, jugés non favorables à l'espèce, ou lié à une pression d'échantillonnage irrégulière dans l'espace et le temps. Cette méthode est, comme le rappellent HARRIS *et al.*, 1990, naturellement très sensible aux localisations occasionnelles excentrées par rapport à la zone régulièrement occupée. C'est pourquoi nous utilisons les résultats bruts obtenus comme des éléments de comparaison entre les individus et les sites et, nous entourons leurs interprétations biologiques des réserves appropriées aux limites de notre plan d'échantillonnage.

Il va de soi que l'espace ainsi limité n'a aucun sens par rapport au concept de domaine vital, qui correspond à «l'ensemble des lieux fréquentés par un individu ou groupe d'individus pendant une période donnée» (RICHARD, 1970). Par convention et, pour éviter toute confusion avec l'espace réellement utilisé par les bouquetins, nous employons le terme de «Polygone Maximum Observé» (PMO).

- **Un paramètre indicateur de la distance maximum parcourue à partir d'un point de lâcher et la direction empruntée**

Ce second paramètre mesure la distance qui sépare un point de lâcher de la localisation la plus éloignée obtenue pour chaque individu. Il peut être considéré comme «la distance maximum de dispersion individuelle observée». Pour faire référence à la bibliographie, cette mesure correspond à une adaptation de «la plus grande distance qui sépare deux localisations (ou capture) dans un même échantillon de localisations», méthode utilisée par HAYNE, 1949; MARCHINTON et JETE, 1966, ou plus récemment ELISON *et al.*, 1989, où nous utilisons le lieu de lâcher comme point de départ commun à tous les animaux.

Nous avons préféré utiliser ces mesures très simples d'utilisation qui permettaient de montrer, dans une première approche, une certaine diversité des comportements rencontrés, en se réservant la possibilité d'utiliser à la fin de la récolte des données, des méthodes plus élaborées compte tenu en particulier de l'amélioration de la pression d'échantillonnage liée à l'utilisation systématique de colliers émetteurs en 1990 (méthode basée sur le calcul de «centroïdes», SCHERRER, 1984 ou «centres d'activités», HAYNE, 1949).

III. - RÉSULTATS

1) SITE DES ÉCRINS

a) Cas des mâles

• Période du 19/04/1989 au 18/06/1989 (deux premiers mois)

Durant les deux mois qui ont suivi le lâcher, 107 observations ont été réalisées (70 visuelles et 37 par radio). Elles nous permettent de préciser les mouvements suivants :

- Un déplacement au bout de dix jours d'une quinzaine de kilomètres vers le nord, puis vers l'est, des deux mâles adultes de 6 à 7 ans.
- Un déplacement des deux mâles adultes, un mois après le lâcher, vers l'est suivi d'un retour sur le site du lâcher. Un des mâles traverse alors la vallée à son point le plus étroit et le plus bas (800m) et emprunte une longue arête nord-sud à l'ouest d'Entraigues jusqu'au vaste plateau de Taillefer. Quinze jours plus tard, il est de retour sur le site du lâcher, puis rejoint la zone de Valse-nestre.
- Nous avons eu peu de contacts visuels avec les autres mâles. Certains ont été revus sur le site du lâcher et, le plus jeune (1 an) a suivi un certain temps les deux grands mâles.
- L'enveloppe globale (PMO) pour cette période est de 192km² (fig. 4).
- Les distances maximales parcourues à partir du site du lâcher sont de 18km pour le mâle qui a fait un aller-retour sur le Taillefer, et de 14km pour les deux mâles qui ont changé de secteur (fig. 13).

• Période hivernale: décembre 1989, janvier et février 1990

Les mâles ayant perdu leurs colliers auto-détachables durant l'été, nous avons seulement des contacts visuels au nombre de 35.

Nous avons assisté à un regroupement des mâles autour des femelles, durant le rut, sur deux sites assez rapprochés. La surface utilisée, durant cette période, est de 58km², si on considère l'ensemble des mâles. Mais si on ne prend pas en compte celui qui s'est isolé dans le massif du Taillefer à l'ouest, la superficie se réduit à 20km². Ce dernier animal a regagné, avant les chutes de neige de février, une zone de basse altitude à une dizaine de kilomètres du site du lâcher (fig. 4).

• Période d'une année à compter du lâcher

Durant cette période, 659 observations ont été réalisées (392 visuelles et 267 par radio). Le déplacement effectué par le jeune mâle (2 ans) au bout du massif du Taillefer, où il est resté jusqu'en janvier, et celui effectué par un mâle adulte de 6 ans vers le massif de l'Oisans à l'est ont agrandi la surface prospectée durant les deux premiers mois. Celle-ci est au bout d'un an de 360 km². Cependant, si on ne prend pas en compte le jeune animal qui s'est isolé, la surface exploitée est de 255 km².

Les PMO correspondants à chaque individu varient de 52 à 178km² et la moyenne pour les huit mâles est de 100km² (fig. 12).

Nous constatons que les grands déplacements (maximum 24km) ont lieu dans les cinq premiers mois qui ont suivi le lâcher. Les valeurs des déplacements varient de 12 à 24km, leur valeur moyenne est de 16km (fig. 11).

Remarque. - Il y a lieu de noter que dans les premiers mois, les animaux ont exploré 60% du territoire occupé pendant une année (80% si on ne prend pas en

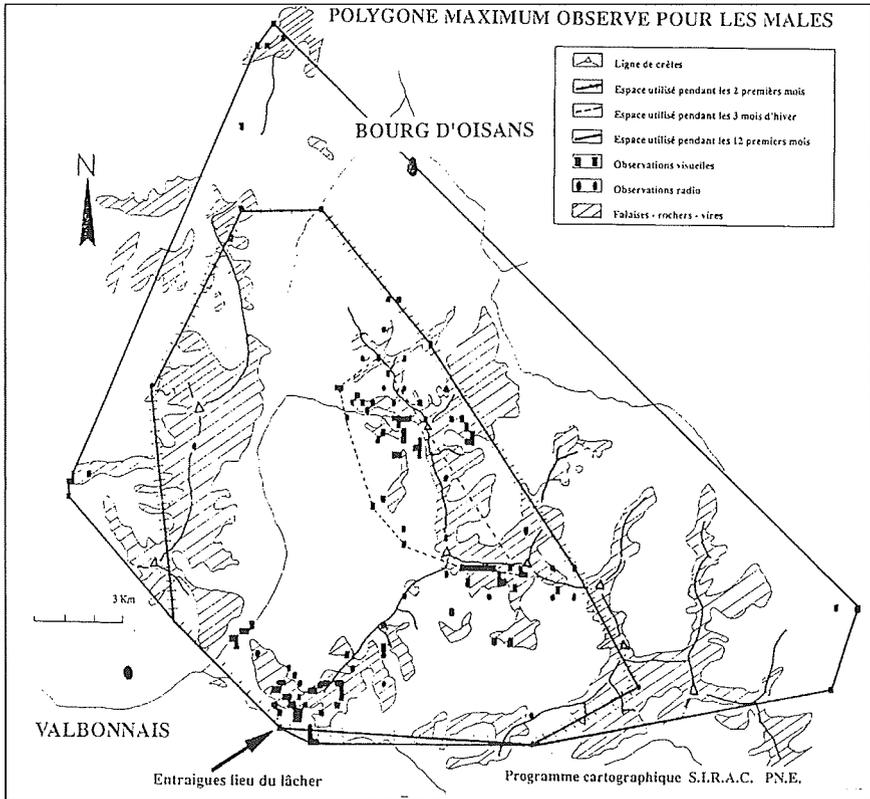


FIG. 4 - Localisations obtenues et polygones maxima observés (PMO) pour les mâles dans le parc national des Ecrins.

compte le jeune mâle). Durant l'hiver, la zone utilisée est très réduite: 6% de la zone utilisée annuellement.

L'ensemble des secteurs fréquentés se trouve au nord du site du lâcher et si l'on excepte le massif du Taillefer à l'ouest, tous sont reliés au site du lâcher par des systèmes simples d'arêtes.

La vallée du Véneon au nord n'a pas été franchie bien qu'il s'y trouve des sites favorables au bouquetin. Le jeune mâle, qui s'est isolé du groupe, a reçu «visite», durant le mois de juillet, d'un mâle de 5 à 6 ans qui est resté avec lui plusieurs jours. Alors que ce dernier est retourné rapidement vers les autres animaux, le premier est resté isolé. Durant le mois de janvier, il s'est rapproché et a passé l'hiver sur une zone rocheuse à 1500m d'altitude. Il a rejoint sa zone d'estive vers le 2 mai 1990.

b) Cas des femelles

• **Période du 18/04/1989 au 18/06/1989 (deux mois)**

Durant les deux mois qui ont suivi le lâcher, nous avons réalisé 107 observations (70 visuelles et 37 par radio). Au bout de vingt jours, nous observons un déplacement vers l'est de quelques femelles, deux d'entre elles s'éloignent vers le nord ensuite. Quatre d'entre elles vont mettre bas, ce qui va limiter leur déplacement dès la fin du mois de mai.

La surface ainsi prospectée est de 68km² et les distances parcourues varient de 2 à 15,5km (fig. 5 et 11).

• **Période hivernale (décembre, janvier, février)**

Durant cette période, 170 observations sont réalisées (91 visuelles et 79 par radio). A partir de quatre étagnes et de leurs cabris, deux groupes se sont formés durant l'été et les animaux sont restés relativement cantonnés en hiver, à peu de distance l'un de l'autre. La surface utilisée est de 30km² (fig. 5).

• **Période d'une année à compter du lâcher**

Durant cette période, 659 observations sont réalisées (392 visuelles et 267 par radio). La surface prospectée par l'ensemble des femelles durant les douze mois est de 98km². Cette valeur varie de 41 à 86km² pour les huit étagnes, avec une moyenne de 61km² (fig. 5 et 13).

Remarque. - Comme pour les mâles, les femelles même gestantes se sont rapidement déplacées vers le nord-est en empruntant les mêmes systèmes d'arêtes.

Le territoire prospecté durant les deux derniers mois est égal à 60% de celui occupé pendant une année et celui utilisé en hiver en représente près de 30%.

Il y a peu de variations dans les distances parcourues par les animaux femelles. Celles qui ont mis bas tout près du site de lâcher ont ensuite rejoint les autres.

Enfin, il faut noter un rassemblement de tous les animaux (mâles et femelles, à l'exception du jeune mâle isolé) à la fin du mois d'août et de novembre.

2) SITE DU MERCANTOUR

a) Cas des mâles (fig. 6)

• **Période du 11/05/1989 au 11/07/1989 (deux mois)**

46 localisations ont été obtenues dont 17 visuelles et 29 par radio.

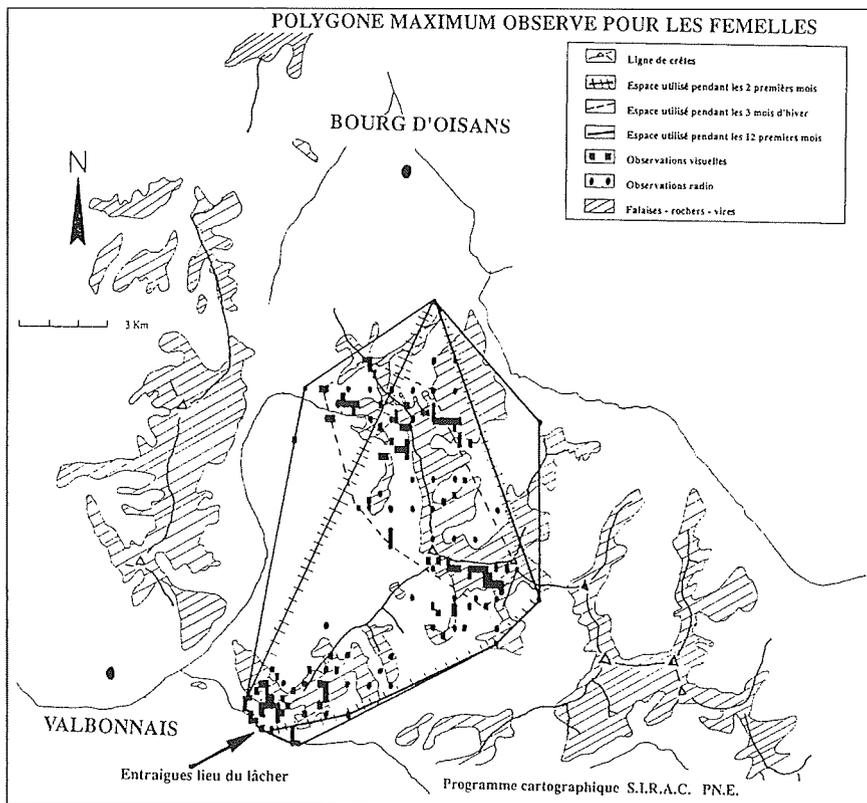


FIG. 5 - Localisations obtenues et polygones maxima observés (PMO) pour les femelles dans le parc national des Ecrins.

DÉPLACEMENTS DE BOUQUETINS DES ALPES

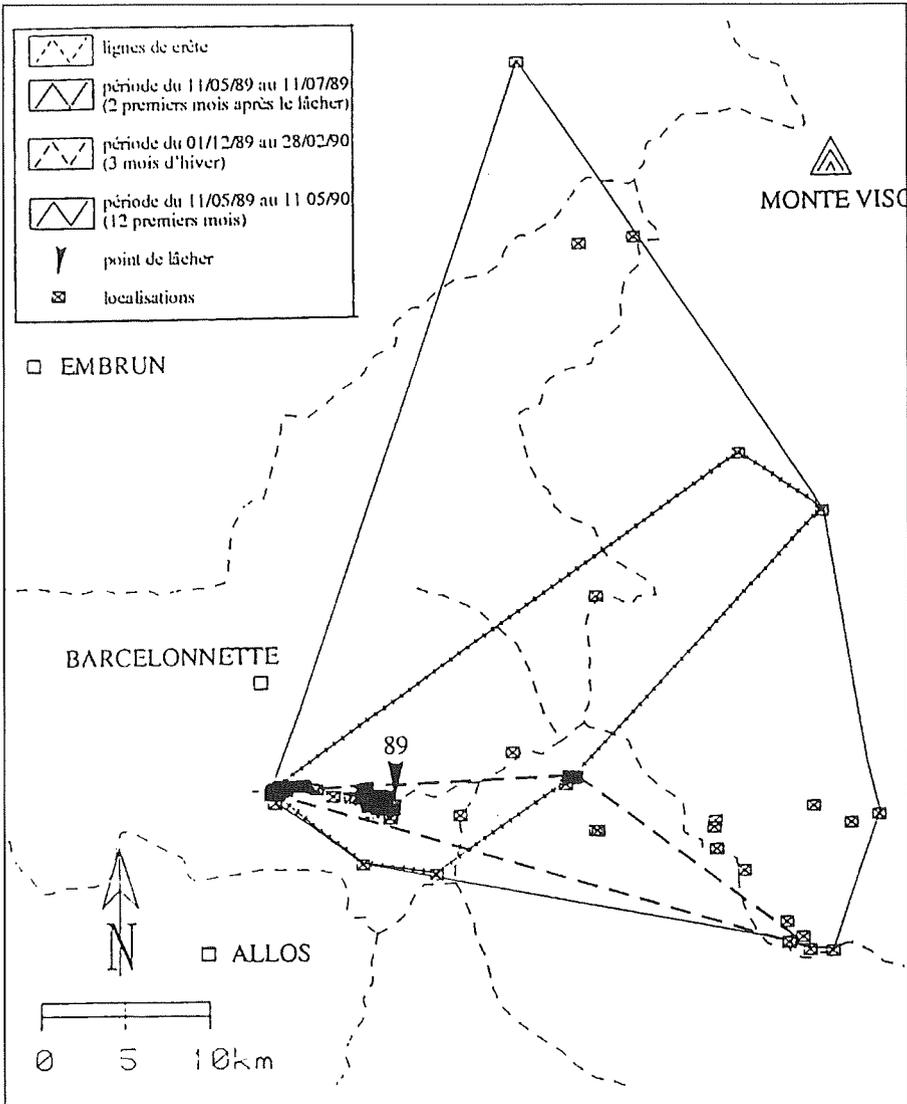


FIG. 6 - Localisations obtenues et polygones maxima observés (PMO) pour les mâles dans le parc national du Mercantour (lâcher de 1989).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Leur enveloppe globale (PMO) couvre 291 km². Cet espace est étiré vers le nord-est par un individu âgé de deux ans et de deux autres âgés de quatre ans. Les autres individus, non équipés d'émetteurs, ayant été très peu observés malgré des recherches nombreuses dans la zone du lâcher. La direction empruntée correspond à l'axe principal des lignes de crêtes qui communiquent vers l'est avec la chaîne principale des Alpes-Maritimes. Vers l'ouest, la ligne de crête est interrompue par le vallon du Bachelard, à une distance d'environ 10 km du point de lâcher. Au-delà de cette limite, aucune observation n'a été signalée.

• Période du 01/12/1989 au 28/02/1990 (trois mois d'hiver)

En hiver, 35 localisations ont été obtenues dont 30 visuelles et 5 par radio. L'axe principal de la distribution des animaux est orienté vers l'est/sud-est et l'enveloppe globale de l'espace utilisée (PMO) couvre 102 km². A cette période, deux individus étaient localisés sur le site de lâcher, un autre occupait une zone rocheuse relativement isolée, 10 km plus à l'est (Mont des Fourches), les plus éloignés étant situés en Italie à environ 30 km du point de départ. Le sixième mâle demeurait introuvable.

• Ensemble des douze premiers mois

156 localisations ont été obtenues dont 91 visuelles et 65 par radio. La première année est caractérisée par une enveloppe globale très vaste (PMO = 1 100 km²), étirée vers l'est avec des prolongements vers le nord et le sud-est, suivant la configuration générale du relief. L'étirement du polygone provient des déplacements des trois mêmes individus, l'un d'eux ayant prospecté la partie nord de cet espace et les deux autres la partie sud-est, pratiquement à mi-chemin entre le site de capture et le site de lâcher. La première période (deux premiers mois) occupe 26,1% de cette surface contre 9,2% pour l'hiver, période à laquelle les déplacements semblent plus réduits. Le détail des données par individu concernant les polygones fait apparaître la diversité des comportements. On obtient pour les mâles une valeur moyenne de 202,4 km², avec une étendue de la variation égale à 730,6 (minimum = 2,2 km²; maximum = 732,8 km²).

La deuxième mesure adoptée (plus grande distance observée à partir du point de lâcher (fig. 11)) subit elle aussi des variations importantes avec une étendue de la variation égale à 43,8 km pour les valeurs extrêmes de 2,5 km (minimum) et 46,3 km (maximum) et une moyenne de 24,1 km.

b) Cas des femelles et comparaison avec les mâles (fig. 7)

• Période du 11/05/1989 au 11/07/1989 (deux premiers mois)

144 localisations ont été obtenues dont 45 visuelles et 109 par radio. Le PMO correspondant est étiré vers le nord-est par un individu âgé de 7 ans. Il couvre une surface de 242 km². Il est, au regard de sa forme et de la configuration générale du relief, comparable au cas de figure des mâles.

• Période du 01/02/1990 au 28/02/1990 (trois mois d'hiver)

En hiver, 64 localisations ont été obtenues dont 53 visuelles et 11 par radio. Le PMO occupe une surface de 133 km². Il est fortement étiré vers le sud-est, tout comme l'est celui des mâles, jusqu'à une distance 55 km linéaires par rapport au point de lâcher. Deux femelles occupaient alors une extrémité, en compagnie d'un mâle issu du lâcher et de quelques individus (mâles et femelles) non marqués (zone régulièrement fréquentée par les bouquetins d'une petite population issue d'un

phénomène de colonisation naturelle, à partir de la population de l'Argentera-Mercantour). Une autre femelle occupait, en compagnie d'un mâle, le versant escarpé du mont des Fouches cité précédemment. Les cinq autres individus suivis demeuraient à Bayasse, en compagnie de deux mâles lâchés en 1989 et des cinq animaux installés, suite à la première opération réalisée en 1987 (deux femelles, deux cabris et un mâle lâchés de Roche Grande, *in* ROSSI et TERRIER, 1990), portant à douze individus la taille du «noyau» présent sur le site même de lâcher.

• **Douze premiers mois**

320 localisations ont été obtenues dont 157 par radio et 163 visuelles. Le polygone convexe correspondant couvre une surface de 667 km². La première période occupe environ 36% de cet espace et l'hiver environ 20%. Il représente environ 55% de la surface totale occupée par les deux sexes confondus alors que les mâles l'occupent pratiquement en totalité (91%).

Les données individuelles font apparaître, comme chez les mâles, une variation importante du comportement: si la moyenne des polygones individuels (fig. 12) est de 87,4 km², les valeurs maximales et minimales sont respectivement de 2 km² et 481 km². Le second paramètre mesuré (fig. 11) illustre également la dispersion des données avec une étendue de la variation égale à 34,8 km linéaires, pour un minimum de 2,4 km, un maximum de 37,2 km autour d'une valeur moyenne de 14,7 km.

c) *Comparaison entre les opérations de 1987 et 1989
(douze premiers mois, mâles et femelles confondus)*

La superposition des polygones correspondants fait apparaître les directions opposées des axes de dispersion qu'ont empruntés les animaux en 1987 et en 1989 (fig. 8). Les premiers animaux lâchés se sont rapidement déplacés vers l'ouest, occupant un espace vaste de plus de 200 km² dont la structure est constituée par les crêtes qui limitent le bassin versant du Haut-Verdon et se prolongent au nord-ouest vers le lac de Serre-Ponçon (ROSSI et TERRIER, 1990). En 1989, au contraire, l'axe de dispersion est orienté à l'est, direction qui offre de plus grandes possibilités, compte tenu de la continuité parfaite des massifs montagneux. La forme du polygone convexe est à ce titre éloquent puisqu'elle représente un cône s'élargissant à ses deux extrémités nord-est et sud-est, reflétant le partage de deux directions opposées de la ligne de crête principale au niveau du col de Larche.

Il est remarquable de constater que le réseau des lignes de crêtes qui semble avoir guidé les bouquetins, dans leurs déplacements, occupe une tranche d'altitude comprise entre 2000 m et 3000 m d'altitude, dont les points les plus bas sont constitués en 1987 par les cols de la Cayolle (2 327 m), des Champs (2 191 m) et d'Allos (2 240 m) et en 1989 par les cols de Raspaillon (2 513 m) et de Larche (1 991 m). Le seul effet de rupture que ces cols présentent dans les paysages de haute montagne visités est l'absence de zone rocheuse escarpée, le milieu dominant étant caractérisé par des pelouses. G. LOMBARD (comm. orale) a eu la chance d'observer un individu mâle en train de traverser les pelouses du col de Larche, en pleine journée.

3) SITE DU VERCORS

a) *Cas des mâles (fig. 9)*

• **Deux premiers mois (période du 12/05/1989 au 12/07/1989)**

Durant les deux mois qui ont suivi le lâcher, 66 observations ont été réalisées

DÉPLACEMENTS DE BOUQUETINS DES ALPES

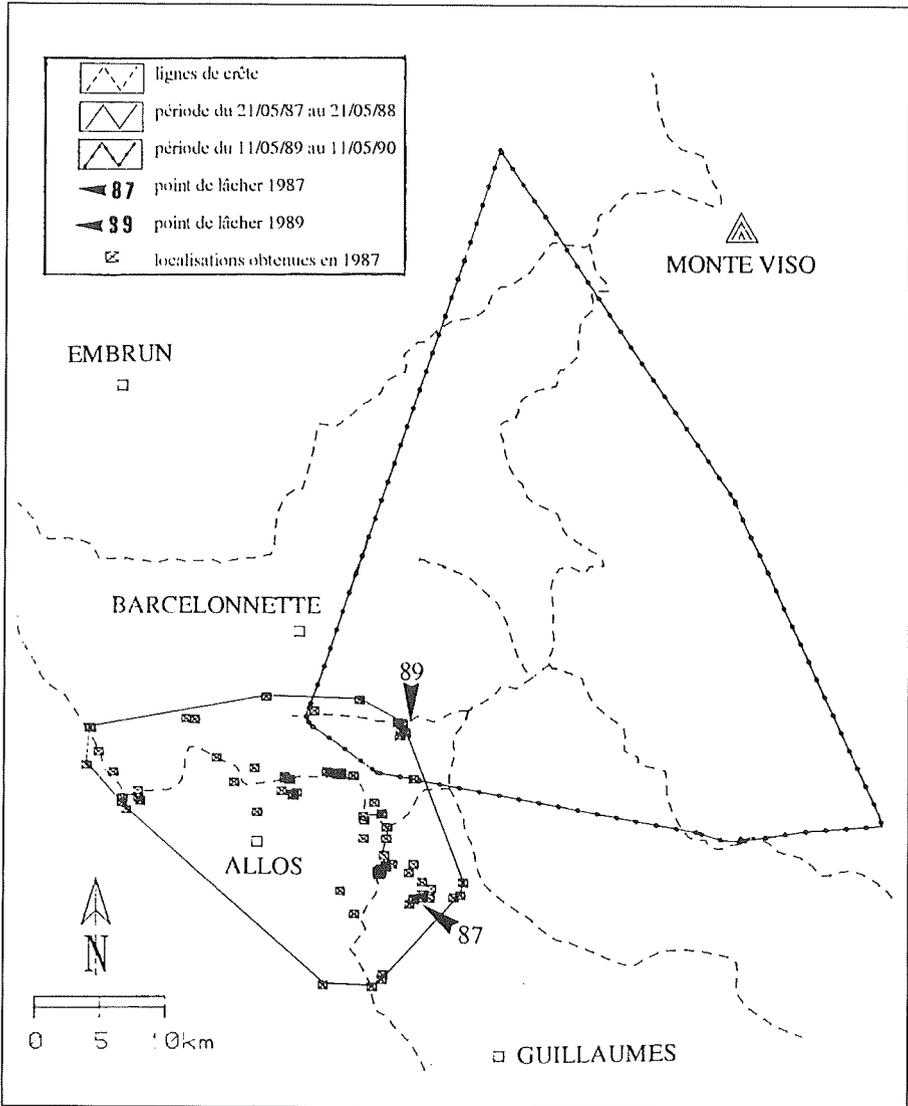


FIG. 8 - Localisations obtenues de mai 1987 à mai 1988 avec le premier lâcher réalisé dans le parc national du Mercantour (sexes confondus) et comparaison du PMO correspondant avec celui obtenu en 1989 avec le deuxième lâcher.

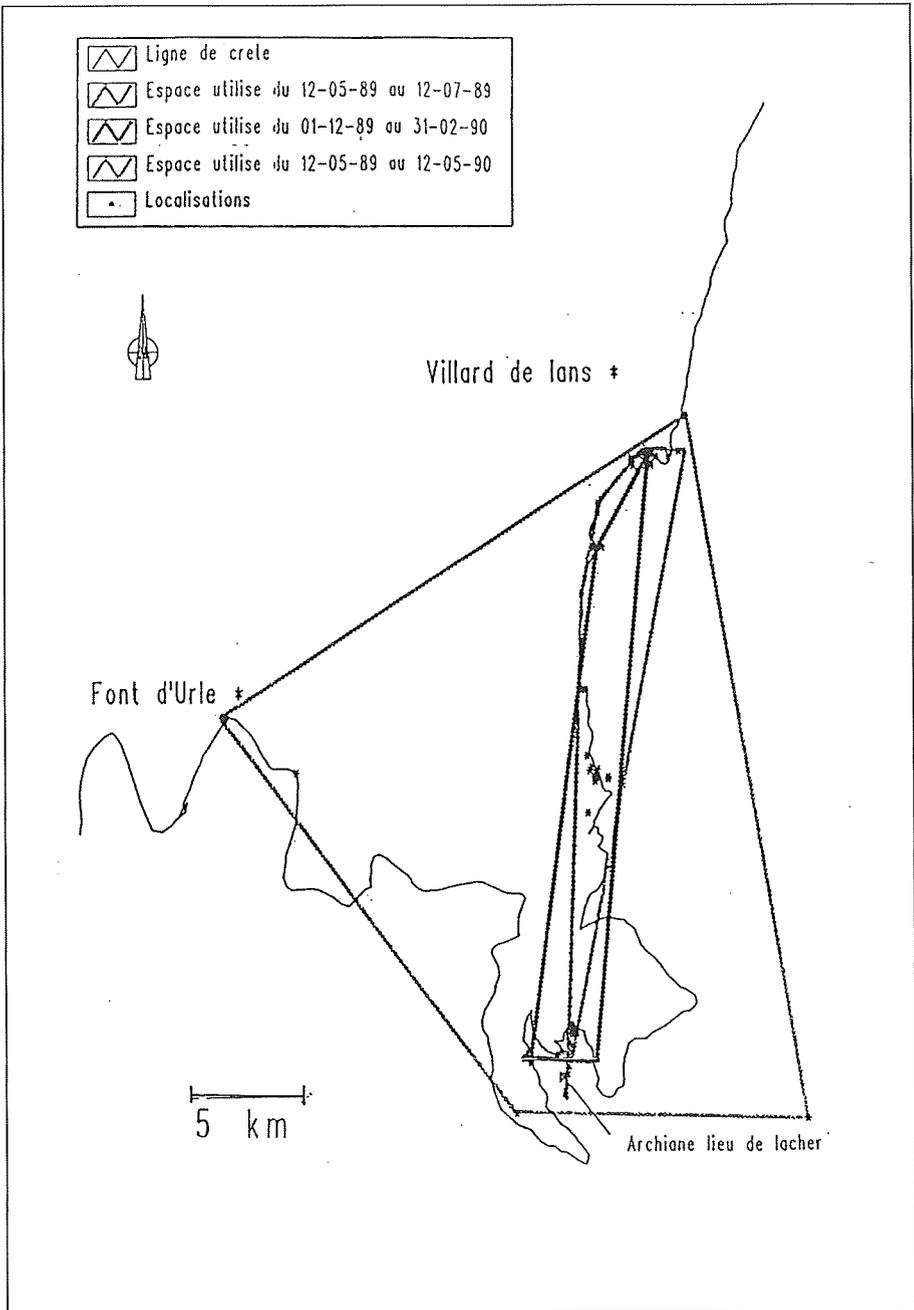


Fig. 9 - Localisations obtenues et polygones maxima observés (PMO) pour les mâles dans le parc naturel régional du Vercors.

(5 visuelles, 9 par radio et 52 par balise Argos). Elles nous permettent de constater que les mâles ont occupé principalement deux sites: le Grand Veymont et la Grande Moucherolle, situés respectivement à 13km et 30km au nord du point de lâcher. Le Polygone Maximum Observé (PMO) durant cette période pour l'ensemble des animaux représente 122km².

• **Période hivernale: décembre 1989, janvier et février 1990**

Durant cette période, nous avons réalisé 90 observations (3 visuelles, 13 par radio et 74 par balise Argos). On s'aperçoit que si précédemment les mâles occupaient plutôt la partie nord du Vercors, durant l'hiver, l'occupation des mâles était plus importante au sud qu'au nord. Ceci s'explique par la descente des mâles pour le rut qui s'est déroulé uniquement sur le lieu du lâcher. Le PMO présente une surface de 41,5km².

• **Période d'une année à compter du lâcher**

Durant cette période, 405 observations sont réalisées (48 visuelles, 91 par radio et 266 par balise Argos). Le PMO correspondant est important, du fait de l'isolation d'un bouquetin vers le nord-est (Font d'Urle) et d'une observation à l'extrême est (Joccou) par rapport au point de lâcher. Le PMO est de l'ordre de 534 km², mais cependant si on exclut les observations de Font d'Urle et de Joccou on s'aperçoit que les bouquetins utilisent uniquement la ligne de crête constituée en majorité par les falaises, ce qui représente une surface de 130km².

Les distances maximales parcourues à partir du site du lâcher sont (fig. 11):

- 35km vers le nord,
- 32km vers le nord-ouest (Font d'Urle),
- 17km vers l'est.

Les PMO pour chaque individu varient de 14 à 241km² et la moyenne pour les sept mâles équipés d'émetteurs est de 75km² (fig. 12).

b) Cas des femelles (fig. 10)

• **Période de dispersion**

Durant les deux mois qui ont suivi le lâcher, nous avons réalisé 15 observations (3 visuelles et 11 par radio).

Au cours de cette période:

- 4 femelles sont restées sur le site du lâcher,
- 1 a effectué un déplacement de 3km vers l'ouest,
- 3 sont montées vers le nord: 2 au Grand Veymont (13km) et une à 39km au nord du point de lâcher.

Le PMO est de 64km² et les distances maximum parcourues varient de quelques centaines de mètres à 39km (fig. 11).

• **Période hivernale**

Durant cette période, 22 observations sont réalisées (6 visuelles et 16 par radio). On s'aperçoit que le PMO est très réduit (66km²), ceci s'explique par un hivernage réalisé sur deux sites:

- le Grand Veymont,
- le Cirque d'Archiane.

• **Période d'une année à compter du lâcher**

Durant cette période, 178 observations sont réalisées (20 visuelles et 158 par radio). Le PMO pour l'ensemble des femelles durant les 12 mois est de 162 km².

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

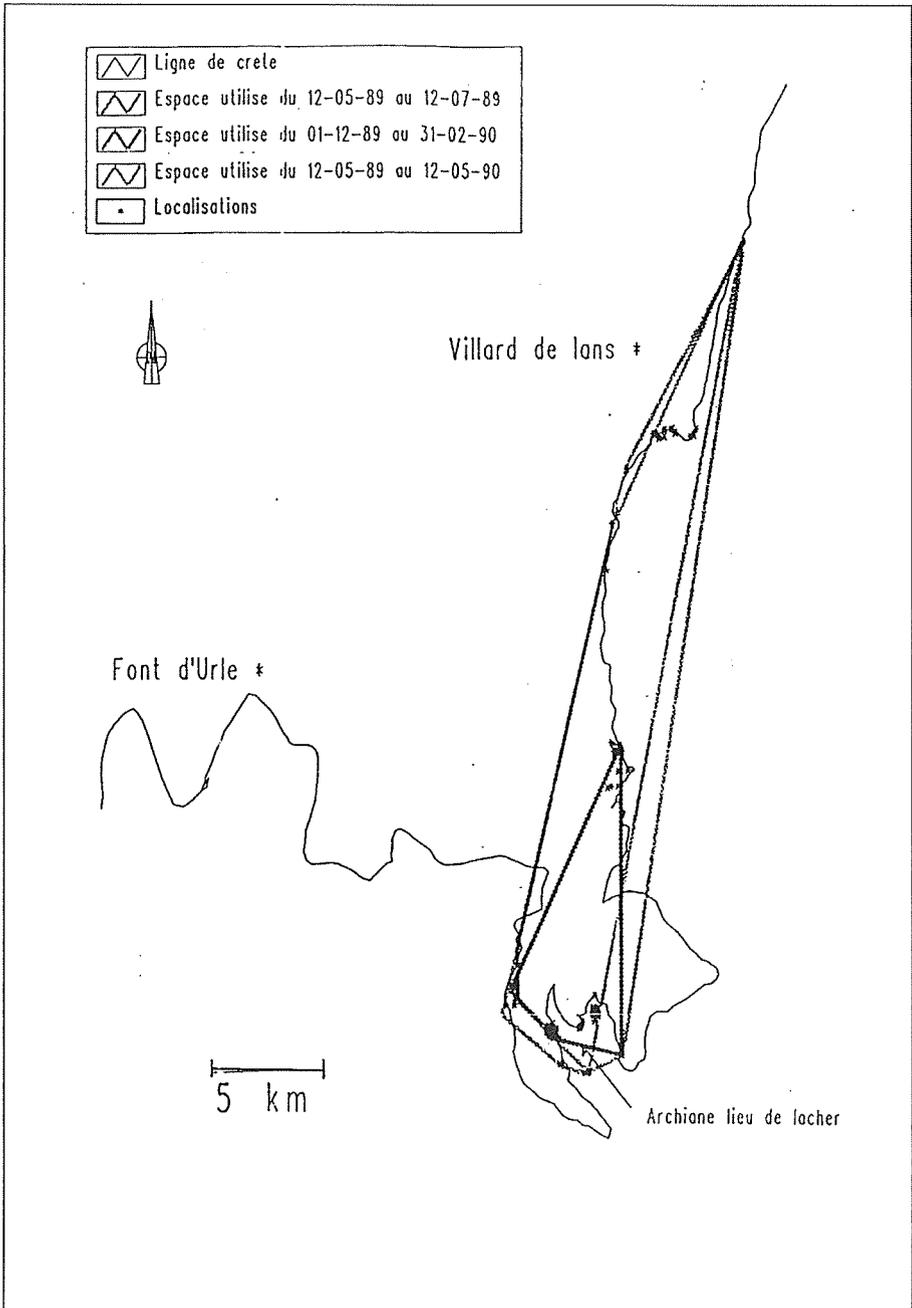


FIG. 10 - Localisations obtenues et polygones maxima observés (PMO) pour les femelles dans le parc naturel régional du Vercors.

DÉPLACEMENTS DE BOUQUETINS DES ALPES

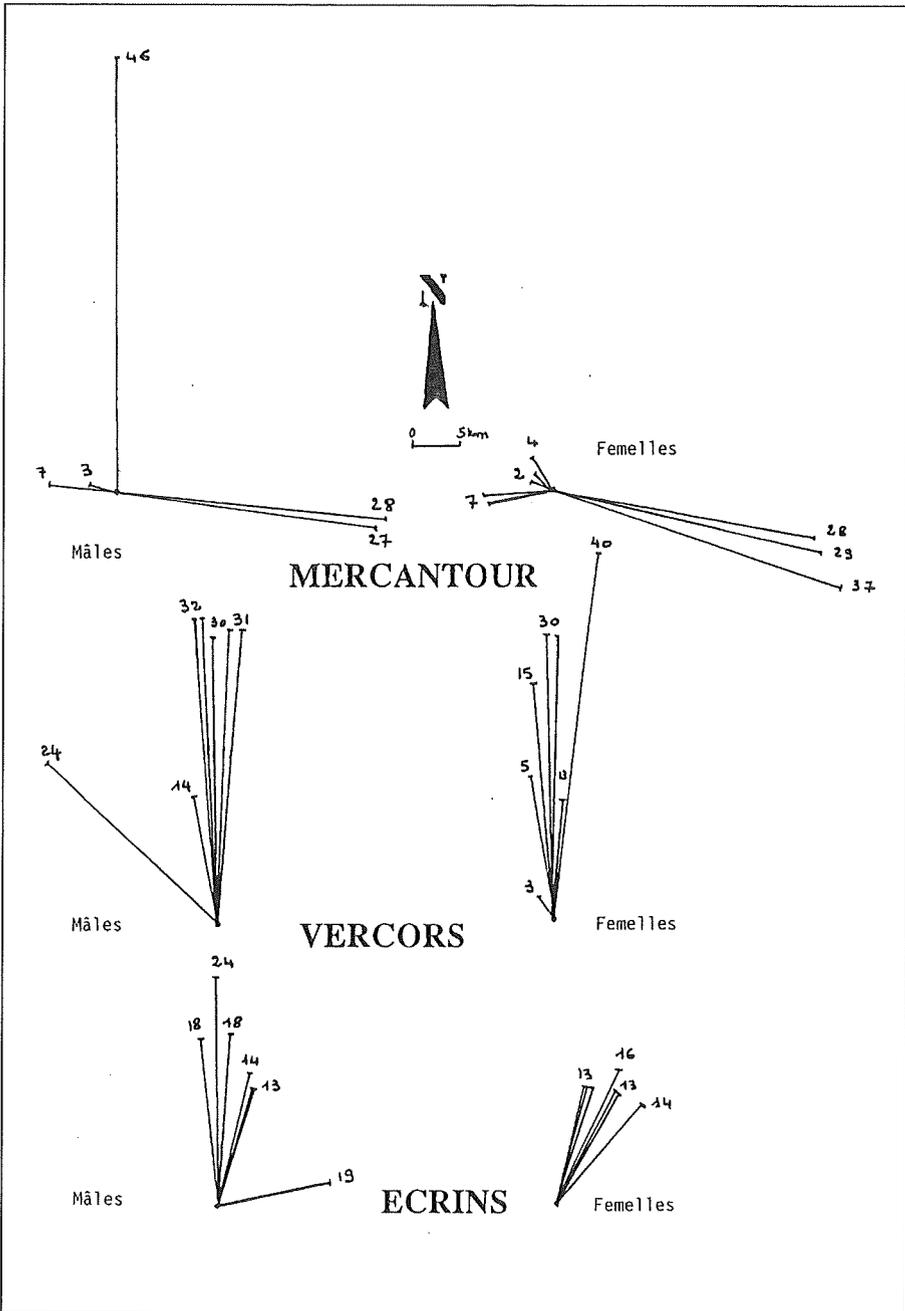


FIG. 11 - Comparaison entre les trois sites des déplacements maxima observés individuels et des directions correspondantes (première année de suivi des bouquetins lâchés en 1989).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Cette valeur varie de 4,5 à 82 km² pour les étagnes avec une moyenne de 20 km² (fig. 12).

Les grands déplacements ont eu lieu avant les mises bas, leurs variations sont assez importantes de 3 à 40 km, soit une moyenne de 20 km (fig. 11).

Remarque. - Dans tous les cas, hormis les deux points extrêmes, la population de bouquetins occupe la ligne de crête rocheuse orientée nord-sud, car trois sites sont principalement occupés :

- le Cirque d'Archiane où la majorité des femelles se trouvent,
- le Grand Veymont,
- la Grande Moucherolle où la majorité des mâles sont cantonnés.

Ce qui constitue une population divisée en deux noyaux bien distincts.

4) COMPARAISON INTER-SITE : PRINCIPALES TENDANCES

a) *Variation inter-site de la taille des PMO, individus confondus*

Les sites présentent des amplitudes de dispersion différentes (fig. 13) avec, par ordre croissant :

- les Ecrins, PMO, 12 mois = 360 km²
- le Vercors, PMO, 12 mois = 665 km²
- le Mercantour, PMO, 12 mois = 1 292 km².

La même tendance est observée si on différencie les sexes et si, pour chaque sexe, on différencie les séquences étudiées.

b) *Variation de la taille des PMO, en fonction des séquences temporelles, individus confondus*

Tous sexes confondus, les polygones hivernaux sont plus réduits que les polygones des deux premiers mois, dans chaque site (fig. 13). Si on différencie les sexes, on observe le même phénomène à l'exception du Vercors où il n'y a pas de différence sensible entre l'hiver et les deux premiers mois dans le cas des mâles.

Parmi ces tendances, on peut remarquer que par rapport au Mercantour et au Vercors, le site des Ecrins (fig. 13) présente des écarts moins prononcés entre les différentes périodes.

c) *Variations individuelles*

L'examen du comportement individuel au cours des douze mois montre, en particulier, que la taille des polygones «individus confondus» est à attribuer aux déplacements «remarquables» de quelques individus.

Le cas le plus frappant concerne le Mercantour où les variations individuelles sont globalement les plus fortes (fig. 11 et 12). Mais on remarque également que l'éloignement maximum observé par rapport au point du lâcher est très variable parmi les femelles, dans le Vercors.

Le site des Ecrins offre, en comparaison, des variations individuelles beaucoup plus réduites. Cela se vérifie en particulier pour les femelles tant pour les polygones que pour les éloignements maximums observés. Le site du Vercors occupe une position intermédiaire.

De la comparaison visuelle des diagrammes relatifs aux PMO individuels (fig. 12), se dégage une tendance à la dispersion supérieure chez les mâles.

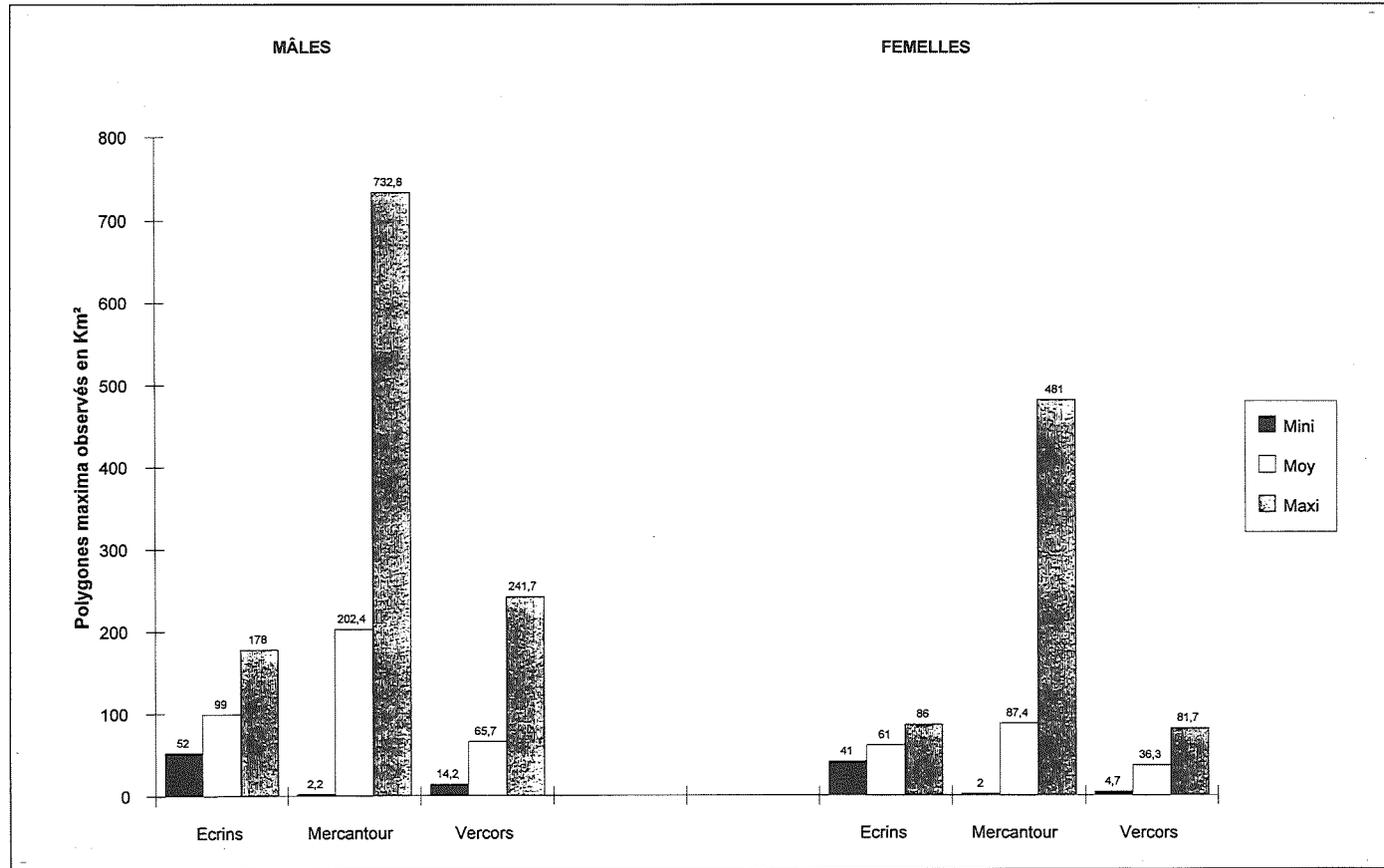


FIG. 12 - Variations individuelles des PMO durant les douze premiers mois du suivi des bouquetins lâchés en 1989.

La même tendance se dégage vis-à-vis de l'éloignement maximum observé, la différence entre les deux sexes portant moins sur les performances individuelles obtenues que sur le nombre des individus concernés (fig. 11).

IV. - DISCUSSION ET PREMIÈRES CONCLUSIONS

L'étude de la variabilité de quelques paramètres simples de dispersion spatiale autour des points de lâchers a permis de mettre en évidence, d'une part les grandes capacités du Bouquetin des Alpes à «prospector» les nouveaux espaces qui lui étaient offerts, et d'autre part de montrer l'extrême variation des modalités d'occupation de l'espace qui peuvent exister d'un individu à un autre et d'un site à un autre. Des variations liées au sexe ressortent de l'ensemble de ces premiers résultats avec, en particulier, une distance maximum de dispersion plus grande chez certains mâles. Nous essayerons avec l'ensemble des données (lâchers de 1989 et 1990) de tester la signification statistique des premières tendances observées en prenant également en compte l'âge des individus.

La variation des paramètres étudiés permet d'opérer un classement en fonction des sites, le Mercantour étant celui qui offre les plus grandes variations (certains animaux sont restés sur place, d'autres détiennent les records de surface et de distance) et le site des Ecrins celui qui présente la plus grande homogénéité (écarts inter-individuels plus faibles, en particulier pour les femelles, et dispersion générale de moins grande amplitude). Le site du Vercors occupe une position intermédiaire.

Cette diversité comportementale individuelle est liée à la structure du relief et au degré de dispersion des habitats *a priori* favorables qui caractérisent les régions prospectées par les bouquetins. En effet, au-delà de la description détaillée des sites même de lâcher qui ont été sélectionnés sur la base de critères semblables disponibles dans la bibliographie, l'environnement pris dans un contexte géographique plus vaste de l'ordre de 200 à 300 km² et qui constitue le support des localisations obtenues, révèle des différences importantes dont l'essentiel nous paraît être *a priori*:

- dans les Ecrins, un massif granitique assez compact, avec un fort dénivellé, présentant une excellente continuité des habitats favorables qui occupent une part considérable de l'espace disponible (fig. 4 et 5).
- dans le Vercors, une structure tabulaire dont seule la mince bordure orientale, étendue sur près de 40 km linéaires du nord au sud, présente les caractéristiques géomorphologiques correspondant aux besoins de l'espèce, ayant pour effet de «canaliser» les déplacements des bouquetins qui ont fréquenté le massif dans sa quasi-totalité. Ce dernier est naturellement limité par des plaines et des vallées (nord, est et ouest) et une zone de moyenne montagne très forestière au sud (Diois, col de Lus).
- dans le Mercantour, la grande variété inter-individuelle est à relier avec des paysages ouverts, un habitat *a priori* plus dispersé et un réseau de crêtes rocheuses pratiquement continu, entre 2 000 et 3 000 m qui relie les massifs les uns aux autres, sur de très grandes distances vers l'ouest et le sud, et plus encore vers le nord-est (Mont-Viso, Queyras) et le sud-est (Alpes-Maritimes).

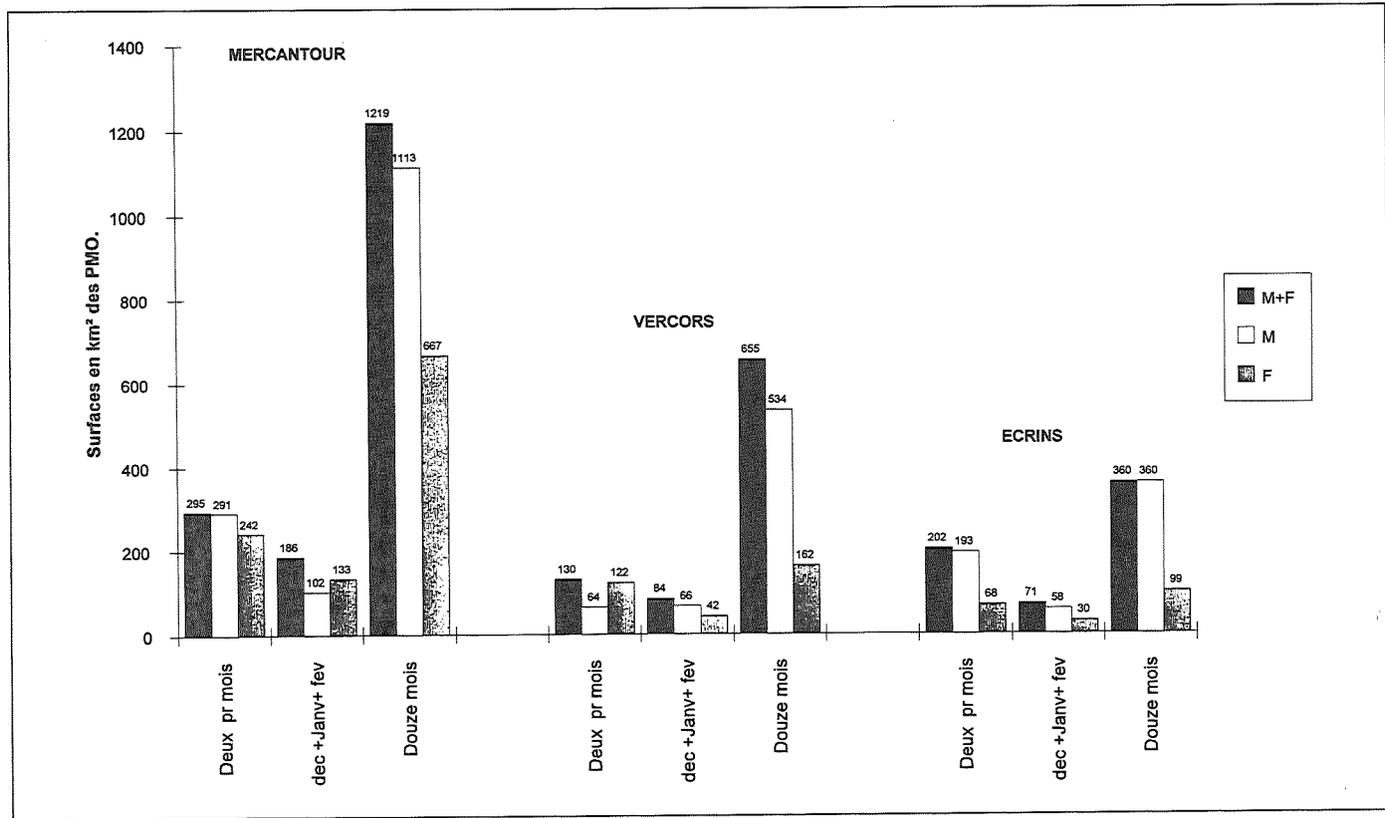


FIG. 13 - Comparaison entre les trois sites des PMO obtenus pour l'ensemble des individus (M + F), l'ensemble des mâles (M) et l'ensemble des femelles (F).

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Dans une prochaine étape, nous essayerons de décrire la phase de stabilisation des animaux après la phase de dispersion, en individualisant les différents groupes sociaux qui se sont constitués à partir des points de lâcher et leur localisation géographique.

Il serait alors extrêmement intéressant d'analyser les conditions d'habitat de chacun de ces noyaux, en recherchant des similitudes propices à la définition d'une typologie des milieux immédiatement colonisés, puis d'étudier sur l'ensemble de la superficie prospectée la distribution géographique des milieux ainsi définis afin de proposer une analyse non pas descriptive, mais analytique des déplacements enregistrés, en complément des variations liées aux sexes que nous avons commencé à aborder.

REMERCIEMENTS

Le suivi des animaux a été réalisé par le personnel de terrain des trois Parcs avec l'aide de Monsieur J. MICHALLET (Office national de la chasse) pour le suivi aérien dans le parc naturel régional du Vercors; Messieurs GIRAUD (stagiaire), J.J. MEYRAN (Office national des forêts) et F. NORMAND dans le parc national du Mercantour; Messieurs S. OLIVIER, Th. MARTIN, J. PORCHERON, stagiaires au Parc national des Ecrins. Nous remercions Monsieur G. GONZALEZ (Institut de recherches sur les grands mammifères, Toulouse), responsable scientifique de notre programme d'étude, pour son aide apportée à l'exploitation des résultats et la relecture du manuscrit; ainsi que Messieurs E. SOURP, O. TOURILLON et Th. VALLET pour la réalisation des cartes sur informatique.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (D.J.), 1982. - The home range: a new nonparametric estimation technique. *Ecology*, 63 (1):103-112.
- BERDUCOU (C.), 1982. - A propos de la biologie hivernale de l'isard: la notion de station-refuge et ses implications. - *Jaca, Pirrineseos*. - p. 79-90.
- BIDEAU (E.), VINCENT (J.P.), QUERE (J.P.) et ANGIBAULT (J.M.), 1983. - Occupation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L., 1789). I, Cas des mâles. *Acta oecologia Oecol. Applic.*, vol. 4, n° 2:163-184.
- BURT (W.H.), 1943. - Territoriality and home range concepts as applied to Mammals. *Journal of Mammal*, n° 24: 346-352.
- CHATAIN (G.), CLAUDIN (J.), GONZALEZ (G.), MICHALLET (J.), TERRIER (G.) et TRON (L.), 1990. - Le programme de suivi des bouquetins réintroduits dans les parcs des Ecrins, du Mercantour et du Vercors. - 4p. - (Collection scientifique du Parc national du Grand-Paradis; n° 176).
- CHOISY (J.P.), 1988. - Le bouquetin dans le Vercors: faisabilité et stratégie de réintroduction. - 54 p. + cartes. - Collection du Parc naturel régional du Vercors).
- CLUTTON-BROCK (T.H.), GUINNESS (F.E.) et ALBON (S.D.), 1982. - Red deer: Behavior and ecology of two sexes. - Edinburgh: Université Press.
- DUBRAY (D.), GAUDIN (J.C.), BOUTIN (J.M.), BIDEAU (E.) et GERARD (J.F.), 1990. - Suivis radio-téléométriques de deux introductions de chevreuils en zone méditerranéenne française. *Bull. mens. de l'Office national de la chasse*, n° 143: 23-28.
- ELSNER (V.D.), MALSBURG (I.), 1982. - Überleben im Hochgebirge: eine Studie zur Raumnutzung von Gams. *Zeitschrift für jagwissenschaft*, n° 28: 18-30.
- ESCUDIER (Th.), 1987. - Approche de l'occupation de l'espace chez l'isard, *Rupicapra pyrenai-ca* dans la réserve nationale de chasse d'Orlu, Ariège, au cours du printemps 1987. - Mémoire de DEA: IRGM-INRA, Toulouse. - 83 p.
- ELLISON (L.N.), MENONI (E.) et LEONARD (P.), 1989. - Déplacements d'adultes de Tétraz-Lyre, *Tetrao tetrix*, en automne et en hiver. *Gibier, faune sauvage*, vol. 6: 245-260.
- FAURE (E.), 1990. - Marquage optique de bouquetins et de chamois à l'aide de bagues auriculaires dans le parc national de la Vanoise. Symposium «Techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages»; Meze-Hérault; 20-22 mars 1990. - Résumés des communications et posters. - p. 68.
- GARSHELIS (D.L.), 1983. - The role of sampling intensity in the selection of a home range model. - Proceedings fourth international conference on wildlife biotelemetry; 22-24 august 1983; Nova Scotia, Canada. - ed Douglas G. Pincock. - p. 270-275.
- GAUTHIER (D.), BOUVIER (M.), CHOISY (J.P.) et al., 1987. - Bilan sur le statut du bouquetin dans les Alpes françaises en 1986. Dans: Actes de la conférence internationale «le Bouquetin des Alpes: réalité actuelle et perspectives»; 17-19 sept. 1987; Valdieri (Cuneo-Italie). - Valdieri: Parc naturel de l'Argentera, 1990. - p. 25-37.
- HARESTAD (A.S.) et BUNNELL (F.L.), 1979. - Home range and body Weight a reevaluation. *Ecology*, 60 (2): 389-402.
- HAYNE (D.W.), 1949. - Calculation size of range. *Journal of Mammalogy*, vol. 30, n° 1: 1-17.
- HARRIS (S.), CRESSWELL (W.J.), FORDE (P.G.), TREWHELLA (W.J.), WOOLLARD (T.) et WRAY (S.), 1990. - Home range analysis using radio-tracking data, a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Rev.*, vol. 20, n° 2-3: 97-123.
- KENWARD (R.), 1987. - Wildlife Radio Tagging: Equipment, Field techniques and Data analysis. - London: Academic press.
- MARCHINTON (R.L.) et JETER (L.K.), 1966. - Telemetric study of deer movement-ecology in the southeast. - Proc. 20 th., Conf. S.E. Assoc. of Game and Fish Comm.; Asheville, N.C.; Oct. 24-26, 1966. - p. 186-206.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

- MENEGUZZ (P.G.), ROSSI (L.), DE MENEGHI (D.) *et al.*, 1986. - A solar radiation model for *Ibex* relocation programmes. - Doc. FIC. - Université de Turin; Parc national du Grand-Paradis. - 18 p.
- MOHR (C.O.) et STUMPF (W.A.), 1966. - Comparison of methods for calculating areas of animal activity. *Journal of Wildlife Management*, vol. 30, n° 2: 293-304.
- MICHALLET (J.), 1988. - Suivi de la population de Bouquetins des Alpes (*Capra ibex*, Linné), du massif de Belledonne/Sept-Laux. Protocole d'action: radiopistage terrestre et aérien. - Doc. Office national de la chasse et FDCE. - p. 36.
- RICHARD (P.B.), 1970. - Le comportement territorial chez les vertébrés. Dans : Entretiens de Chizé: territoire et domaine vital. - éd. Masson. - p. 2-20.
- ROSSI (P.) et TERRIER (G.), 1990. - Lâchers de Bouquetins des Alpes dans le parc naturel régional de l'Argentera, Italie, et le parc national du Mercantour, France: premiers résultats. *Bull. mens. de l'Office national de la chasse*, n° 151: 37-43.
- SCHERRER (P.), 1984. - Biostatistique. - éd. Gaëtan Morin.
- TESTER (J.R.) et SINIFF (D.B.), 1965. - Aspects of animal movement and home range data obtained by telemetry. - Proceedings Thirtieth north american wildlife conference. - p. 379-392.
- TERRIER (G.), 1987. - Le projet de réintroduction du Bouquetin des Alpes dans le massif de Pal-Sanguinière, Alpes-Maritimes. - Parc national du Mercantour. - p. 14.
- TERRIER (G.), 1988. - Premier suivi de Bouquetins des Alpes, *Capra ibex ibex*, Linné, par satellite système Argos. - Actes du colloque international «Radiotelemetry for tracking terrestrial Vertebrates»; Monaco; 12-13 décembre 1988. - (sous presse).
- TERRIER (G.) et ROSSI (P.), 1989. - The *Ibex* in Argentera and Mercantour nature parks: occupation of space, natural colonizing and reintroduction. - Comm. orale présentée à la «World Conference on Mountain Ungulates»; Université de Camerino, Italie; 4-6 septembre 1989.
- TERRIER (G.) et CHATAIN (G.), 1989. - Localisation de Bouquetins des Alpes, *Capra ibex ibex*, Linné, par satellite système Argos, résultats préliminaires obtenus dans les massifs de l'Argentera, du Mercantour et du Vercors. *Acta Biol. mont.*, IX: 53-60.
- TERRIER (G.) et TRON (L.), 1990. - Expérimentation d'un collier auto-détachable et/ou extensible pour le Bouquetin des Alpes. - Symposium «Capture et marquage des ongulés sauvages»; Meze-Hérault; 20-22 mars 1990. - Résumés des communications et des posters. - p. 83-84.
- TERRIER (G.), CHOISY (J.P.), GAUTHIER (D.) *et al.*, 1994. - Approche comparative des modalités d'occupation de l'espace par les populations de bouquetins (*Capra ibex* L.) des Alpes françaises. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, XVIII.
- TERRIER (G.) et CANVESE (G.), 1990. - Note sur le marquage auriculaire appliqué au bouquetin dans les Alpes-Maritimes franco-italiennes. - Doc. Parc national du Mercantour et Parc naturel de l'Argentera. - 4 p.
- TOSI (G.), SCHERINI (G.), APPOLLONIO (M.), FERRARIO (G.), PACHETTI (G.), TOSO (S.) et GUIDALDI (F.), 1986. - Modello di valutazione ambientale per la reintroduzione dello Stambecco (*Capra ibex ibex*, Linné, 1758). *Ricerche di Biologia della Selvaggina*, 77, 77 p.
- VILLARET (J.C.), 1987. - Projet de réintroduction du bouquetin en Isère, Sélection de sites. - DDDA-CORA Isère. - 118 p.
- WOLTON (R.J.), 1982. - The social ecology of the mouse, *Apodemus sylvaticus*. - Ph. D., thesis: University of Aberdeen.

(Reçu pour publication, mars 1991)

PROJET DE RÉINTRODUCTION DU BOUQUETIN IBÉRIQUE AU VERSANT NORD DES PYRÉNÉES OCCIDENTALES

par Jean-Paul CRAMPE⁽¹⁾

Introduction	321
I. — Taxonomie du Bouquetin ibérique	322
II. — Présence ancienne du bouquetin dans les Pyrénées	324
III. — Répartition actuelle du Bouquetin ibérique, évolution démographique	325
IV. — Habitat du Bouquetin ibérique	326
V. — Le Bouquetin d'Ordesa	329
VI. — Aspects génétiques	330
VII. — Problématique d'une réintroduction du bouquetin dans les Pyrénées	331
Références bibliographiques	332

INTRODUCTION

Le Bouquetin ibérique a disparu du versant français des Pyrénées au cours du XIX^e siècle. Cette disparition est imputable à une chasse impitoyable qui faillit également éradiquer l'espèce du versant espagnol où subsiste une population relictuelle dans la vallée d'Ordesa. La survie de ces quelques individus fut permise par la création du Parc national d'Ordesa en 1918 qui engloba le site habité par le bouquetin.

A une époque où la protection de la nature devient une préoccupation importante des sociétés évoluées, il paraît nécessaire que soit envisagée la restauration du bouquetin dans le massif pyrénéen : le retour de cette espèce constitue un élément important de la reconstitution de la diversité biologique du patrimoine naturel pyrénéen détruit par l'Homme.

Faisant suite à une recommandation de son conseil d'administration en date du 27 novembre 1989, le Parc national des Pyrénées a publié en 1991 un rapport d'étude intitulé «Projet de réintroduction du Bouquetin ibérique au versant Nord des Pyrénées occidentales» (CRAMPE, 1991). Ce projet trouve sa justification dans la présence récente (historique) de l'espèce et de sa disparition due à la chasse qui attestent que le versant Nord des Pyrénées peut être considéré comme appartenant à l'aire naturelle du Bouquetin ibérique (CRAMPE et CRÉGUT, 1993).

(1) Parc national des Pyrénées, 59 route de Pau, F-65000 Tarbes.

Dans ce rapport, des propositions concrètes sont avancées. Elles concernent le choix de sites favorables et les modalités de mise en œuvre de l'action de réintroduction. Le Parc National des Pyrénées, par son étendue, son statut de protection élevée, ses moyens humains et techniques, présente un cadre de réalisation favorable à une telle réintroduction.

I. - TAXONOMIE DU BOUQUETIN IBÉRIQUE

C'est SCHINZ en 1838 qui rattache pour la première fois la forme des Pyrénées au genre linnéen : *Capra*. Il lui attribue la nomenclature spécifique de *Capra pyrenaïca*.

Quelques années plus tard (1848 in FANDOS 1991), SCHIMPER crée l'espèce *Capra hispanica* pour les bouquetins des sierras du sud.

Le hollandais SCHLEGEL (1872, in FANDOS) décrit la forme du Portugal *Capra lusitanica*. En 1911, CABRERA rattache tous les bouquetins d'Espagne à l'espèce *Capra pyrenaïca* SCHINZ. Il divise ce groupe en quatre sous-espèces (voir ci-dessous).

KESPER, 1953; HERRE et ROHRS, 1955; VAN DEN BRINK, 1955 in COUTURIER, 1962, concluent à l'unité spécifique des *Capra* eurasiatiques auxquels ils attribuent la nomenclature : *Capra hircus*. Au Bouquetin ibérique est attribué le terme subsppécifique : *Capra hircus pyrenaïca*.

L'aire du Bouquetin ibérique, aujourd'hui totalement incluse dans le territoire espagnol, a subi dans son histoire un morcellement en isolats dont l'origine paraît difficile à connaître mais qui semble être une conséquence directe de l'occupation humaine. Ces isolats parfois éloignés ont été affectés par cloisonnement strict empêchant tout échange génique et ayant permis l'éclosion d'autant de types morphologiques dont un des caractères les plus visibles touche la morphologie cornale.

C'est en s'appuyant sur des caractères externes tels que la morphologie cornale ou la couleur du pelage que CABRERA distingue, en 1911, quatre grands groupes qu'il élève au rang de sous-espèces divisant l'espèce *Capra pyrenaïca* (SCHINZ, 1838) (fig. 1):

- *Capra pyrenaïca pyrenaïca* : PYRENEES
- *Capra pyrenaïca lusitanica* : PORTUGAL (éteinte)
- *Capra pyrenaïca victoriae* : GREDOS
- *Capra pyrenaïca hispanica* : Sierras du Sud et de l'Est de l'ESPAGNE.

La nomenclature CABRERA est parfois en vigueur en Espagne bien que sujette à discussion; après examen de nombreux trophées CERDA et DE LA PENA PAYA (1971), distinguent quatre grands types de cornes dont la répartition géographique ne correspond pas à la distribution proposée par CABRERA.

Les différentes tentatives de classification basées sur l'analyse du critère cornal débouchent sur des résultats qui tendent plutôt à en démontrer la faible valeur taxonomique, mettent en exergue une grande variabilité et une absence de relation entre la situation géographique des populations et le type cornal qui leur est attribué.



FIG. 1 - Répartition géographique des sous-espèces décrites par CABRERA en 1911.

L'interrogation portant sur d'éventuelles différenciations génétiques demeure cependant. Une certaine dérive génétique, consécutive aux créations d'isolats, paraît probable, sinon certaine. Un effort de recherche mérite d'être consenti sur ce thème. L'utilisation des procédés modernes d'investigation génétique, appliquée aux différentes populations actuelles, permettra de clarifier la taxonomie du Bouquetin ibérique, aujourd'hui confuse. L'intégration de ces recherches aux programmes internationaux en cours devrait permettre à terme d'aboutir à une classification moderne du genre *Capra*.

Il semble aujourd'hui opportun de s'en tenir à la nomenclature *Capra pyrenaica* (SCHINZ, 1838), qui paraît être une nomenclature prudente puisque située entre la tendance diversifiante manifestée par CABRERA et la tendance simplificatrice prônée par KESPER (1953) et COUTURIER (1962). Cette nomenclature, retenue par plusieurs spécialistes de l'espèce, permet d'attendre une clarification future.

II - PRÉSENCE ANCIENNE DU BOUQUETIN DANS LES PYRÉNÉES

A) DONNÉES PALÉONTOLOGIQUES AU VERSANT NORD (CLOT et DURANTHON, 1990)

Des restes osseux de bouquetins ont été découverts dans les départements des Pyrénées-Atlantiques, Hautes-Pyrénées, Haute-Garonne, Ariège, Pyrénées-Occidentales, Aude. À de rares exceptions près, les gisements sont proches du relief montagneux: «si le bouquetin est présent dans des sites un peu éloignés de la chaîne, il est rare, très rare même», CLOT (1982).

La synthèse réalisée par CLOT recense le bouquetin dans plus de 90 gisements (fig. 2).

Les datations les plus anciennes indiquent une occupation du versant Nord des Pyrénées remontant au début du Würm 75000 BP (before present).

L'abondance de restes de l'espèce dans les couches du Magdalénien et de l'Aziilien paraît devoir être imputée à une présence humaine plus forte et une activité de chasse plus intense de l'Homme qui trouvait dans le bouquetin un gibier de choix devenu accessible grâce à une industrie des armes déjà évoluée.

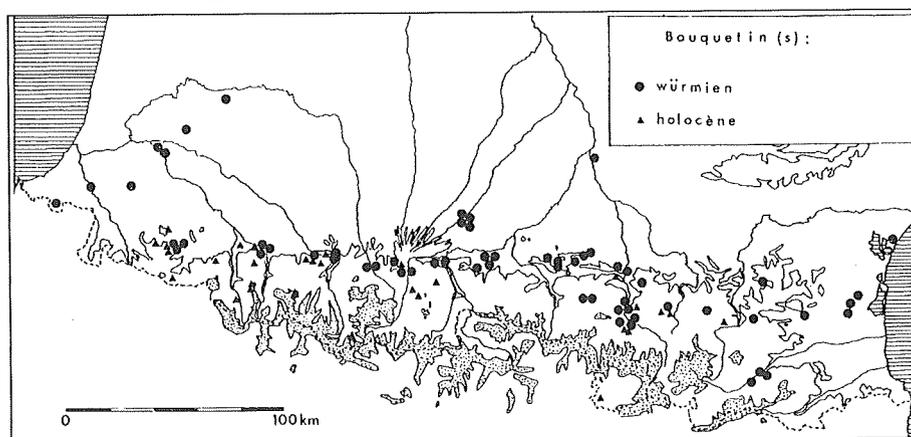


FIG. 2 - Localisation des gisements osseux de bouquetins au versant nord des Pyrénées (d'après CLOT, 1990).

L'art graphique paléolithique exprimé par des peintures et des gravures atteste clairement l'ancienneté de la forme cornale typique du Bouquetin ibérique actuel (double flexure). Plusieurs spécialistes s'accordent à penser que le bouquetin pyrénéen aurait acquis ses caractères propres pendant la période Würmienne: cette différenciation pourrait se situer dans le Würm IV (CRAMPE et CRÉGUT, 1993).

Le polymorphisme cornal du bouquetin des sierras du sud de l'Espagne incite à la prudence. On retrouve en effet aujourd'hui tous les types cornaux extrêmes dont un rappelant le type alpin dans une aire pourtant limitée de Malaga à Grenade.

L'extrême variabilité morphologique qui caractérise le genre *Capra* dans son ensemble n'épargne pas *Capra pyrenaica* à l'époque préhistorique, comme l'atteste la variabilité des restes fossiles ou des expressions artistiques découverts dans le domaine pyrénéen.

B) DONNÉES HISTORIQUES, CAUSES DE DISPARITION

Les écrits français, les plus anciens, relatant la présence du bouquetin dans les Pyrénées pendant la période historique, remontent au Moyen Age.

C'est à Gaston PHOEBUS, Comte de Foix (1331-1391), que l'on doit de précieux écrits qui attestent sans ambiguïté la présence du bouquetin sur le versant nord des Pyrénées centrales et occidentales, théâtre des exploits cynégétiques de ce chasseur écrivain.

Avec un talent de naturaliste surprenant pour l'époque, il fait, dans le chapitre traitant du bouquetin – qu'il nomme «bouc sauvage» – une description précise de l'animal et de ses mœurs qui, en dépit de quelques exagérations, s'accorde parfaitement aux observations les plus récentes. Il distingue clairement le bouquetin et l'isard même s'il accorde aux deux espèces le terme «générique» de «bouc» :

– «Des boucs y a de deux manières, les uns s'appellent boucs sauvages et les autres boucs *ysarus* (isard) et aucuns les appellent *sarus*. Les boucs sauvages sont bien aussi granz de corps comme un cerf, mes ils ne sont mie si lonc ne si haut enjambez, mes ilz ont bien autant de char... et aucuns disent que autant d'anz comme ilz ont, ilz ont autant de grosses royas au travers de leurs corns».

Il faut attendre l'avènement des grands découvreurs des Pyrénées au talent d'écrivain pour voir réapparaître le bouquetin dans des écrits, où d'ailleurs il ne tient qu'une place dérisoire, et qui dénoncent mal le triste sort qui est le sien: Ph. PICOT de LAPEYROUSE (1799), RAMOND de CARBONNIERES (1801), CASTILLON (1842), Henry RUSSELL (1877) citent l'espèce comme déjà très raréfiée.

Les données d'archives, relativement nombreuses pour la seconde moitié du XIX^e siècle, permettent de retracer globalement le déclin suivi par l'espèce sur l'ensemble du massif, de cette époque à nos jours. Leur relative précision géographique permet de situer les massifs encore habités à cette époque. Elles indiquent deux principaux noyaux de population: l'un, centré sur le massif de la Maladeta (Aneto) en Espagne et le haut luchonnais contigu sur le versant français, persiste jusqu'à la fin du XIX^e siècle. L'autre, centré sur le versant sud du Mont-perdu et la vallée d'Arazas (Ordessa), survit toujours sur une zone restreinte du versant nord de la sierra de Las Gutas. A de rares exceptions près, ces données concernent des actes de chasse (tableau *in* Bouchet, 1988).

Elles révèlent également l'assiduité cynégétique dont l'espèce fut victime à ce stade déjà avancé de son déclin, ce qui suffit amplement à expliquer sa disparition du versant français des Pyrénées.

L'analyse des données disponibles indique une répartition ultime coïncidant avec les qualités de refuge de certains massifs. Ce qui montre à l'évidence que les derniers bouquetins ont survécu dans des lieux où la pratique de la chasse était difficile. Ils se caractérisent par leur éloignement, leur altitude, l'épaisseur de la forêt ou la raideur des pentes.

III. - RÉPARTITION ACTUELLE DU BOUQUETIN IBÉRIQUE,
ÉVOLUTION DÉMOGRAPHIQUE (tabl. I)

Issues pour la plupart du développement de quelques noyaux relictuels, sauvés in extremis, les populations actuelles du Bouquetin ibérique occupent plusieurs massifs montagneux du nord au sud de la péninsule ibérique.

– «Au début du XIX^e siècle, le bouquetin habitait le Sud de la Galice et le Nord du Portugal. Peu à peu, l'aire se rétrécit et vers 1850, elle était réduite à la Serra de Gerez (1561 m) dans la province portugaise de Minho... En 1852, BARBOZA du BOCAGE put encore étudier cinq sujets qui venaient d'être tués... Enfin, en 1892, les derniers bouquetins étaient aperçus près de Lomba de Pau.» COUTURIER (1962).

Après avoir frôlé l'extinction, plusieurs populations ont bénéficié de mesures de protection permettant un redressement démographique de la plupart d'entre elles.

Une politique active de restauration de l'espèce a été menée par l'Etat espagnol dès les années 50 : la chasse au bouquetin fut totalement suspendue de 1953 à 1958. Plusieurs grandes réserves gérées par l'Etat sous l'égide de l'ICONA (Instituto para la Conservacion de la Naturaleza) voient alors le jour.

L'inventaire des effectifs publié par J. DE LA PENA PAYA (1982) fait état d'une évolution remarquablement positive. Seules trois populations manifestent un état de stagnation ou de faible développement (Pyrénées, Madrona, Muela de Cortes). Deux massifs nouvellement repeuplés (Batuecas et Cuenca) figurent dans cet inventaire. Quelques données démographiques plus récentes montrent le caractère exponentiel de la croissance de certaines populations (Batuecas, Tortosa, Nevada).

Les populations ayant bénéficié d'un accroissement numérique important au cours des dernières années manifestent une nette tendance à l'extension géographique. Ce mouvement colonisateur touche la plupart des sierras situées en périphérie des massifs fortement peuplés. Il dépend avant tout des facilités de liaisons écologiques. Quelques cas permettent de constater cependant le franchissement de hiatus écologiques importants ou de barrières naturelles : les sierras de Almaden et de La Cruz (Magina) auraient été colonisées par des bouquetins provenant de Cazorla ayant franchi la vallée cultivée du rio Guadiana Menor ; des bouquetins auraient été vus franchissant l'Ebre à la nage près de son embouchure au Nord du massif de Tortosa-Beceite ; un certain degré d'échange d'individus concerne les populations réparties sur une aire s'étendant de la sierra Bermeja à la sierra Nevada (DE LA PENA, 1982 : FANDOS, comm. pers. orale), ce qui implique le franchissement de vallées importantes et de routes à grand trafic.

Les populations de Tortosa-Beceite, Cazorla, Nevada, Tejada-Almijara, Ronda sont à l'origine de nombreuses colonisations naturelles.

IV. - HABITAT DU BOUQUETIN IBÉRIQUE

Une grande diversité des principaux facteurs écologiques caractérise l'habitat actuel du Bouquetin ibérique. Cette diversité traduit une grande plasticité adaptative.

On ne peut écarter l'éventualité d'une révélation très incomplète de la réelle potentialité adaptative de l'espèce, au travers de l'analyse des habitats occupés actuellement ; l'aire actuelle résulte, en effet, d'une situation relictuelle, proche dans le temps, dont tout porte à croire qu'elle est imputable à l'action de l'homme.

Tous les habitats occupés présentent une constante écologique : la présence du rocher. Comme les autres représentants du genre *Capra*, le Bouquetin ibérique est étroitement inféodé au milieu rupestre pour lequel il a développé une morphologie et un comportement adaptés.

RÉINTRODUCTION DU BOUQUETIN IBÉRIQUE

populations de massifs	effectifs anciens estimés (année) (source)	effectifs estimés en 1982 (de La Pena,82)	effectifs récents (d'après comptages) (année) (source)
GREDOS	15 (1905) (Couturier,1962)	9800	9500 (1991) (Fandos, 1991)
BATUECAS	37(introduction) (1978) (Losa, 1993)	200	750 (1993) (Losa, 1993)
MAESTRAZGO (Tortosa, Beceite, Castellon, Teruel.)	450 (1966) (Ortuno&DeLaPena,1979)	6300	14500 (1991) (Ruiz-olmo&coll.,1991)
MUELA DE CORTES	50 (1970) (De La Pena , 1982)	600	1500 (1993) (Theureau, 1993)
SIERRA NEVADA	500 (1960) (Rodriguez, 1969)	2000	8000 (1991) (Fandos, 1991)
RONDA (reserve nationale)	7 (1947) (Perez, 1993)		1400 (1992) (Perez, 1993)
CAZORLA SEGURA	30 (1940) (Gonzales Capitel, 1990)	7200	10000 (1986) puis 250 (1991) (Fandos, 1991)
ORDESA (Pyrénées)	40 (1887) (Russell, 1907 in Gourdon, 1929)	30	10 à 15 (1991) (Garcia Gonzales, 1991)

TABLEAU I - Evolution démographique de quelques populations de Bouquetin ibérique.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Plusieurs types de roche sont rencontrés : le granite à Gredos, le calcaire à Ordesa, Beceite, Cazorla ; le micaschiste à Nevada, le quartzite à Batuecas, le calcaire dolomitique à Mijas et Bermeja. Cette variété indique une totale indifférence quant à la nature de la roche.

La structure, la diversité morphologique du rocher conditionnent la qualité de l'habitat. Un relief tourmenté, riche en abris naturels (grottes, auvents, terrasses) et d'expositions diverses, procure au bouquetin de multiples solutions aux problèmes nés des contraintes climatiques, le bouquetin sachant à merveille tirer parti des solutions offertes.

Plusieurs types géomorphologiques sont rencontrés : karstique à Tortosa-Beceite, Cazorla ; glaciaire à Gredos ; canyons à Ordesa et Batuecas et Muela de Cortes ; relief mou et érodé à Nevada.

Une large palette morphologique caractérise l'habitat du bouquetin. Cette diversité morphologique est comprise entre les extrêmes que sont : la Sierra Nevada au relief simple et ouvert et le massif de Tortosa-Beceite où le relief atteint un degré élevé de complexité.

Le Bouquetin ibérique utilise la totalité de l'amplitude altitudinale disponible sur la péninsule : du niveau de la mer (Sierra de Almijara) au pic Mulhacén (3495 m - Sierra Nevada). Il manifeste pour cette composante écologique une très large tolérance.

L'ensemble de l'aire actuelle présente une nette tendance au climat de type méditerranéen. Ce type de climat caractérise surtout les habitats du Sud-Est et Est. La présence récente (jusqu'au XIX^e siècle) du bouquetin sur le versant Nord des Pyrénées occidentales, le Nord du Portugal (massif de Gerez) et la Galice (Nord-Ouest de l'Espagne), révèle toutefois sa tolérance pour un climat de type atlantique.

L'altitude élevée de certains massifs qui implique la présence durable de la neige et du froid entraîne de nettes tendances au climat montagnard (Gredos, Nevada, Ordesa, Cazorla).

Plusieurs types de végétation sont représentés dans l'habitat actuel ; on peut distinguer : les peuplements arborés, les maquis, les landes, les garrigues méditerranéennes, les pelouses.

Une grande diversité de la végétation caractérise l'habitat du Bouquetin ibérique. Il manifeste pour ce facteur écologique une souplesse adaptative presque aussi large que pour l'altitude ou la nature de la roche.

Les pelouses et les landes des grands versants dénudés de Sierra Nevada et le maquis dense de Tortosa et de Batuecas sont représentatifs des types de végétation extrêmes fréquentés par le bouquetin entre lesquels tous les intermédiaires sont possibles. Cependant une préférence pour des milieux plutôt ouverts semble devoir être reconnue. Ceux-ci peuvent être fréquentés sur de larges surfaces sans édifice rocheux significatif : pelouses de Sierra Nevada, landes à genêts de Gredos. Les milieux très fermés, tels que les reboisements de pins sylvestres de Sierra Nevada, la hêtraie-sapinière à Ordesa ou les maquis de Tortosa et Batuecas ne sont pénétrés que parce qu'ils incluent une forte présence du rocher qui par sa présence génère un certain degré d'ouverture dans le couvert.

Un grand éclectisme alimentaire permet au bouquetin d'adapter son alimentation à la végétation variée de l'habitat ibérique.

V. - LE BOUQUETIN D'ORDESA

Les derniers représentants pyrénéens de l'espèce survivent aujourd'hui dans la vallée d'Ordesa, province aragonaise de Huesca (Espagne).

Située sur la partie méridionale du massif calcaire du Mont Perdu, la vallée d'Ordesa fut classée Parc national en 1918.

CABRERA (1911) attribue au bouquetin d'Ordesa la nomenclature subspécifique de *Capra pyrenaica pyrenaica*. Il est appelé localement «bucardo».

L'existence de cette population relictuelle de bouquetins présente un intérêt scientifique de premier ordre. Sa survivance dans un site qui paraît éloigné d'une situation d'habitat favorable, son apparente stagnation malgré un statut de protection du site déjà ancien, sont autant de questions posées pour le chercheur.

Un versant très raide, la Faja de Pelay, parcouru de barres rocheuses verticales et couvert d'une épaisse forêt, constitue le dernier refuge du Bouquetin des Pyrénées. Long d'une dizaine de kilomètres et se développant sur près de 1000 m de dénivelé, ce versant est d'exposition générale Nord ce qui, joint à l'altitude (1200m à 2400m), entraîne des conditions d'hivernage difficiles dues à la persistance de la neige et du froid et à l'absence de soleil. En outre, l'insuffisance d'ouvertures dans la couverture forestière laisse peu de pelouses se développer. Il résulte de ces particularités un milieu difficile aux ressources trophiques limitées, notamment en hiver.

Malgré une situation préoccupante déjà ancienne, on connaît mal, encore aujourd'hui, l'état de la population d'Ordesa. Cette méconnaissance est en grande partie justifiée par les difficultés naturelles du site, peu propice aux investigations démographiques. L'extrême rareté des observations indique cependant une population très réduite, que même une perspective optimiste ne permet guère de situer au-delà d'une vingtaine d'individus.

Les écrits anciens, puis les données plus récentes fournies par les responsables espagnols, montrent que cet état de rareté n'est pas nouveau :

– Le 19 février 1907, le Comte H. RUSSELL écrivant à M. GOURDON dit : «Je serais bien étonné si le total des victimes de BROOKE atteignait la douzaine, et je me souviens très bien qu'à la fin de sa carrière de chasseur (1887), il m' a dit lui-même qu'il restait encore une quarantaine de bouquetins dans les précipices d'Arazas.» (GOURDON, 1929).

– Le 11 août 1907, Jacques MINGRE, chasseur cauterésien du bouquetin d'Ordesa écrit : «Le bouquetin est assez rare dans les Pyrénées. Je connais 3 chèvres, 1 bouc de dix ans et un solitaire de quinze à vingt ans, gigantesque. S'il y a 3 ou 4 animaux de plus, chèvres ou jeunes, c'est tout.» (GOURDON, 1929).

– Dans sa monographie sur le bouquetin, COUTURIER (1962) écrit : «Bien qu'ils se trouvent dans le Parc national d'Ordesa-Arazas, les derniers bouquetins de toutes les Pyrénées sont menacés de disparaître, en raison du très petit nombre d'animaux de la colonie.»

Ricardo GARCIA-GONZALEZ (1989) fait état des données suivantes :

– En 1907, GOURDON estime la population à 40 exemplaires.

– Lucien BRIET, dans son livre de 1913, nous dit qu'on doute de son existence à Ordesa.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

– Dans les années postérieures à la guerre civile, la situation paraît s'aggraver. En 1947, le Comte de YEBES relate: «On ne peut savoir si le bouquetin a disparu ou non au travers des consultations des organismes officiels.»

– Selon REYES, en 1965, survivaient 4 ou 5 mâles et une dizaine de femelles.

– En 1970, CERDA et DE LA PENA donnent les chiffres de 12 exemplaires (5 mâles, 4 femelles et 3 jeunes) d'après les comptages de la garderie.

– En 1977, la garderie estime la population de 20 à 25 exemplaires.

– De 1970 à 1979, plusieurs observations ont lieu. Elles indiquent une taille de groupe de 5, 7 et 11 exemplaires.

– En 1982, Ricardo PASCUAL GARCIA, Directeur du Parc, se basant sur les observations d'un garde affecté à l'étude du bouquetin, indique le recensement suivant: 4 mâles adultes, 1 jeune mâle, 6 femelles, 4 cabris et 15 indéterminés dans lesquels il y aurait 6 femelles jeunes et adultes.

Solution de la dernière chance, la tentative de récupération de la population d'Ordesa est aujourd'hui décidée par l'ICONA en collaboration avec l'Aragon et le Ministère de l'Environnement français dans le cadre d'un programme «LIFE» de la C.E.E. Avec l'étude génétique et l'inventaire des sites favorables à l'espèce, elle constitue l'un des volets de ce programme qui doit permettre à terme le retour du bouquetin sur l'ensemble des Pyrénées. Cette récupération, basée sur la reproduction artificielle selon la technique du transfert embryonnaire, nécessite la capture des individus encore présents sur le site d'Ordesa.

VI. - ASPECTS GÉNÉTIQUES

Contrairement au Bouquetin alpin dont l'effectif actuel, soit près de 20 000 bêtes, est strictement issu de la population du Grand Paradis (Italie) réduite à moins d'une centaine d'individus vers 1820, le Bouquetin ibérique voit ses effectifs, soit environ 35 000 individus, issus d'une dizaine de populations relictuelles originelles. Il paraît donc bénéficier d'un pool génétique global plus riche que celui du Bouquetin alpin. Cependant, la plupart des populations ont connu dans un passé de très faibles effectifs qui constituent autant de goulots d'étranglement susceptibles d'avoir entraîné un appauvrissement génétique (perte d'allèles rares).

D'autre part, il est à considérer que les repeuplements effectués récemment en Espagne dans les massifs de Batuecas, Cuenca et Guadarrama (Perdriza) l'ont été par repiquage sur des populations nouvellement développées: population de Gredos pour Batuecas et Guadarrama, de Cazorla pour Cuenca. Ils constituent à leur tour un goulot d'étranglement et entraînent un certain appauvrissement génétique supplémentaire.

Plusieurs opérations de renforcement de populations ont été effectuées sur le territoire espagnol. Elles entraînent un brassage génétique de populations initialement isolées. C'est la population de Cazorla qui a fourni les animaux transplantés.

Au brassage génétique induit par l'action humaine s'ajoute celui naturel, né de l'accroissement numérique de certaines populations, cet accroissement s'accompagnant d'une extension des aires habitées, grâce à l'effet colonisateur engendré par les fortes densités. Ce phénomène relativement nouveau ne concerne cependant que

les populations des sierras du Sud, soit la cordillère Bétique s'étendant d'Almeria à Marbella. Plusieurs populations, isolées il y a peu de temps, sont sujettes aujourd'hui à un certain degré d'échange génétique (DE LA PENA PAYA, 1982; P. FANDOS, comm. orale). Ce flux est largement favorisé par la continuité écologique que présentent les sierras côtières dans cette région du Sud de l'Espagne.

La population relictuelle d'Ordesa quant à elle a subi un goulot d'étranglement prolongé: un très faible niveau d'échanges génétiques s'étant maintenu sur 15 à 20 générations. L'appauvrissement génétique et le haut degré d'homozygotie qui en résultent logiquement jouent peut-être un rôle important dans le faible dynamisme de ce noyau de population.

VII. - PROBLÉMATIQUE D'UNE RÉINTRODUCTION DU BOUQUETIN DANS LES PYRÉNÉES

L'extrapolation au milieu nord pyrénéen des données écologiques révélées par l'examen de la répartition actuelle de l'espèce en Espagne requiert une analyse approfondie permettant de discriminer les composantes écologiques essentielles. Malgré la diversité des habitats espagnols et leur tendance méditerranéenne, l'étude réalisée par le Parc national des Pyrénées montre que les conditions essentielles d'un bon développement de cette espèce existent sur le versant Nord des Pyrénées occidentales (CRAMPE, 1991).

Inhérente à la diversité morphologique manifestée par les différentes populations, une interrogation sur la taxonomie du Bouquetin ibérique reste posée. Une clarification réalisable dans le cadre d'une étude génétique globale devrait éventuellement permettre d'envisager des introductions d'animaux provenant des populations nombreuses si la récupération de la population d'Ordesa échouait.

Une restauration du Bouquetin ibérique dans les Pyrénées, réalisée sous l'angle d'une collaboration étroite et programmée entre l'Espagne et la France, doit être préconisée. La charte de coopération signée le 24 septembre 1988 qui unit le Parc National des Pyrénées et le Parque nacional de Ordesa y Monte Perdido constitue dans cette optique un cadre privilégié de réalisation.

La restauration du bouquetin dans les Pyrénées relève d'une démarche culturelle et scientifique en totale similitude avec celle qui anime la restauration du Bouquetin des Alpes. Cette similitude, qui s'étend également à la problématique de la réintroduction du fait d'un contexte écologique et humain très proche dans les Pyrénées, incite à calquer les actions sur l'expérience alpine, ceci afin d'en tirer le meilleur profit, mais également par souci d'harmoniser et d'intégrer ce projet dans l'action nationale de restauration du Bouquetin des Alpes en cours. Ce désir s'exprime par la recherche d'une étroite conformité avec la Charte concernant la réintroduction d'une espèce protégée, le Bouquetin des Alpes, éditée en janvier 1989 dans le cadre du Programme national de recherche sur le Bouquetin des Alpes. L'attribution du statut d'espèce protégée au Bouquetin ibérique réintroduit sur le sol français découle logiquement de l'intégration du projet dans un programme national de restauration du bouquetin.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARBOZA du BOCAGE, 1852. - Cabra-montez da Serra do Gerez. *Memoria academia Real das Sciencias*, Lisboa.
- BOUCHET (P.), 1988. - Histoire de la chasse à la grande faune dans les Pyrénées françaises. Thèse de 3^e cycle : Université de Pau et des Pays de l'Adour. - Pau : ed. Marrimpouey. - 253 p.
- CABRERA, 1911. - The subspecies of the Spanish ibex. *Proceed. Zool. soc. London* (Londres : Longmans ; Green).
- CASTILLON, 1842. - Histoire spéciale et pittoresque de Bagnères de Luchon. - Luchon : éd. Sarthe.
- CERDA et DE LA PENYA PAYA (J.), 1971. - La Cabra montes española. *Montes*, mai-juin.
- CLOT (A.), 1982. - Les Bouquetins fossiles des Pyrénées occidentales et centrales. *Acta biologica montana*, 1 : 251-265.
- CLOT (A.) et DURANTHON (F.), 1990. - Les Mammifères fossiles du quaternaire dans les Pyrénées. - Toulouse : Museum d'Histoire naturelle. - 159 p. : 120 fig.
- COUTURIER (M.A.J.), 1962. - Le Bouquetin des Alpes. Grenoble : Arthaud. - 1564 p.
- CRAMPE (J.P.), 1991. - Projet de réintroduction du Bouquetin ibérique au versant nord des Pyrénées occidentales. - Tarbes : Parc national des Pyrénées. - 268 p.
- CRAMPE (J.P.) et CRÉGUT-BONNOURE (E.), 1993. - Le massif des Pyrénées, habitat naturel du Bouquetin ibérique (*Capra pyrenaica*, Schinz 1838). Evolution temporo-spatiale de l'espèce de la préhistoire à nos jours. Actes du colloque «Groupe Stambecco Europa» ; 24 au 26 juin 1993.
- DE LA PENYA PAYA (J.), 1982. - Población española de cabra montés en 1982. C.I.C. Pontresina (Suisse).
- FANDOS (P.), 1991. - La cabra montes (*Capra pyrenaica*) en el parque de las sierras de Cazorla, Segura y las Villas. - Madrid : ICONA. - 176 p. - (Colección técnica I.C.O.N.A. - C.S.I.C.).
- GARZIA GONZALEZ (R.), 1989. - Inventario de la población española de Bucardo. Informe preliminar. Convenio C.S.I.C. - I.C.O.N.A. - Madrid : I.C.O.N.A. - 94 p.
- GONZALES CAPITEL (E.), 1990. - La cabra montés una especie acosada en Cazorla. *Revista Quercus*, avril 1990, n° 50
- GOURDON (M.), 1929. - Notes sur le Bouquetin des Pyrénées. *Bull. soc. sci. nat. Ouest*.
- HERRE et ROHRS, 1955. - Über die formenmannigfaltigkeit des Gehorns der Caprini Simpson 1945. *Zool. Gart.*, 22 : 85-110.
- KOBY, 1958. - Ostéologie de la chèvre fossile des Pyrénées (*Capra pyrenaica* Schinz). *Eclogae Geologicae Helveticae*, t. 51, 2 : 475-480.
- LOSA HUECAS (J.), 1993. - Guarderia y guias en reservas nacionales y espacios protegidos. I symposium sobre gestion de Cabra montés ; Morella Mayo ; 1993.
- PEREZ VIVAR (F.), 1993. - Situacion de la poblacion de cabra montés en la reserva nacional de caza de la serrania de Ronda. I symposium sobre gestion de Cabra montés ; Morella Mayo ; 1993.
- PICOT de LAPEYROUSE (Ph.), 1799. - Tables méthodiques des mammifères et oiseaux observés dans le département de la Haute-Garonne. - Toulouse : impr. Veuve Doudadovre. - VIII-54 p.
- PHOEBUS (Gaston), 1897. - Livre de chasse. - Paris : impr. Pairault. - 448 p.
- RAMOND de CARBONNIERES, 1801. - Voyage au Mont Perdu et dans la partie adjacente des Hautes-Pyrénées. - Paris : éd. Belin.
- RODRIGUEZ DE LA ZUBIA, 1969. - La Cabra montés en Sierra Nevada. - Ed. Servicio de pesca continental, caza y parques nacionales. - 95 p. - (Documentos técnicos. Serie cinegetica).

RÉINTRODUCTION DU BOUQUETIN IBÉRIQUE

- RUIZ-OLMO (J.), MIRANDA (J.), JIMENEZ (J.) et PARELLADA et AQUERAS (M.), 1991. - Evolucion del poblamiento de la Cabra montés en el Maestrazgo. I symposium sobre gestion de Cabra montés; Tortosa; février 1991.
- RUSSELL (Henry), 1877. - Souvenirs d'un montagnard.
- SCHIMPER, 1848. - Description abreviada de Capra hispanica. *C.R. Acad. Sci. Paris*, XXVI (10).
- SCHINZ, 1838. - Description de Capra pyrenaica. *Nouveaux Mémoires de la Société helvétique d'Histoire naturelle de Neuchâtel*.
- THEUREAU, 1993. - Objetivos de la ordenacion de las poblaciones de cabra montés en la reserva de Muela de Cortes. I symposium sobre gestion de Cabra montés; Morella Mayo; 1993.
- VAN DEN BRINK (F.H.), 1957. - Die Suagetierte Europas. - Hamburg; Berlin: P. Parey.

(Reçu pour publication, juillet 1991)

