Université Fédérale
Toulouse Midi-Pyrénées

THÈSE

En vue de l'obtention du
DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par l'Université Toulouse 3 - Paul Sabatier

Présentée et soutenue par

Alexandre GARNIER

Le 26 mars 2021

La Conservation des espèces de bouquetins (Capra ibex et Capra pyrenaica) en France. Apport des données de suivi de populations réintroduites et installées.

Ecole doctorale : **SEVAB - Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingenieries**

Spécialité : **Ecologie, biodiversité et évolution**

Unité de recherche :
CEFS - Laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage

Thèse dirigée par
Stéphane AULAGNIER et Georges GONZALEZ

Jury
M. François SARRAZIN, Rapporteur
Mme Anne LOISON, Rapporteure
Mme Odile PETIT, Examinatrice
M. Mathieu GAREL, Examinateur
M. Stéphane AULAGNIER, Directeur de thèse

Avant-Propos

Cette thèse en *écologie, diversité et évolution*, délivrée par l'école doctorale Sciences Ecologiques Vétérinaires, Agronomiques, Bioingénieries (SEVAB Toulouse) a été financée par une convention CIFRE entre l'Agence Nationale de la Recherche et de la Technologie et le Parc national des Pyrénées, relayée par divers contrats avec le Parc national des Pyrénées, sur un poste de chargé de mission 'Bouquetins'. L'unité Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage (INRAE, Université de Toulouse, Castanet-Tolosan) a pour sa part apporté un soutien scientifique dans la réalisation de ce travail.

Les données analysées ont été obtenues dans le cadre de différents projets alpins et pyrénéens financés par l'Europe (Fonds Européens de Développement Régional, Alcotra 'Lemed Ibex'), le Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire, les Régions (Occitanie, Nouvelle-Aquitaine), les Départements (Hautes-Pyrénées, Pyrénées-Atlantiques), le Parc naturel régional des Pyrénées Ariégeoises et les Parcs nationaux des Ecrins, de la Vanoise et des Pyrénées.

Les différentes études à l'origine de ce manuscrit ont été conduites grâce à de nombreuses collaborations : Georges Gonzalez et Stéphane Aulagnier (Co-Directeurs de thèse), Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier), Jean-Michel Gaillard (LBBE, Lyon), Nicolas Morellet et Yannick Chaval (CEFS, Castanet Tolosan), Pascal Marchand (OFB). Certains de ces travaux s'appuient sur des suivis à long terme qui n'auraient pas été possibles sans l'investissement des équipes des Parcs nationaux, chargés de mission, techniciens, et l'immense ténacité des agents de terrain.

Ce manuscrit se compose de cinq chapitres, une introduction générale, le contexte général de l'étude, deux parties contenant chacune deux articles et une discussion générale.

La soutenance a eu lieu le 26 mars 2021 à l'INRAE, Castanet -Tolosan. Le jury était composé de : Dr. Anne Loison, Pr. François Sarrazin, Dr. Odile Petit, Dr. Mathieu Garel et Pr. Stéphane Aulagnier.

Remerciements

Je remercie les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail de doctorat. Merci aux rapporteurs, Anne Loison et François Sarrazin, et aux examinateurs Odile Petit et Mathieu Garel.

Je remercie mes deux directeurs de thèse, Stéphane Aulagnier et Georges Gonzalez pour m'avoir donné la chance d'effectuer ces recherches. Merci à Mark Hewison d'avoir accepté d'accueillir au sein du laboratoire CEFS un 'vieil étudiant' comme moi !

Je tiens à remercier les membres du comité de thèse, Carole Toïgo, Simon Chamaillé-James, Dominique Gauthier, Pascal Marchand, Mark Hewison et Aurélien Besnard, d'avoir accepté d'y participer, de m'avoir donné des pistes de réflexion, et de m'avoir aidé à réviser et à épurer mes objectifs.

Je remercie chaleureusement les chercheurs avec qui j'ai eu la chance de collaborer durant ces années. Jean-Michel Gaillard, avec qui un échange par visio, toujours stimulant, suffit à redonner l'énergie pour aller voir encore plus loin. Nicolas Morellet et Pascal Marchand qui ont été présents pour me conseiller et m'aider dans ces dernières semaines bien compliquées. Merci à Rémi Choquet, pour l'intérêt qu'il a porté à mon travail et pour cette collaboration passionnante sur un article 'méthodo', à Simon Benhamou pour cette unique discussion qui m'a beaucoup apporté.
Merci à tous les autres que j'oublie et avec qui j'ai pu échanger sur mon projet.

Un remerciement spécial à Aurélien Besnard. Au-delà de nos collaborations sur les articles, les aller-retours fulgurants d'e-mails et les idées qui fusent, tu m'as souvent aidé à prendre du recul, à reprendre confiance en moi quand celle-ci s'estompait, et surtout à avancer.

Je remercie le Parc national des Pyrénées d'avoir cofinancé ces quatre ans et demi qui m'ont permis de finaliser ce doctorat. Je remercie en particulier Gilles Perron, ancien Directeur, et Eric Sourp, qui m'ont fait confiance, pour mener à bien ce travail de recherche, et pour continuer cette aventure de la réintroduction du bouquetin dans les Pyrénées. Merci à la Direction actuelle de m'avoir permis de partir à la « 2nd Wildlife Reintroduction Conference » à Chicago, expérience unique et tellement enrichissante.

Un immense Merci à Jean-Paul Crampe. Sans toi, il n'y aurait tout simplement pas de bouquetin dans les Pyrénées, c'est dire si je te dois beaucoup !

Merci au Parc naturel régional des Pyrénées Ariégeoises d'avoir mis à disposition ses données, et particulièrement Jordi Estèbe et Julien Canet toujours disponibles, et avec qui cela a été un grand plaisir de travailler, notamment sur l'organisation des réintroductions.

Merci au Parc national des Ecrins de m'avoir permis d'utiliser ses données GPS, et plus particulièrement à Michel Bouche d'avoir assuré la mise à jour des informations dont j'avais besoin.

Merci au Parc national de la Vanoise, de m'avoir permis de continuer le travail entamé alors que j'y étais garde-moniteur ; cela m'a permis de garder le lien vital avec les montagnes qui m'ont vu grandir. Merci à Claire Lagaye d'avoir assuré la transmission des données. Merci aussi à Jérôme Cavailhès de m'avoir permis d'intervenir sur la formation « capture et marquage » dans le cadre du programme Lemed-ibex. Ce fut un moment intense et marquant de mon lien au bouquetin.

Merci à Yannick Chaval pour son énorme travail sur les bases de données, et pour m'avoir permis d'apprendre des langages informatiques jusque lors inconnus.
Merci aux membres du CEFS pour les moments partagés (même si j'ai passé peu de temps au labo…) durant les captures chevreuil, une observation de bouquetins, dans une cidrerie un verre à la main, ou ailleurs. Une pensée particulière pour mes *alter ego* doctorantes et doctorant, Ophélie, Delphine, (les) Laura (s), Jeffrey, et leurs encouragements, leurs conseils, leur aide et leur bienveillance.

Merci Jérôme (Lafitte) pour ton enthousiasme, ta bonne humeur, ton efficacité. Quel bonheur de travailler avec toi ! On n'avait pas besoin de se parler des heures pour trouver des solutions face aux imprévus… et il y en a eu.

Merci aux collègues du siège à Tarbes qui m'ont encouragé, souri, aidé, soutenu, donné du chocolat, payé un café, un thé, un rhum arrangé, et toutes ces petites attentions qui font beaucoup… Ils se reconnaitront.

Merci aux agents de terrain du PNP pour les moments passés sur le terrain, à courir après 'Jojo', à partir déclencher un drop-off à pied, à ski, à chercher les bêtes à cornes… pour la solidarité durant les galères aussi. Retrouver les sensations qui ont fait 20 ans de ma vie en montagne était salvateur.

Merci Sophie et Georges pour l'accueil toujours très chaleureux dans votre maison, les discussions passionnantes, la petite bière, le vin rouge espagnol et les petits plats qui remontaient tellement le moral dans les moments difficiles.

Merci à ceux qui ont été là, dans les moments joyeux comme dans les moments difficiles : Anne, Audrey, Beatrix, Clem', Elodie, Eloïse, Jean-Phi, Léa, Mathilde, Sylvain. J'ai eu de la chance de vous avoir à mes côtés.
Merci à Christophe A. pour le soutien et les bambées à l'Ossau.
Merci à tous ceux qui ont pris soin de moi.

Merci aux musiciens qui m'ont redonné le souffle : les « Real Book' etin » (je ne pensais pas qu'une thèse pourrait donner un nom à un groupe de jazz), Anaïs 'Badaboum',
et surtout la « Fièvre du Lama » … vous m'avez sauvé la Vie les gars !

Merci à ma « P'tite sœur » pour son soutien, à mes parents, qui doivent vraiment se demander si leur fils de bientôt 50 ans va enfin s'assagir.

Cette thèse est une longue histoire, un énorme morceau de ma vie, un chemin parsemé d'embûches et de rencontres. Elles m'auront toutes marqué à jamais et je ne veux retenir que celles qui m'auront apporté le bonheur d'être un humain. Les autres s'effacent déjà.

A Miss D.,
J’ai grandi plus que jamais grâce à toi.
Et même si parfois mon esprit te perd,
Tu es toujours là.
“You know that I can never let you…”

A Laïli et Corto,
Vous êtes des enfants magnifiques,
Merci pour votre patience, votre soutien, votre résilience,
Votre humour, votre intelligence, votre énergie, votre créativité.
“ Le talent c’est avoir envie de réaliser un rêve…”

A Marie,
Impossible de dire ici tout ce que je te dois.
Merci de m’avoir supporté, dans tous les sens du terme,
Merci pour ton aide précieuse dans la dernière ligne droite,
D’avoir accepté que j’aille au bout.
Ce fut le plus mouvementé de tous nos voyages,
Une aventure de plus.
“All my riches for her smiles when I slept so soft against her ...It's never over”

Table des matières

1. Introduction Générale ---------- 1

1.1. Les translocations en Biologie de la Conservation ---------- 2

1.2. Installation dans un environnement inconnu ---------- 4

1.3. Evaluation du succès d'une translocation ---------- 7

1.4. Dynamique d'une population réintroduite ---------- 10

1.5. Bouquetins des Alpes et ibérique comme sujets d'études ---------- 12

- Deux espèces proches de l'extinction au XIX^{e} siècle ---------- 13
- Les réintroductions et translocations comme outils de gestion ---------- 14
- Eléments de biologie ---------- 15
- Traits d'histoire de vie ---------- 18

1.6. Objectifs de la thèse ---------- 21

2. Contexte général de l'étude ---------- 25

2.1. Sites et populations d'étude ---------- 27

- Les populations réintroduites des Pyrénées ---------- 27
- Les populations alpines étudiées ---------- 30

2.2. Méthodes de capture, marquage, suivi ---------- 33

2.3. Gestion des données de suivi et types d'analyse ---------- 33

- Ecologie du mouvement ---------- 36
- Suivi de la démographie ---------- 36

3. Comportement spatial d'individus réintroduits ---------- 39

3.1. Dispersion post-lâcher ---------- 40

Article I: Intrinsic factors, release conditions and presence of conspecifics affect post-release dispersal after translocation of the Iberian ibex (Pyrenees)

3.2. Fidélité spatiale et fidélité d'habitat ---------- 55

Article II: Home, sweet home: sex, habitat seasonality and social cues affect spatial fidelity in a translocated mountain ungulate

4. Dynamique d'une population établie ---------- 97

4.1. Influence des coûts de la reproduction sur la valeur adaptative ---------- 98

Article III: What shapes fitness costs of reproduction in long- lived iteroparous species? A case study on the Alpine ibex (Alps)

4.2. Influence des facteurs environnementaux sur la survie saisonnière---------109

Article IV: Environmental conditions shape annual variation in age- and sex-specific seasonal survival in a mountain ungulate

5. Discussion générale----------145

5.1. Synthèse des résultats----------146

5.2. Discussion des résultats----------149

L'installation d'individus réintroduits

L'effet des variations environnementales sur la survie et le recrutement

Hétérogénéité et variabilité inter-individuelle

5.3. Perspectives de recherche----------158

La composante sociale de la sélection d'habitat

Le lien entre comportement post-lâcher, installation de l'espèce et effet fondateur

Stratégies d'occupation de l'espace et conséquences sur la valeur sélective

5.4. Implications pour la gestion conservatoire----------161

Amélioration des techniques de translocation

Amélioration des suivis post-lâcher

Intérêt des suivis à long terme

Le statut de protection des espèces de bouquetins en France

6. Epilogue ----------167

Références bibliographiques ----------173

Annexes ---------- 195

Annexe 1 : Informations complémentaires au chapitre 3.1 (Article I) ---------- 196

Annexe 2 : Informations complémentaires au chapitre 3.2 (Article II) ---------- 202

Annexe 3 : Informations complémentaires au chapitre 4.1 (Article III) ---------- 209

Annexe 4 : Informations complémentaires au chapitre 4.2 (Article IV) ---------- 214

Annexe 5 : Taille des domaines vitaux ---------- 225



1

Introduction générale

1.1. Les translocations en Biologie de la Conservation

Le nombre d'espèces présentant un risque d'extinction s'accroît à une vitesse considérable. Dans la dernière édition de la Liste rouge mondiale, 33% des coraux constructeurs de récifs, 41% des amphibiens, 14% des oiseaux et 26% des mammifères sont menacés d'extinction (IUCN, 2020). Chez les insectes, la chute de biodiversité serait vertigineuse avec une estimation de 40% d'espèces menacées (Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2019). Les risques d'extinction concernent également les végétaux (par exemple 34% des conifères). Cette crise de la biodiversité est due à des facteurs anthropiques : changements climatiques, dégradation et fragmentation d'habitats, introduction d'espèces exotiques envahissantes et surexploitation des ressources naturelles (Dirzo et al., 2014). Chez les mammifères, outre la dégradation des habitats favorables, la destruction directe et la surexploitation constituent la menace la plus répandue pesant sur les populations (Visconti et al., 2011; Bubac et al., 2019).

Si les plans de conservation et de restauration des habitats font partie intégrante des programmes de protection des espèces (Harding et al., 2001), les translocations de conservation constituent aussi un outil important de gestion pour favoriser les taxons et populations menacés. Elles sont définies comme tout déplacement délibéré d'organismes sauvages depuis le site qu'ils occupent vers un site à repeupler dans un but de conservation (Seddon, 2010). L'objectif est de produire un avantage mesurable au niveau d'une population, d'une espèce ou d'un écosystème (IUCN/SSC, 2013). Ces translocations consistent en (1) un renforcement ou une réintroduction dans l'aire de répartition originelle de l'espèce et (2) des introductions pour la conservation de l'espèce (ou de la sous-espèce), comprenant la colonisation assistée et le remplacement écologique en dehors de l'aire de répartition originelle. Elles impliquent un travail préalable de sélection des habitats favorables à l'espèce (IUCN/SSC, 2013), c'est-à-dire des habitats qui permettront la persistance de l'espèce, l'amélioration de sa survie et de sa reproduction (Southwood, 1977). Ces études ne sauraient se limiter à une sélection de l'aire de répartition historique de l'espèce, ou à des zones où l'espèce est actuellement présente, et doivent prendre en compte l'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'habitat (Osborne & Seddon 2012). Dans certains cas, le contrôle des populations de prédateurs doit également être envisagée (Banks, Norrdahl, & Korpimäki, 2002). Enfin une analyse des risques sanitaires doit être

réalisée, afin d'éviter toute conséquence néfaste sur la santé humaine et sur celle de la faune locale, domestique ou sauvage (Hartley & Sainsbury 2017).

Ainsi, outre les renforcements opérés pour accroître les effectifs de populations petites et/ou fragmentées ou pour augmenter leur diversité génétique, les réintroductions sont devenues une pratique courante pour restaurer la biodiversité en rétablissant la présence d'espèces dans des zones où elles avaient été directement ou indirectement exterminées par les humains (Sarrazin & Barbault, 1996; Sutherland, 2000; Seddon, 2010). Les translocations ont été utilisées dans une grande variété de taxons : mammifères comme le loup gris *Canis lupus* (Mao et al., 2005), les oiseaux comme le méliphage à oreillons noirs *Manorina melanotis* (R. H. Clarke, Boulton, & Clarke, 2002) et le gypaète *barbu Gypaetus* barbatus (Hirzel et al., 2004) ou les chéloniens comme la tortue du désert *Gopherus agassizii* (Nussear et al., 2012). Elles ont montré leur intérêt pour sauver certaines espèces de l'extinction et restaurer des populations viables (IUCN/SSC, 2013), par exemple la sauvegarde et la restauration de populations d'oiseaux endémiques sur des îles de Nouvelle-Zélande ou sur l'île Maurice (Jones & Merton, 2012). Il a également été démontré que les translocations contribuaient à contrer les effets des changements climatiques, en permettant aux espèces qui n'ont pas la capacité de s'adapter ou de modifier naturellement leur aire de répartition d'occuper des milieux plus favorables (Butt et al., 2020). En ce qui concerne les ongulés, les translocations de conservation ont clairement permis d'améliorer le statut de conservation de nombreuses espèces (Hoffmann et al., 2015).

Malgré une certaine diversité, les translocations de conservation sont fortement tournées vers les vertébrés supérieurs (mammifères ou oiseaux), les invertébrés étant largement sous-représentés (9% des projets contre 30% pour les plantes et 61% pour les vertébrés) (Seddon, Soorae, & Launay, 2005). Il existe également un biais géographique, la plupart des réintroductions étant mises en œuvre dans les pays développés, notamment en Océanie, Amérique du Nord et Europe (Seddon et al., 2014).

Les phases opérationnelles d'une translocation sont (1) la capture, (2) la manipulation, incluant parfois une phase de captivité, (3) le transport et (4) le lâcher. Ces différentes étapes impliquent donc des choix sur les techniques à employer, la sélection de la population d'origine (captive ou sauvage), le nombre d'animaux transloqués, leur répartition en sexe et en âge ou encore la saison à laquelle la translocation sera effectuée. Il existe une telle variété de méthodes et de résultats,

selon les espèces ou les situations, qu'il est difficile de donner des préconisations générales (Parker et al., 2012). Travailler avec des équipes pluridisciplinaires, incorporer des approches basées sur la recherche scientifique, tout en ayant une bonne connaissance des espèces réintroduites permet d'améliorer continuellement les processus de translocation. Les auteurs évoqués soulignent l'importance d'une bonne collaboration entre scientifiques, gestionnaires et communautés locales impliquées dans les projets de réintroduction. Ils insistent également sur l'importance de questionner un grand nombre de paramètres, y compris dans les cas où les programmes de translocations sont une réussite. Ces opérations nécessitent donc une stratégie préalable fondée sur une analyse multifactorielle. Armstrong & Seddon (2008) ont proposé un cadre conceptuel pour identifier *a priori* les enjeux à prendre en compte au niveau populationnel, méta-populationnel et écosystémique, et ainsi définir les meilleures méthodes pour y répondre.

Les méthodes de translocation choisies doivent également chercher à limiter le stress des animaux. Lors de la translocation, l'incapacité à réagir (pas de possibilité d'échappement), le changement brutal d'environnement (pas d'acclimatation) et la nouveauté induisent en effet une réaction de stress à la fois aigu et chronique qui peut avoir des conséquences sur les processus cognitifs des individus (Teixeira et al., 2007), leur comportement ou leurs capacités physiologiques (Letty, Marchandeau, & Aubineau, 2007; Dickens, Delehanty, & Romero, 2010).

1.2. Installation dans un environnement inconnu

En se déplaçant, les animaux ont la capacité de modifier leur environnement et de sélectionner les habitats qui leurs sont favorables. Ces mouvements dépendent de l'état interne de l'individu (faim, soif, peur), de ses capacités cognitives (acquisition d'information, apprentissage, mémorisation), de ses capacités de locomotion, et de facteurs externes, tels que la disponibilité en ressources, la structure du paysage, la présence de congénères et/ou d'autres espèces (Nathan et al., 2008). Grâce à ces mouvements, les individus augmentent leur utilisation d'un site donné en ajustant deux composantes-clés : la durée de visite et/ou la fréquence de revisite d'un site favorable (Van Moorter et al., 2016). Pour cela ils augmentent le temps de présence et/ou écourtent le délai entre deux visites. Ils s'adaptent ainsi à l'hétérogénéité spatiale des ressources dans l'environnement en optimisant le compromis ressources/risques, en

exploitant préférentiellement des sites avec des ressources de bonne qualité et offrant un accès aux refuges pour échapper aux prédateurs (Sih, 1980). Les individus sont donc constamment confrontés à des prises de décision, pour trouver le meilleur compromis coûts/bénéfices lié à l'utilisation de leur environnement, ce qui influence la valeur sélective d'un individu par la survie et la reproduction.

La décision qui amène à la sélection d'une ressource, si elle comporte une part innée, est très probablement améliorée par un processus d'adaptation acquis à travers l'expérience individuelle et la transmission culturelle (Giraldeau, 1997). J. M. Davis & Stamps (2004) font l'hypothèse que l'expérience acquise dans l'habitat natal influencera les préférences d'habitat tout au long de la vie d'un individu (théorie de l'induction des préférences pour l'habitat natal, NHPI), celui-ci choisissant préférentiellement des sites comportant un habitat similaire à celui où il est né, notamment lors de la dispersion natale. L'expérience précoce des individus a un rôle majeur car le processus de décision serait en partie transmis par l'apprentissage auprès des parents (Galef, 1976; Langenhof & Komdeur, 2018). La dimension sociale est aussi très importante dans la prise de décision. En effet, chez de nombreuses espèces, les congénères représentent une 'information publique' (c'est-à-dire accessible aux autres individus), qui peut être soit involontaire (les individus présents représentent un indice de bonne qualité de l'habitat), soit volontaire (signal d'alerte par exemple) (Blanchet, Clobert, & Danchin, 2010).

Quoi qu'il en soit, les mouvements permettent aux individus de mémoriser l'information sur les sites qu'ils ont expérimentés (Spencer, 2012) parvenant ainsi à une meilleure connaissance de l'environnement qui les entoure, ce que l'on peut traduire par le terme de familiarité (Piper, 2011). Cette dernière se traduit par une fidélité spatiale à certains sites constituant le domaine vital, défini par Burt (1943) comme l'aire traversée par un animal pour ses activités d'alimentation, de repos, de reproduction, de mise bas et d'élevage des jeunes, en excluant les sites visités occasionnellement. Dans ce domaine vital, la sélection d'habitat se traduit par la « sur-utilisation » de certaines zones par rapport à leur disponibilité (Block & Brennan, 1993). C'est une réponse comportementale des individus à la variabilité spatio-temporelle des composantes de leur environnement telles que la ressource alimentaire, la présence de partenaires sexuels ou de prédateurs, ou encore la densité de population (McArthur et al., 2014). Cette réponse dépend aussi de l'état physiologique et de la personnalité de l'individu (Mella et al., 2015). Elle peut être appréhendée à différentes échelles

spatiales et temporelles associées, selon un gradient allant de l'aire de répartition de l'espèce à la sélection d'une bouchée de végétation quand un individu s'alimente (Mayor et al., 2009).

D'un point de vue biologique, une translocation peut être vue comme un événement forcé sans précédent évolutif. Les animaux déplacés subissent des contraintes biologiques fortes, liées à leur méconnaissance du milieu dans lequel ils sont introduits. Pour acquérir dans ce nouvel environnement des ressources alimentaires, des abris ou des zones refuges vis-à-vis des prédateurs, rencontrer des partenaires sexuels, et plus largement assurer leur cycle biologique (survie et reproduction), les animaux vont se déplacer. Le mouvement est la réponse adaptative des individus transloqués à ce changement d'environnement « brutal et non volontaire ». Mais dans ce cas, et juste après le lâcher, les individus n'ont aucune connaissance de la localisation des habitats de qualité. Selon l'hypothèse du NHPI, les individus rechercheraient alors les habitats similaires à ceux qu'ils ont rencontrés dans leur habitat natal (Stamps & Swaisgood, 2007). Cependant il est plus vraisemblable que les individus relâchés, en explorant de nouveaux sites, mémorisent leurs avantages/inconvénients en une carte cognitive (Spencer, 2012; Fagan et al., 2013), accumulant des connaissances sur la distribution des ressources et des risques, ainsi que sur leurs variations spatiales et temporelles. L'augmentation progressive de la quantité et de la qualité de ces informations, croisées avec les connaissances antérieures à la translocation, améliore la familiarité avec l'environnement. Il en résulte un changement de comportement de l'animal, incluant la recherche de nourriture, l'évitement des prédateurs et les interactions sociales; celui-ci conduit à son tour à une modification dans le comportement spatial de l'individu (Berger-Tal et al., 2016).

Certains mouvements à l'extérieur de l'espace habituellement utilisé, comme dans le cas de la migration ou de la dispersion, peuvent augmenter la mortalité en modifiant le risque de prédation, les coûts énergétiques ou encore l'exposition aux facteurs anthropiques (Bonte Dries et al., 2011; Fullman, Joly, & Ackerman, 2017). Dans ce cas, ils peuvent annuler les bénéfices liés à de tels déplacements. Les individus transloqués font face à ce même compromis coûts/bénéfices pendant leurs phases d'exploration. Si le temps utilisé pour explorer le nouvel environnement permet d'améliorer la connaissance de la zone de lâcher, il est cependant coûteux et réduit le temps alloué à la recherche de ressource alimentaire, à la reproduction ou à la

vigilance vis-à-vis de la prédation. De plus le stress lié à la translocation peut augmenter l'intensité ou la fréquence des mouvements, accroître la distance parcourue, et donc augmenter les coûts. L'ampleur des mouvements post-lâcher va donc non seulement avoir des conséquences sur l'éloignement des zones explorées par rapport au point de lâcher, mais aussi sur le taux de survie et/ou de reproduction des individus.

Au final, ce sont les mouvements de l'ensemble des individus réintroduits, la façon dont ils sélectionnent les habitats pour établir leur domaine vital, ainsi que leurs interactions sociales qui détermineront la sédentarisation des premiers noyaux de population de l'espèce. La sociabilité est rarement abordée de manière explicite dans les projets de translocation d'animaux d'espèces grégaires (Goldenberg et al., 2019). Pour autant, les relations sociales, qui s'expriment de multiples façons (coopération entre partenaires, hiérarchie de dominance, organisation territoriale des domaines, apprentissage…), jouent un rôle important dans la façon dont les individus vont exploiter les ressources, avec des conséquences sur la survie ou la reproduction. Par exemple, des données récentes montrent que la survie des jeunes individus est meilleure lorsqu'ils présentent des aptitudes à l'intégration au sein de groupes de congénères (Franks et al., 2020). Le rétablissement de relations sociales fonctionnelles au sein d'une population constituée à partir d'individus transférés peut dès lors apparaître comme l'étape ultime et déterminante d'un processus d'installation dans un nouvel environnement.

1.3. Evaluation du succès d'une translocation

L'objectif d'un programme de translocation à des fins de conservation est d'établir une population viable à long terme, pouvant se déplacer dans une aire géographique sélectionnée comme habitat favorable à l'espèce (Osborne & Seddon, 2012; IUCN/SSC, 2013). Les translocations peuvent être complexes et mobiliser d'importants moyens financiers et humains, pour atteindre un objectif souvent ambitieux. Le succès étant défini par la création d'une population viable, on peut constater que les nombreuses opérations de réintroductions ont eu des réussites variables. De nombreux programmes se sont même soldés par un échec, notamment pour des espèces menacées ou en danger (Griffith et al., 1989; Letty, Marchandeau, & Aubineau, 2007; Miller, Bell, & Germano, 2014). Les causes d'échec sont

nombreuses, comme par exemple la non-adéquation de l'habitat de destination, la dispersion loin du site de réintroduction, les conséquences du stress, la baisse des capacités reproductrices, une faible diversité génétique, les maladies, la prédation, la compétition avec d'autres espèces, le surpâturage avec du bétail ou des herbivores introduits (Wolf et al., 1996; Letty, Marchandeau, & Aubineau, 2007; Dickens, Delehanty, & Romero, 2010). Ces échecs peuvent aussi être consécutifs à des erreurs de gestion de projet ou à des contextes politiques défavorables. Toutefois la moitié des translocations incluant invertébrés, poissons, amphibiens, chéloniens et mammifères (Griffith et al., 1989; Wolf et al., 1996; Fischer & Lindenmayer, 2000; Seddon, Armstrong, & Maloney, 2007) sont une réussite, avec un accroissement des densités des espèces réintroduites ayant des effets positifs majeurs sur les écosystèmes. Les principaux facteurs associés au succès de la translocation sont un habitat favorable et de bonne qualité avec la présence de refuges, la localisation de la zone de réintroduction (par exemple à l'intérieur de l'aire de répartition principale), un nombre important d'animaux relâchés, la durée du programme de translocation et les traits liés à la reproduction (Griffith et al., 1989; Wolf et al., 1996). Pour des exemples documentés, des cas d'études sont décrits dans les « Global Reintroduction Perspectives », éditées par le groupe spécialiste des réintroductions (RSG) de la commission de la survie des espèces (SSC) de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN) (Soorae, 2018). Dans une revue bibliographique récente, Bubac et al. (2019) analysent 554 cas de 364 espèces de tous les continents (120 pour les mammifères, 120 pour les oiseaux, 119 pour les poissons, 116 pour l'herpétofaune et 79 pour les invertébrés) tirés au sort parmi 1409 études documentées. Ils montrent que les raisons de l'échec d'une réintroduction sont fortement liées à la cause de déclin de la population originelle, suggérant de bien identifier ce facteur-clé. Ils indiquent également que la probabilité d'échec est plus importante dans les quatre premières années après la translocation, celles-ci constituant une période critique. Au final, il est donc crucial d'analyser les raisons des succès et des échecs afin de mieux adapter les stratégies et méthodes utilisées (Seddon, Armstrong, & Maloney, 2007), et par conséquent améliorer les futurs programmes (Fischer and Lindenmayer 2000). Ces connaissances s'organisent au sein d'une discipline, à l'interface entre la science et la gestion de l'environnement, la biologie de la réintroduction (Ewen et al., 2012) qui vise à intégrer dans les processus de décisions les résultats des recherches scientifiques. Elle inclut l'étude des

comportements spécifiques aux espèces transloquées, leurs traits d'histoire de vie, les patrons de leurs mouvements et les structures sociales et génétiques des populations.

La période qui suit le lâcher est généralement déterminante pour la réussite de l'installation de la population. Il est essentiel d'examiner les comportements des animaux confrontés à un environnement inconnu, car ils affectent la dynamique de population à long terme, notamment la survie et le succès de la reproduction (Armstrong & Seddon, 2008; Dickens, Delehanty, & Romero, 2010). Le suivi des animaux après le lâcher est donc indispensable pour savoir où ils se déplacent, quels habitats ils utilisent et évitent, ou avec quels congénères ils forment des liens sociaux. Ceci permet d'améliorer le succès des futures translocations (Bradley et al., 2012). Les gestionnaires ont également besoin d'informations sur la survie des individus relâchés et les causes potentielles de mortalité pour identifier quels animaux contribuent le plus à l'établissement d'une population prospère. L'objectif des gestionnaires est d'obtenir une croissance initiale de la population la plus élevée possible (Komers and Curman 2000), en favorisant la survie post-lâcher souvent associée à la fidélité des individus à la zone de lâcher (Le Gouar et al., 2008). Berger-Tal et al. (2016) proposent d'analyser quatre caractéristiques du mouvement des individus et les facteurs qui les influencent pour évaluer et adapter un programme de réintroduction. (1) La fidélité au site de lâcher a des implications importantes pour le gestionnaire. Un éloignement important du site peut par exemple indiquer un habitat non favorable, un comportement de 'homing' (l'individu cherche à retourner d'où il vient), ou une compétition intra-spécifique ou inter-spécifique trop forte. (2) L'existence de zones où les individus retournent fréquemment indique la localisation des habitats de bonne qualité. La fréquence de visite peut également donner des informations sur la nature de ces habitats (zone d'alimentation, refuge…). (3) La proximité avec les autres individus donne des indices sur les interactions sociales. Pour les espèces sociales, les interactions limitent la dispersion et favorisent la valeur adaptative. Pour des individus demeurant solitaires, elles sont le signe que la translocation a pu altérer leur comportement. (4) Les variations inter-individuelles dans le comportement spatial, comme la tendance à explorer de nouveaux habitats ou à approcher des éléments anthropiques du paysage peut permettre de comprendre les types de tempérament (Réale et al., 2007) présents dans la population transloquée.

La plupart des suivis cherchant à évaluer le succès d'une translocation s'effectuent sur un temps relativement court, mais la durée de suivi nécessaire dépend

en fait de la biologie de l'espèce. Des espèces longévives et à faible taux de reproduction nécessiteront des décennies de suivi pour obtenir une évaluation du programme de réintroduction. Sur des projets impliquant une espèce atteignant rapidement la maturité sexuelle et capable de produire un grand nombre de descendants en peu de temps (Bubac et al., 2019), l'évaluation du succès pourra être bien plus rapide. S'assurer de l'installation et de la persistance de l'espèce implique en effet de connaître les zones occupées par la population créée dans la zone géographique de destination, de suivre l'évolution des effectifs, de déterminer le statut sanitaire et la diversité génétique de la population, ainsi que d'en évaluer les paramètres démographiques (survie et recrutement). En la comparant à un effectif calculé *a priori* et correspondant à la capacité d'accueil de l'habitat, l'effectif de la population peut notamment être un indicateur pertinent pour attester du succès d'une translocation (Robert et al., 2015). S'assurer du succès définitif d'une translocation peut donc parfois impliquer des études de longue durée (Fischer and Lindenmayer 2000).

1.4. Dynamique d'une population réintroduite

La biologie de la conservation repose pour une large part sur des modélisations des populations réintroduites afin de prédire leur effectif futur, leurs taux de croissance et de dispersion, les probabilités d'établissement à court terme et de persistance à long terme (revue dans Armstrong & Reynolds, 2012). Celle-ci peut aussi permettre d'évaluer différentes stratégies de lâcher (par exemple âge des animaux, nombre d'individus et nombre de groupes à relâcher) en utilisant des simulations avec des taux de survie et de reproduction différents obtenus par le suivi d'autres populations réintroduites (Sarrazin & Legendre, 2000). Le même type de méthodes permet de mesurer la faisabilité de futures réintroductions.

Il convient d'abord de séparer la période consécutive aux lâchers de la période plus étendue d'installation de la population. Les effets post-lâcher sont définis comme les changements dans la survie et les autres paramètres démographiques attribuables au stress de translocation (Armstrong & Reynolds, 2012). Il n'est pas rare que la mortalité soit élevée juste après le lâcher (Dickens, Delehanty, & Romero, 2010) et que le stress ait aussi un impact sur la dispersion et l'éloignement des individus du site de lâcher (Le Gouar, Mihoub, & Sarrazin, 2012). Ces effets du stress, considérés

comme des « coûts du lâcher » (Tavecchia et al., 2009), peuvent également entraîner une baisse de la reproduction (Dickens, Delehanty, & Romero, 2010). Il est très important d'estimer séparément ces effets post-lâcher. En premier lieu, ils peuvent directement affecter la probabilité d'installation d'une population, car en cas de trop faible densité, celle-ci est exposée aux effets néfastes d'évènements stochastiques, l'effet Allee ou de dépression de consanguinité (Griffith et al., 1989; Komers & Curman, 2000). De plus, il est essentiel de ne pas les intégrer directement à la modélisation de la population réintroduite, par exemple en ignorant les données de la phase d'acclimatation pour calculer les paramètres démographiques, car ceci conduirait à une mauvaise interprétation des estimations et possiblement à de mauvaises décisions de gestion.

Comprendre la dynamique des populations réintroduites nécessite donc d'abord, comme pour toute autre population, d'analyser les paramètres démographiques des individus qui les composent : taille à la naissance, patron de croissance corporelle, âge de la maturité sexuelle, progéniture (nombre de jeunes et sexe-ratio), les investissements reproducteurs âge et taille-dépendants, la survie âge et sexe-dépendante et la durée de vie (Stearns, 1976; Bjørnstad & Hansen, 1994). Certains de ces paramètres sont dépendants de la densité des populations et/ou d'autres facteurs externes liés à l'environnement, comme la pression de prédation, les fluctuations climatiques, la qualité de l'habitat, la ressource alimentaire ou les maladies (Eberhardt, 1985). L'évolution des effectifs de populations dans le temps et l'espace résulte donc de l'interaction entre des facteurs internes et des facteurs externes à l'espèce. Il est de plus important de connaître et de prendre en compte les structures démographiques, car les animaux des différentes classes d'âge et de sexe, en ne réagissant pas de la même façon à des variations climatiques ou de densité (Coulson et al., 2001; Bonenfant et al., 2009) ne contribuent pas également aux variations d'effectifs (Gaillard, Festa-Bianchet, & Yoccoz, 1998).

Pour comprendre comment les paramètres démographiques agissent sur les taux de croissance, les analyses étudient leurs variations temporelles et apprécient leur influence sur le taux d'accroissement, cet indicateur est dénommé sensibilité (Caswell, 1978). Kroon et al.(1986) ont de plus défini l'élasticité comme la contribution relative des paramètres démographiques au taux de croissance de la population. L'élasticité est importante quand une faible variation d'un paramètre entraîne une modification importante du taux d'accroissement. Un paramètre démographique à forte

variation temporelle aura très peu d'impact sur la croissance d'une population si son élasticité est faible, alors qu'un paramètre qui varie peu mais avec une grande élasticité aura un impact important (Gaillard, Festa-Bianchet, & Yoccoz, 1998).

Si les analyses classiques partent du principe que l'état de la population (sa structure, son âge) reste stable dans le temps, la mesure à long terme (c'est-à-dire avec une fonction asymptotique) du taux d'accroissement (λ_1) est inadéquate pour représenter la croissance à court terme quand une population est soumise à des perturbations comme les catastrophes climatiques ou environnementales, les maladies ou les facteurs humains tels que les translocations (Koons et al., 2005). La dynamique de la population est alors « transitoire » car liée à un état de la population lui-même variable jusqu'à ce que l'état stable asymptotique soit atteint (Ovaskainen & Hanski, 2002). En outre l'impact des perturbations sur la dynamique des populations dépendra des stratégies d'histoire de vie des espèces. Après une perturbation, les espèces à rythme de vie lent (espèces ayant une maturité tardive, une faible fécondité et une longue durée de vie), subiront des diminutions de la taille de leur population, tandis que les espèces à faible durée de vie verront souvent la taille de leur population augmenter (Gamelon et al., 2014). De plus, l'ampleur de ces variations à court terme augmente quand les populations ont une forte croissance asymptotique, mais elle est tamponnée chez les espèces à croissance lente (i.e. les espèces à faible taux de croissance de la population).

Quoi qu'il en soit, il est primordial de comprendre les mécanismes responsables des variations des paramètres démographiques (survie et recrutement essentiellement) et les principaux facteurs intrinsèques (sexe, âge, effet cohorte, état reproducteur, condition corporelle, valeur phénotypique) et extrinsèques (prédation, maladies, conditions météorologiques, densité), pour comprendre la dynamique des populations.

1.5. Bouquetins des Alpes et ibérique comme sujets d'études

Selon la liste rouge de l'UICN, le genre *Capra* (famille des Bovidés, tribu des Caprini) est représenté par plusieurs espèces sauvages : bouquetin d'Abyssinie (*C. walie*), bouquetin de Nubie (*C.nubiana*), bouquetin des Alpes (*C. ibex*), bouquetin de Sibérie (*C.sibirica*), bouquetin ibérique (*C. pyrenaica*), chèvre égagre (*C. aegagrus*), markhor (*C. falconeri*), bouquetin oriental (*C. cylindricornis*) et bouquetin du Caucase

(*C.caucasica*), la taxonomie de certaines de ces espèces étant encore discutée (Pidancier et al., 2006).

Le bouquetin ibérique et le bouquetin des Alpes sont deux espèces phylogénétiquement proches, tant sur la base de l'ADN mitochondrial que du chromosome Y (Manceau et al., 1999; Pidancier et al., 2006). Une étude récente a retracé l'histoire génétique de ces deux espèces à partir de matériel génétique récent et paléontologique (Ureña et al., 2018). L'hypothèse la plus plausible considère une colonisation unique de l'Europe occidentale entre 0,5 et 2,5 millions d'années avant notre ère. Ces auteurs ont observé trois clades majeurs : *Capra ibex, Capra pyrenaica pyrenaica* ('Bucardo' sous-espèce éteinte en 2000 dans les Pyrénées) et le groupe comprenant les deux sous-espèces ibériques actuelles reconnues par Cabrera (1911) : *Capra pyrenaica hispanica* et *Capra pyrenaica victoriae*. La divergence entre ces trois clades est relativement contemporaine, de l'ordre de 60 000 à 90 000 ans avant notre ère pour la séparation entre les bouquetins alpin et ibérique et de 50 000 à 75 000 ans avant notre ère pour la séparation entre les populations de 'Bucardo' et le reste des populations de *Capra pyrenaica* analysées.

- Deux espèces proches de l'extinction au XIX^{e} siècle

Bouquetin des Alpes et bouquetin ibérique vivaient il y a plusieurs dizaines de milliers d'années dans la plupart des reliefs d'Europe centrale et occidentale, y compris dans les massifs montagneux de basse altitude (Couturier 1962). Mais leur stratégie anti-prédatrice, se réfugier dans des barres rocheuses même proches du danger, est inadaptée aux armes à feu apparues au XVI^{e} siècle. Celle-ci a failli entraîner leur disparition au début du XIX^{e} siècle. La destruction directe par l'homme est sans aucun doute la cause principale de disparition de ces espèces. Paradoxalement, c'est la volonté de chasseurs qui a sauvé ces espèces. Pour le bouquetin des Alpes, c'est grâce au roi Victor Emmanuel II et à la mise en place d'une réserve de chasse en 1856 en Italie afin de préserver la centaine d'individus restants, à l'élevage en captivité en Suisse, puis à la création des parcs nationaux du Gran Paradiso (1922) en Italie et du Parc national de la Vanoise (1963) en France, que cette espèce fut sauvée de l'extinction. En France, la loi sur la protection de la nature de 1976 et les arrêtés fixant les listes des espèces protégées de 1981 viendront conforter cette protection. Pour le bouquetin des Pyrénées, les récits des grands explorateurs et chasseurs indiquent

qu'il ne reste plus que quelques individus dans les Pyrénées au XIX^{e} siècle dans les massifs de la Maladeta et d'Ordesa. Ainsi, il finit par disparaître définitivement du versant français en 1905 et du versant espagnol en 2000 (García-Gonzalez & Herrero, 1999). C'est encore la gestion cynégétique, avec la création en 1905 du « Coto real de Gredos » par le Roi Alphonse XIII, qui va initier la sauvegarde du bouquetin ibérique alors qu'il ne reste que quelques dizaines d'individus dans cette région. Le développement des quelques autres populations résiduelles des sierras de l'est et du sud de l'Espagne apparaîtra un peu plus tard avec la création de nombreuses réserves de chasse issues de la promulgation de la Loi sur la chasse par l'Etat espagnol (Crampe et al., 2012).

Les deux espèces de bouquetin sont inscrites sur la liste des espèces protégées sur le territoire français, fixée par l'arrêté du 23 avril 2007, modifié par l'arrêté du 15 septembre 2012. Elles sont classées « préoccupation mineure » sur la liste rouge des espèces protégées (IUCN, 2020), mais « quasi-menacée » pour le bouquetin des Alpes et « en danger » pour le bouquetin ibérique sur la liste rouge des espèces menacées en France (UICN France et al., 2017).

- Les réintroductions et translocations comme outils de gestion

La répartition actuelle de ces deux espèces est largement la conséquence d'opérations de réintroductions et de translocations. Pour le bouquetin des Alpes, les réintroductions à partir d'individus reproduits en captivité en Suisse, combinées à de nombreuses translocations à partir de populations sources (par exemple Mont Pleureur en Suisse, Gran Paradiso en Italie, Vanoise en France) ont permis la colonisation de la plupart des massifs de l'arc Alpin, ce qui aurait été naturellement impossible en seulement un siècle (Stüwe & Nievergelt, 1991). La recolonisation de nouvelles zones par le bouquetin ibérique au Portugal et en Espagne est la conséquence combinée d'une colonisation naturelle et de réintroductions (Acevedo & Cassinello, 2009; Fonseca et al., 2017). Si en Espagne cette gestion a un objectif cynégétique, avec une chasse de prestige ayant de fortes retombées économiques (chasse au trophée), il est à noter qu'en France, les seules motivations de ces programmes ont été de « protéger la nature » (Pfeffer & Clouet, 1979; Gauthier & Villaret, 1990) à l'époque où l'on n'évoquait pas encore la restauration de la biodiversité.

Le retour du bouquetin ibérique dans les Pyrénées en est le dernier exemple. Après vingt ans d'actions pour atteindre cet objectif, la stratégie pyrénéenne de valorisation de la biodiversité (SPVB) mise en place en fin d'année 2011, a intégré dans son programme d'action un projet de réintroduction, finalisé par un plan de restauration du bouquetin (*Capra pyrenaica*) dans les Pyrénées françaises 2012-2020.

A ce jour, 178 populations de bouquetins des Alpes ont été recensées sur l'ensemble de l'arc Alpin, ce qui représente un effectif total d'environ 55 000 individus (Brambilla et al., 2020). Dans la péninsule ibérique, les effectifs du bouquetin ibérique sont estimés à 100 000 individus répartis dans plus de 20 populations sur l'ensemble de l'aire de répartition (Palomo & Gisbert, 2012; IUCN, 2020). Dans la partie pyrénéenne de l'aire de répartition, nous sommes « au début de l'histoire » puisque les effectifs sont estimés à environ 400 individus répartis pour moitié en Ariège et pour moitié dans le Parc national des Pyrénées (Hautes-Pyrénées et Pyrénées-Atlantiques).

- Eléments de biologie

Bouquetin des Alpes et bouquetin ibérique sont assez proches en termes de morphologie et biologie. Ils présentent un fort dimorphisme sexuel. Les mâles se reconnaissent facilement à partir de l'âge de 2 ans. Le développement de leurs cornes peut atteindre 1 mètre de longueur et leur corpulence est massive (60 à 100 kg). La croissance des mâles est continue et assez lente tout au long de leur vie (Von Hardenberg et al., 2004). Les femelles sont plus petites (30 à 50kg) et leurs cornes sont plus fines et moins longues, n'excédant pas 30 cm (Encadré 1). Le bouquetin ibérique présente des taille et poids légèrement inférieurs ; la présence de lignes ou zones noires dans la robe, ainsi que les cornes en lyre des mâles, permettent de le différencier facilement du bouquetin des Alpes.

Le bouquetin est un animal grégaire : mâles et femelles sont généralement répartis dans des hardes séparées. La formation de grands groupes est très certainement motivée par un comportement anti-prédateurs, la vigilance collective permettant la diminution du temps individuel de vigilance au profit du temps passé à l'alimentation (Alados, 1986). Pendant le rut, qui a lieu entre novembre et mi-janvier suivant les populations, les individus forment de petits groupes mixtes. Les femelles donnent naissance à un cabri, rarement deux, en mai-juin (Couturier 1962). Le taux

Encadré 1. Les espèces étudiées

Le Bouquetin ibérique (*Capra pyrenaica*)

Biométrie (poids en kg, longueur totale en cm) :

Mâle (50-90, 100-155), Femelle (30-45, 95-120)

Statut de conservation en France (2017) : En danger





Photographies : PNP- A. Garnier

Le Bouquetin des Alpes *(Capra ibex*)

Biométrie (poids en kg, longueur totale en cm) :

Mâle (65-100, 110-160), Femelle (35-50, 105-130)

Statut de conservation en France (2017) : Quasi menacé





Photographies : PNV- S. Mélé / C.Gotti

de reproduction est généralement de 0,4 à 0,5 pour une population ancienne, il peut néanmoins atteindre 0,8 à 1 pour les populations plus récentes. L'allaitement dure de 2 à 3 mois mais peut se prolonger jusqu'à décembre ou janvier. La maturité sexuelle peut être atteinte dès 1 an et demi, mais l'âge de primiparité dans les populations installées est de 4 ans (Toïgo et al., 2002; Refoyo et al., 2015). La participation des mâles au rut est conditionnée par la hiérarchie sociale, issue des interactions de dominance liées en grande partie à la taille corporelle (Bergeron et al., 2010). Les femelles, nommées « étagnes », qui ont un cabri sont dites « suitées », et se rassemblent après les mise-bas pour former des chevrées, groupes composés de mères avec leurs petits, de femelles sans cabri et de jeunes mâles.

Le bouquetin est une espèce inféodée aux milieux rocheux. Contrairement à ce qui est souvent écrit sur le bouquetin des Alpes dans la littérature grand public, la haute montagne ne lui est pas indispensable puisqu'il est présent entre 500 et plus de 3000 m d'altitude, son aire de répartition descendant autrefois jusqu'au niveau de la mer. D'ailleurs en Espagne, certaines populations de bouquetin ibérique du sud du pays occupent des falaises en bordure de la mer Méditerranée (Palomo & Gisbert, 2012). En montagne, le domaine vital inclut plusieurs quartiers saisonniers pouvant être séparés de plusieurs dizaines de kilomètres. L'hiver, le bouquetin se tient dans des falaises et vires orientées au sud et donc rapidement déneigées. Au printemps, il descend chercher les premières pousses d'herbe. Il remonte ensuite en suivant le verdissement de la végétation (Grignolio et al., 2003; Acevedo & Cassinello, 2009). C'est en été qu'il fréquente les altitudes les plus élevées, notamment les femelles lors des étés les plus chauds (Grignolio et al., 2004; Viana et al., 2018).

Son alimentation est essentiellement herbacée, mais le bouquetin peut aussi se nourrir de mousses, de lichens, d'arbres, arbustes, ou même de baies. La disponibilité alimentaire variant suivant les saisons, surtout en haute montagne, il n'arrive à couvrir ses besoins énergétiques hivernaux que grâce à ses réserves de graisse. Ainsi, entre le début et la fin de l'hiver, les bouquetins des Alpes peuvent perdre 30% de leur poids (Couturier 1962).

Dans une population installée, les modalités d'occupation de l'espace présentent une grande variabilité inter-individuelle, certains individus étant localisés toute l'année sur une même zone quand d'autres montrent des mouvements de type migrateur (Girard et al., 2009). Les mâles ont un domaine vital plus grand que les femelles, à mettre en rapport avec la différence de taille corporelle et le comportement

reproducteur (Viana et al., 2018). Ils peuvent également effectuer des mouvements de très grande amplitude (plusieurs dizaines de kilomètres) sur de très courtes périodes, notamment en phase d'installation d'une population après réintroduction (Tron et al., 1994). Les mâles seraient les individus pionniers en phase de colonisation de nouvelles zones (Girard et al., 2009).

- Traits d'histoire de vie

La théorie d'histoire de vie prédit que les individus qui ont atteint la maturité sexuelle ne peuvent pas maximiser à la fois l'allocation de l'énergie à leur reproduction et à leur survie. De ce fait les individus qui investissent plus dans la reproduction devraient en payer le coût en ayant de plus faibles chances de survie que ceux qui investissent moins dans la reproduction (Stearns, 1976). Chez les grands ongulés, la survie adulte varie très peu, que ce soit d'une année à l'autre dans une même population ou suivant les conditions environnementales (densité et climat) (Gaillard, Festa-Bianchet, & Yoccoz, 1998). Ainsi, c'est essentiellement la survie des jeunes qui détermine les fluctuations de taille des populations (Toïgo, Blanc, et al., 2007). Chez une espèce itéropare longévive comme le bouquetin, la survie adulte des femelles est favorisée par rapport à leur reproduction (Gaillard & Yoccoz, 2003). Cette survie est élevée chez les adultes, et ne devrait donc pas être sensible aux variations environnementales, contrairement à la survie juvénile (Gaillard et al., 2000). Les mâles devraient quant à eux investir plus dans leur croissance afin d'atteindre une position sociale dominante et multiplier les opportunités d'accouplement afin de maximiser leur valeur sélective (Toïgo, Gaillard, et al., 2007). Cet investissement dans la croissance, associée à leur plus grande taille entraînant des besoins énergétiques supérieurs, devrait conduire à une survie moindre. Mais chez le bouquetin, et contrairement à d'autres espèces d'ongulés à taille similaire, comme le mouflon des rocheuses (*Ovis canadensis*) ou le chevreuil européen (*Capreolus capreolus*) qui présentent un patron de survie en décroissance lent et régulier dès l'âge de 2 ans, les mâles semblent avoir comme les femelles une stratégie conservatrice d'allocation de l'énergie et survivent aussi bien que les femelles jusqu'à l'âge de 10-12 ans (Toïgo, Gaillard, et al., 2007). Ceci leur permettrait d'atteindre des tailles du corps et des cornes suffisantes pour accéder aux femelles en œstrus (Apollonio et al., 2013). Ils paieraient ainsi les conséquences négatives de la participation à la reproduction à un âge beaucoup plus avancé que

chez les mâles des autres espèces d'ongulés. La forte diminution de la survie des mâles observée après 12 ans chez le bouquetin des Alpes est cohérente avec cette théorie (Largo, 2009). Toïgo et Gaillard (2003) montrent toutefois que des différences de survie entre les mâles et les femelles apparaissent lorsque les conditions environnementales sont mauvaises, la grande taille des mâles devenant alors coûteuse en énergie. Ce coût du dimorphisme sexuel serait également plus marqué dans les populations stables que dans les populations colonisatrices.

De plus, les bouquetins sont des 'capital breeders', c'est-à-dire qu'ils utilisent l'énergie accumulée dans leur organisme pour se reproduire. En montagne où il y a une grande variabilité saisonnière de la disponibilité en ressource alimentaire, le printemps et l'été sont des périodes-clé où les individus vont devoir reconstituer leurs réserves corporelles pour assurer la reproduction suivante.

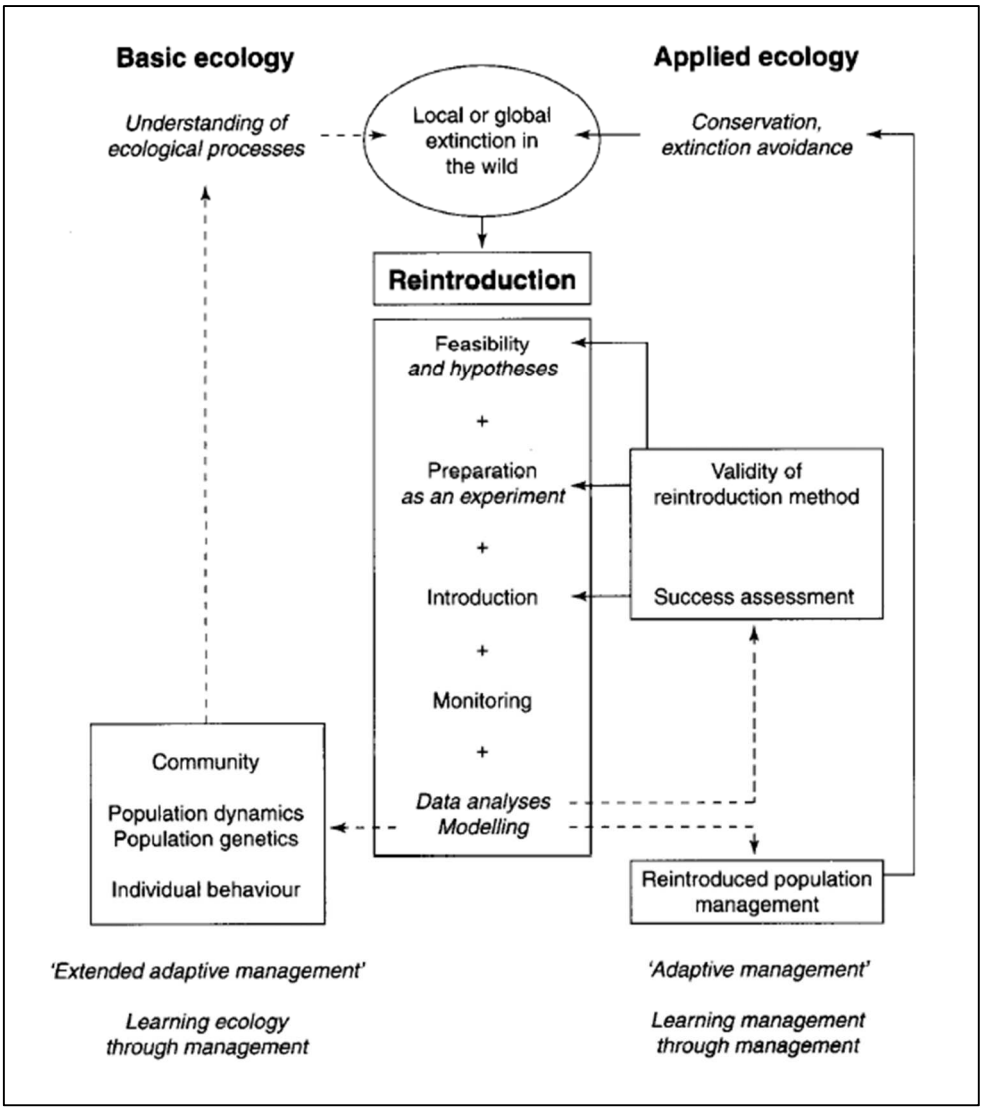


Figure 1. Apport de l'étude des réintroductions en écologie. En préparant des hypothèses et en concevant les translocations comme des expériences, le suivi d'une population réintroduite peut fournir de bonnes données et des opportunités de modélisation. Ces analyses peuvent conduire à la fois à la compréhension des mécanismes (flèches en pointillés) et à des actions de conservation (flèches pleines). Le succès de la réintroduction peut être évalué, ce qui fournit des informations sur la faisabilité, la préparation et les méthodes de réintroduction utilisées précédemment. La population réintroduite peut alors être gérée afin d'éviter sa future extinction. De plus, dans un contexte plus fondamental, des hypothèses sur le comportement, la démographie et la génétique, ayant trait à l'écologie des populations et des communautés peuvent être explorées. À long terme, cela pourrait nous aider à comprendre comment l'extinction d'une espèce se produit dans un contexte naturel. *Traduit de Sarrazin & Barbault (1996)*

1.6. Objectifs de la thèse

L'objectif général de la thèse est d'améliorer les connaissances sur la biologie des populations issues de réintroductions, d'établir une évaluation critique de ces opérations, et de fournir des suggestions pour les futures actions de conservation. Elle s'inscrit tout à la fois dans les domaines de la biologie de la conservation, de l'écologie comportementale et de la dynamique des populations. Ce travail contribue ainsi concomitamment à l'écologie fondamentale et à l'écologie appliquée, comme cela a été décrit dans la figure 1 par Sarrazin & Barbault (1996). Dans le cadre de mon doctorat, j'ai choisi d'étudier les populations des deux espèces de bouquetins présentes en France, à deux moments différents de leur histoire, (1) dans les premiers temps après la réintroduction et (2) une fois les populations installées. Le retour du bouquetin ibérique sur le versant nord du massif pyrénéen offrait une occasion inédite de suivre l'implantation d'une population d'ongulés et d'étudier le comportement spatial d'un nombre important d'individus déplacés dans un nouvel environnement. J'ai de plus bénéficié des données de suivi, mis en place dans les Parcs nationaux de la Vanoise et des Écrins, de populations plus anciennes de bouquetin des Alpes.

Dans le premier volet de mes recherches, je me suis intéressé à l'écologie des individus déplacés dans un environnement différent de celui d'origine, en étudiant les patrons de déplacement, l'utilisation de l'espace, et les facteurs qui les affectent (**Chapitre 3. Comportement spatial d'une population réintroduite**).

Un premier questionnement se situe à l'interface entre écologie comportementale et biologie de la réintroduction : **Quels facteurs internes ou externes déterminent la dispersion post-lâcher (Chapitre 3, Article I) ?** La dispersion post-lâcher est définie comme l'éloignement au point de lâcher et peut avoir des conséquences néfastes sur le succès de translocation. Les facteurs qui l'influencent peuvent être internes (sexe, âge, condition physique) ou externes (saison du lâcher, conditions du lâcher, environnement immédiat du site de lâcher, présence de congénères). En utilisant les données de localisation de l'ensemble des individus réintroduits dans les Pyrénées, en analysant ce paramètre à l'échelle de la population réintroduite, afin de décrire un patron général, mais aussi en m'intéressant aux variations interindividuelles, j'ai tenté de répondre aux questions suivantes : quels sont les individus qui s'éloignent le plus du point de lâcher et pourquoi ? Est-il possible de

limiter le phénomène d'éloignement au point de lâcher ? Si oui, avec quelles mesures de gestion ?

Le second point concerne les modalités d'acquisition de connaissances par des individus réintroduits soumis à un nouvel habitat pendant la phase d'installation. L'acquisition de la familiarité (Piper, 2011) est au cœur du processus de constitution du domaine vital, et l'utilisation que les individus font de leur habitat conditionne également leurs performances individuelles (survie, reproduction). Elle influence donc concrètement l'installation de la population réintroduite. J'ai étudié cette problématique au travers de la fidélité spatiale (Switzer, 1993), avec comme question principale : **Comment les facteurs individuels, sociaux, ainsi que les variations saisonnières de l'habitat affectent la fidélité spatiale (Chapitre 3, Article II) ?** En montagne, les variations saisonnières des conditions environnementales sont très marquées, et sont donc essentielles à considérer. Afin de comprendre la mise en place de la fidélité spatiale (*i.e.* les individus occupent les mêmes sites) et de la fidelité d'habitat (*i.e.* les individus utilisent les mêmes composantes de l'habitat) chez des individus transloqués, tout en prenant en compte à la fois les variations saisonnières ainsi que les facteurs individuels et sociaux, un même modèle d'étude a permis de comparer des populations durant les tous premiers temps après la réintroduction (bouquetin ibérique dans les Pyrénées) et des populations installées (bouquetin des Alpes réintroduit 25 années auparavant dans le Parc national des Ecrins), à échelle spatio-temporelle mensuelle. J'avais pour objectif de répondre aux questions suivantes : existe-t-il une variation saisonnière et une différence suivant le sexe et l'âge dans les fidélités spatiale et d'habitat chez ces espèces ? Comment se met en place la fidélité pour les bouquetins réintroduits ? La présence de congénères joue-t-elle un rôle dans la mise en place de cette fidélité ?

Dans le second volet de mes recherches, j'ai étudié les mécanismes de la dynamique de populations anciennes (**Chapitre 4. Dynamique d'une population établie**), et plus particulièrement la reproduction et la survie de bouquetins des Alpes dans le Parc national de la Vanoise en analysant des données de suivi à long-terme de type Capture/Marquage/Recapture (CMR).

Dans la troisième étude, j'ai quantifié les coûts de la reproduction en utilisant une approche originale d'analyse de données d'observation de femelles marquées, avec comme question : **Quels facteurs déterminent les coûts de la reproduction**

(Chapitre 4, Article III) ? Nous avons utilisé des modèles de CMR dit « Multi-évènements » (Pradel, 2005) pour prendre en compte l'incertitude liée à l'observation du statut reproducteur des femelles. Ces modèles sont une extension des modèles multi-états (Lebreton & Pradel, 2002), l'état correspondant ici au statut reproducteur de la femelle. Ainsi nous avons créé un cadre conceptuel permettant d'estimer à la fois la survie et le succès reproducteur des femelles, et la survie des cabris. Au cours des quinze années de suivi considérées, la population du Parc national de la Vanoise a subi une épizootie de pneumonie qui nous a permis de comprendre comment les coûts de la reproduction évoluaient dans des conditions environnementales extrêmes. Les questions étaient les suivantes : Existe-t-il un coût de la reproduction sur la survie ? Existe-t-il un coût de la reproduction sur la reproduction suivante ? Peut-on mettre en évidence une hétérogénéité dans la population par rapport à ces coûts ? Un « effet qualité » est-il possible, les femelles ayant une meilleure survie étant également celles qui se reproduisent le plus ? Comment évoluent ces coûts dans des conditions environnementales défavorables ?

Dans la quatrième étude, en m'appuyant sur vingt ans de données de CMR pour deux populations de bouquetins des Alpes présentes en Vanoise, je me suis intéressé à la survie saisonnière avec comme question principale : **Quels facteurs affectent les variations de la survie saisonnière (Chapitre 4, Article IV) ?** Ce type d'analyse a été possible car les individus sont observés tout au long de l'année par les agents du parc national, alors que les études concernant les ongulés font le plus souvent appel à des sessions de recapture uniquement estivales. Les questions soulevées étaient les suivantes : Une saison concentre-t-elle la mortalité ? Quelle est l'ampleur des variations des survies saisonnière et annuelle ? Les facteurs environnementaux qui affectent la survie saisonnière agissent-ils de manière directe (comme les mauvaises conditions climatiques hivernales) ou indirecte (comme l'effet des conditions météorologiques sur la ressource alimentaire).



2

Contexte Général de l’Étude

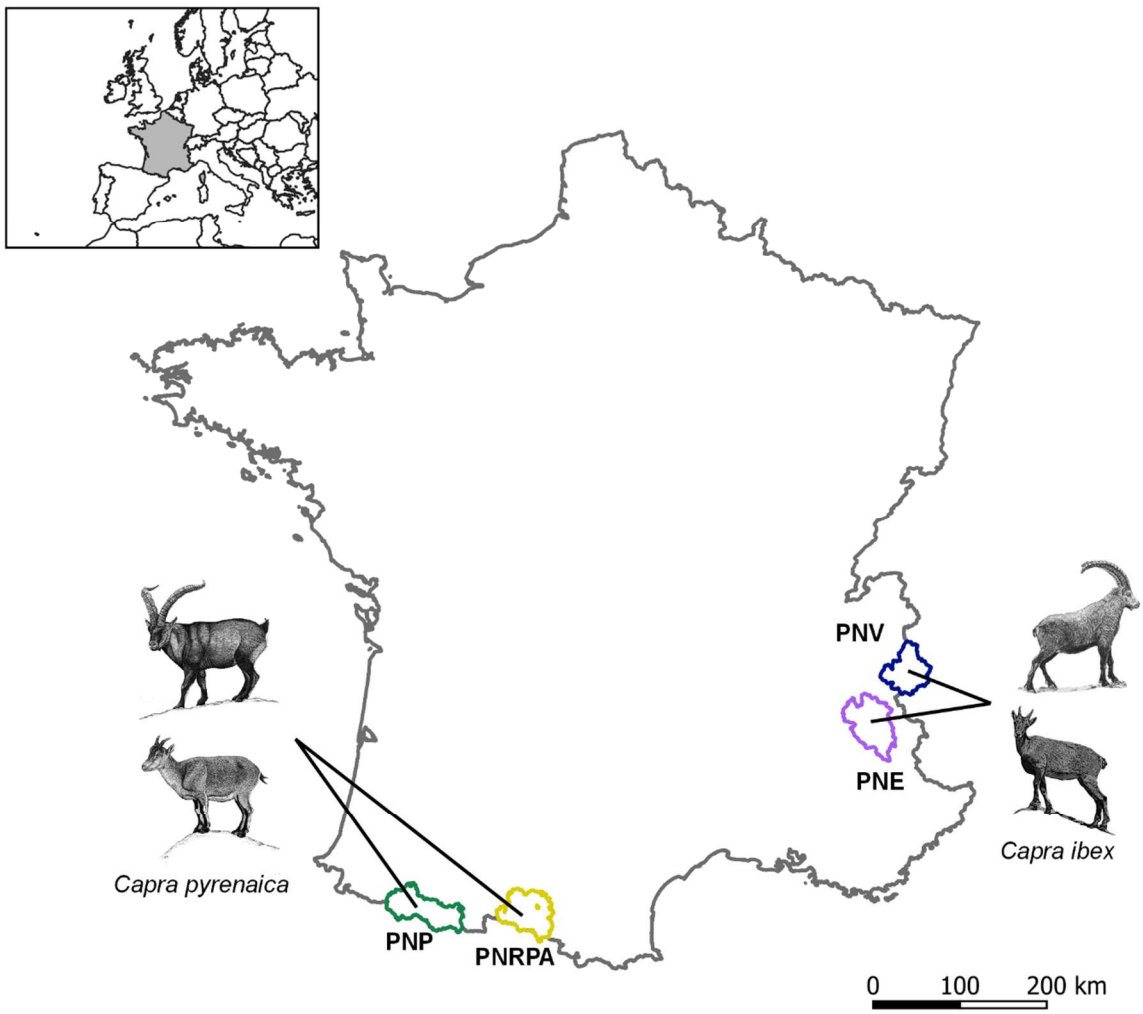


Figure 2. Situation géographique des populations étudiées. PNP= Parc national des Pyrénées, PNRPA= Parc naturel régional des Pyrénées Ariégeoises, PNV= Parc national de la Vanoise, PNE= Parc national des Écrins

Tableau 1. Effectifs de bouquetins ibériques relâchés dans les Pyrénées françaises par noyau de population

Noyau de population	Département	Nombre Individus lâchés			Nombre de lâchers
		Femelles	Mâles	Total	
Cagateille	Ariège	42	24	66	6
Coumebière	Ariège	14	15	29	4
Cauterets	Hautes-Pyrénées	37	26	63	9
Gèdre	Hautes-Pyrénées	27	19	46	5

D’une manière générale, les populations de bouquetin ont un fort potentiel démographique dans les premières années suivant la réintroduction, avec un taux d’accroissement annuel important allant jusqu’à 20-30 %, alors qu’il est proche de 5% pour les populations anciennes (Girard, Gauthier, & Martinot, 1998). Ceci s’explique par un âge plus précoce de primiparité (2 ans), des naissances gémellaires fréquentes et un taux de reproduction pouvant atteindre 100%. Par la suite, la population se stabilise par une diminution des performances démographiques. Cette stabilisation s’explique essentiellement, comme chez d’autres populations d’ongulés en densité-dépendance, par un recul de l’âge de la première reproduction des étagnes (3-4 ans) et par une diminution des performances reproductrices des femelles associées à une forte chute de la survie juvénile (de 0,90 à 0,40) (Gaillard, Festa-Bianchet, & Yoccoz, 1998; Toïgo, Gaillard, et al., 2007).

Les sites et populations de notre étude correspondent à ces deux profils démographiques contrastés qui marquent la restauration de populations de bouquetins en France : la phase d’installation juste après la réintroduction pour le bouquetin ibérique dans les Pyrénées, la phase où les populations sont stabilisées pour le bouquetin des Alpes en Vanoise et dans les Écrins (Figure 2).

2.1. Sites et populations d’étude

- Les populations réintroduites des Pyrénées

Les lâchers de bouquetins ibériques ont débuté en juillet 2014 dans le Parc national des Pyrénées (PNP), situé dans les départements des Hautes-Pyrénées et des Pyrénées-Atlantiques, et dans le Parc naturel régional des Pyrénées Ariégeoises (PNRPA), situé dans le département de l’Ariège. De 2014 à 2017, les vingt-quatre opérations de lâcher qui se sont succédées ont permis de relâcher 204 bouquetins (120 femelles et 84 mâles) dans le PNP (N=109) et le PNRPA (N=95) (Tableau 1). Le choix des sites de lâcher est issu d’un travail d’identification des habitats favorables basé sur la cartographie des exigences écologiques de l’espèce, comme la pente, l’exposition, le type de végétation ou la présence de rocher (Crampe et al., 2012). Les animaux proviennent de la Sierra de Guadarrama, un Parc national situé à quelques dizaines de kilomètres au Nord de Madrid. L’encadré 2 présente un bilan de la survie

Encadré 2. Survie et reproduction des populations de bouquetin ibérique réintroduits dans les Pyrénées françaises de 2014 à 2017

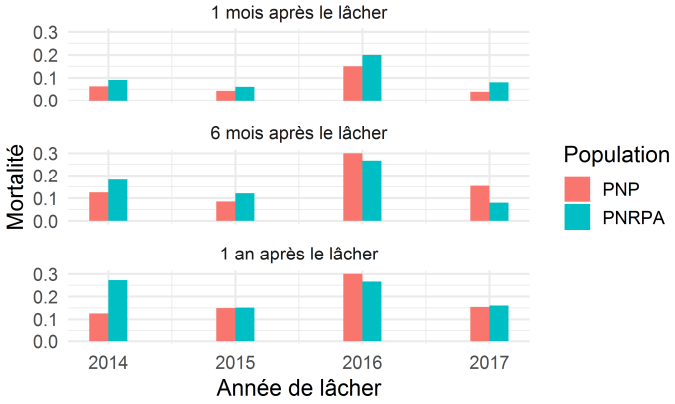


Figure A. Taux de survie des bouquetins ibériques relâchés dans le Parc national des Pyrénées (PNP) et le Parc naturel régional des Pyrénées Ariégeoises (PNRPA) un mois, six mois et un an après la réintroduction. Ces données ne prennent en compte que les individus retrouvés morts

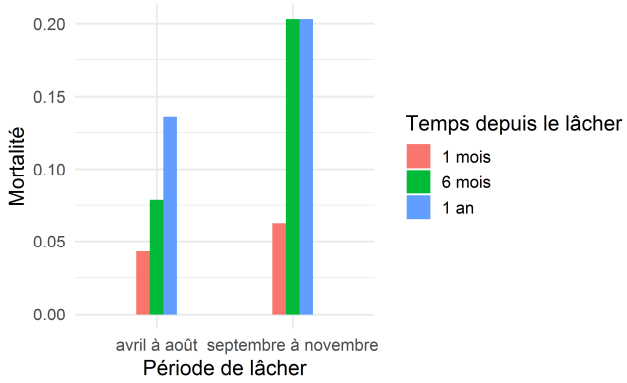


Figure B. Taux de mortalité des bouquetins ibériques relâchés dans les Pyrénées un mois, six mois et un an après la réintroduction en fonction de la période de lâcher

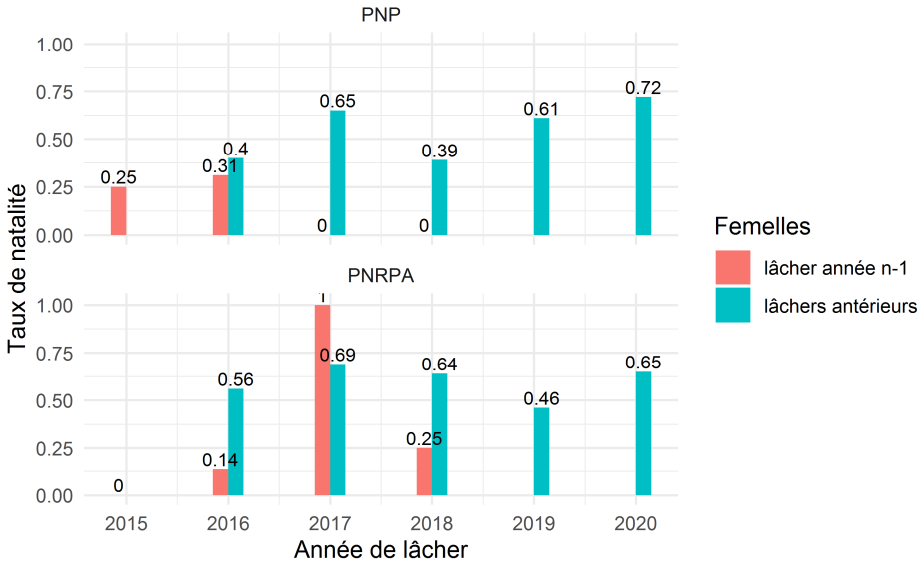


Figure C. Taux de reproduction des femelles de bouquetins ibériques relâchées dans le Parc national des Pyrénées (PNP) et le Parc naturel régional des Pyrénées Ariégeoises (PNRPA).

et de la reproduction de ces populations après les cinq premières années de suivi. La mortalité n'est pas statistiquement différente entre les deux espaces protégés (Encadré 2- Figure A). Les femelles montrent une mortalité post-lâcher plus importante que les mâles : 7,5% des femelles meurent durant le premier mois et 17,5% durant la première année, contre respectivement 1,2% et 13,1% pour les mâles. En prenant en compte les animaux jamais revus, la survie des individus un an après leur lâcher est estimée à 0,79. Un autre élément à considérer est le taux de mortalité important des individus lâchés en automne par rapport à ceux lâchés au printemps et en été (Encadré 2- Figure B). L'état corporel des individus à la fin de l'été dans la Sierra de Guadarrama ne semble pas assez bon pour affronter le premier hiver pyrénéen.

Le taux de reproduction est faible l'année qui suit immédiatement le lâcher, soulignant le temps d'adaptation nécessaire au nouveau milieu (Encadré 2- Figure C). Il semble cependant que l'impact négatif sur la première année de reproduction soit atténué quand les femelles sont lâchées au printemps (avril-début juin). Cette saison leur permet d'acquérir une meilleure condition corporelle lorsqu'arrive la période de rut automnal, ce qui n'est pas possible quand les femelles sont lâchées après le mois de mai. Dans les années suivantes, le taux de natalité est similaire à ce qui était observé dans la population source en 2007 (0,68 cabri/femelle adulte, Refoyo et al., 2015), ou dans les populations portugaises une quinzaine d'années après la colonisation (0,63 cabri/femelle, Fonseca et al., 2017), mais il demeure inférieur aux taux relevés dans certaines populations réintroduites de bouquetin des Alpes, où il atteint 0,8 (Toïgo et al., 2002).

Pour être complet, il faut préciser que je n'inclus pas dans ce travail le noyau de population en vallée d'Aspe (Béarn- département des Pyrénées Atlantiques) que le PNP constitue depuis avril 2019. Un autre noyau issu de réintroduction, composé à l'automne 2020 de 25 individus, a été constitué dans le Val d'Aran (Catalogne-Espagne), à l'Est du PNRPA (Figure 3).

Les conditions climatiques des zones de lâcher, que ce soit dans le PNP ou le PNRPA, sont celles d'un climat montagnard caractérisé par des températures basses, des précipitations assez élevées et des chutes de neige en hiver. Ces zones, dont l'altitude varie entre 1000 et 3300 m, sont constituées de crêtes rocheuses et de pentes raides, la limite entre la forêt et les zones de landes ou de prairies se situant autour de 2000 m (cf. Article I pour plus de détails sur les zones d'études et le déroulement des lâchers).

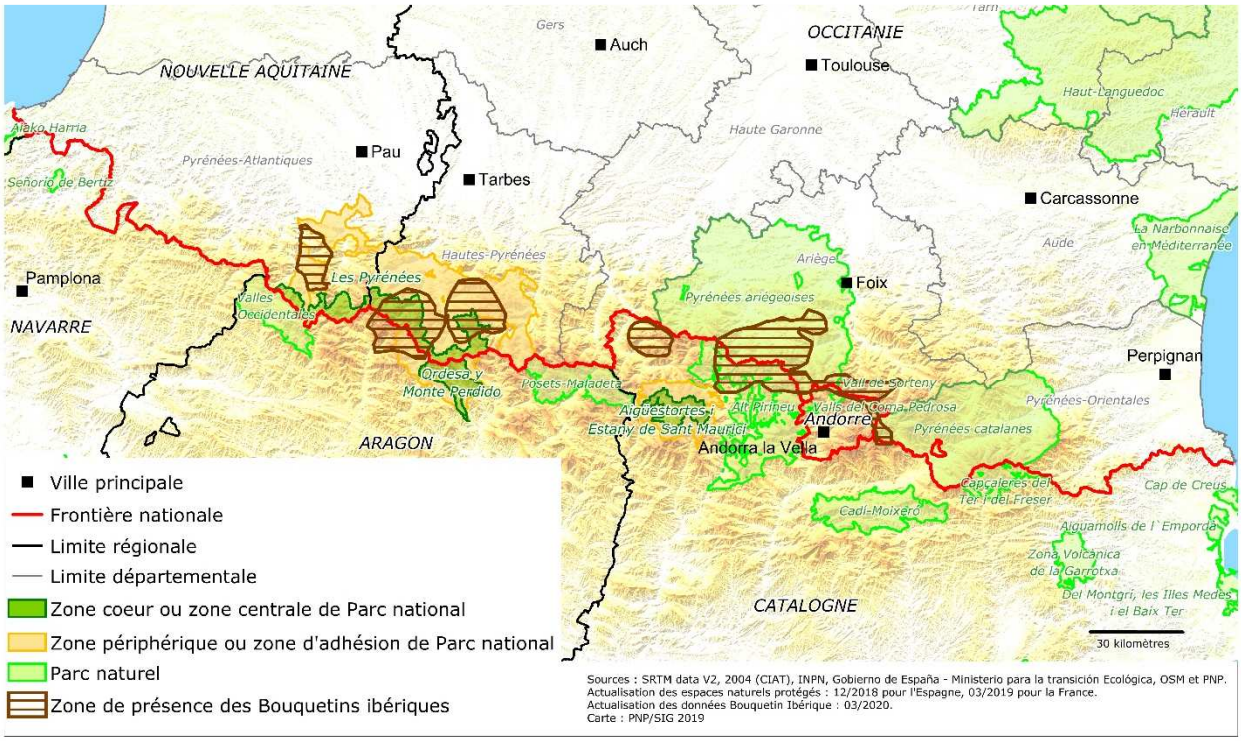


Figure 3. Zone de présence des bouquetins ibériques sur le massif des Pyrénées en Mars 2020.

- Les populations alpines étudiées

Nous avons travaillé sur les populations de bouquetin des Alpes de deux des trois parcs nationaux alpins français.

Afin d'étudier la dynamique des populations installées, nous avons bénéficié de suivis à long terme dans le Parc national de la Vanoise situé en Savoie. C'est un massif montagneux culminant à 3855 mètres, il présente un large étagement de la végétation, depuis les forêts de feuillus de l'étage montagnard jusqu'aux pâturages de l'étage alpin et aux glaciers de l'étage nival. Le climat y est contrasté avec des variations de températures importantes, notamment entre l'hiver et l'été (voir Article III pour plus de détails). Trois populations de bouquetin occupent le territoire du Parc national (Figure 4). Deux d'entre elles sont concernées par cette étude, celle de Haute-Maurienne (Modane) et celle de Peisey-Champagny, la troisième population « Frontière » est issue d'animaux provenant de la population du Parco Nazionale del Gran Paradiso voisin. La population de Haute-Maurienne est l'unique population historique, elle comptait quelques dizaines d'individus à la création du Parc national en 1963. Cette population a servi de pépinière pour des réintroductions dans d'autres secteurs de la

Vanoise, mais aussi dans d'autres massifs français (Écrins, Queyras, Vercors, Mercantour, Chartreuse…). Entre 1991 et 2005, son taux d'accroissement annuel était d'environ 5%, ce qui est conforme aux valeurs attendues pour une population ancienne (Girard 2006). La population de Peisey-Champagny est issue de deux opérations de réintroduction. En 1969, deux femelles et trois mâles capturés dans la réserve du Mont-Pleureur en Suisse étaient lâchés sur le secteur de Peisey-Nancroix. En 1980, 5 femelles et 6 mâles, provenant de Haute-Maurienne, rejoignaient le site de Champagny en Vanoise. Plus récente que celle de Maurienne, elle présentait entre 1991 et 2005 une dynamique encore importante avec un taux d'accroissement annuel de l'ordre de 10%. Ces deux noyaux ont été touchés par une épizootie de pneumopathies en 2007-2008, entraînant une mortalité pour 90% des femelles de plus de 8 ans, et une mortalité globale additionnelle de 40% pour la population de Modane et 25% pour la population de Peisey-Champagny (Garnier, 2013). En 2016, les dénombrements globaux donnaient des effectifs minimums respectifs de 750 et 770 individus (Brambilla et al., 2020).

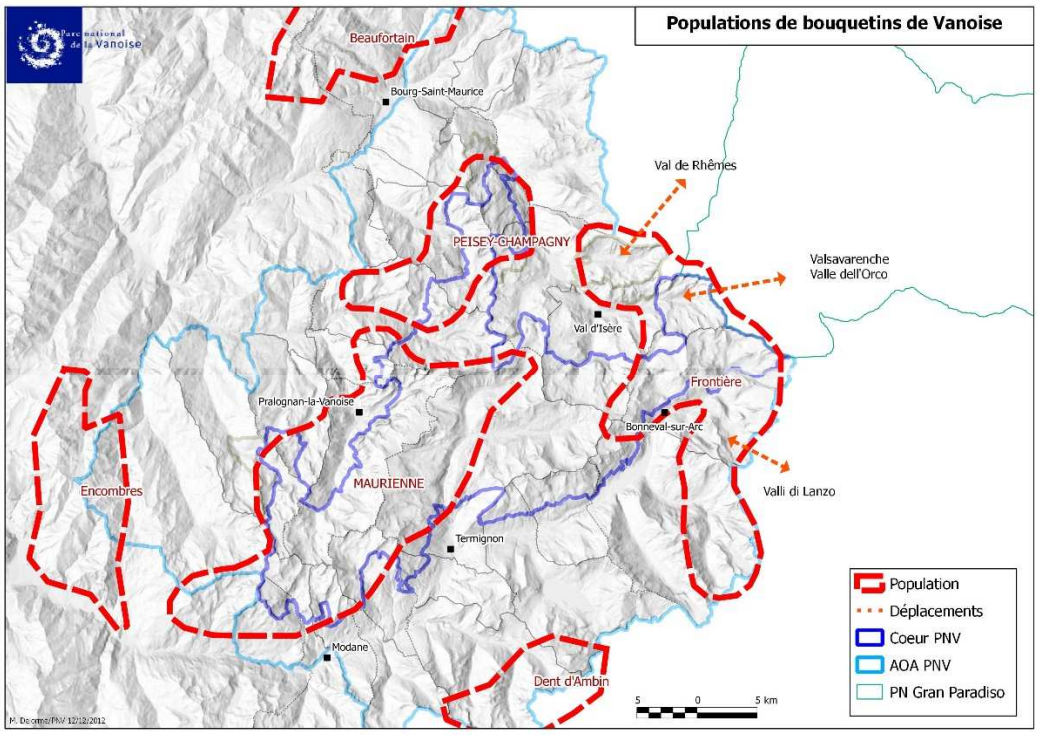


Figure 4. Populations de bouquetins des Alpes du Parc national de la Vanoise (Garnier, 2013)

Nous avons également analysé les données de suivi GPS des bouquetins des Alpes équipés dans le Parc national des Ecrins. Cet espace protégé se situe entre les Alpes du Nord et les Alpes du Sud, dans les départements de l'Isère et des Hautes-Alpes. Il est localisé au centre d'une chaîne de haute montagne qui culmine à 4102 m, avec plus de 150 sommets de plus de 3000 mètres entourés de grands espaces pastoraux et forestiers, délimités par un réseau de vallées glaciaires (voir Article IV pour plus de détails). Ces trois populations de bouquetins sont toutes issues de réintroduction (Figure 5). La plus ancienne, celle des Cerces (Briançonnais) a été constituée en 1959 et 1960 à partir d'individus issus du mont Pleureur en Suisse, historiquement la première réintroduction en France. Une deuxième population (Valbonnais-Oisans) a été créée en 1989-1990, puis une troisième (Champsaur) en 1994-1995 à partir d'individus de Vanoise (Marchand, 2015). Le nombre minimum pour chacune de ces trois populations est estimé à 325 individus dans les Cerces (en 2016), 95 individus en Oisans (en 2012), et 300 dans le Champsaur (en 2016) (Brambilla et al., 2020).

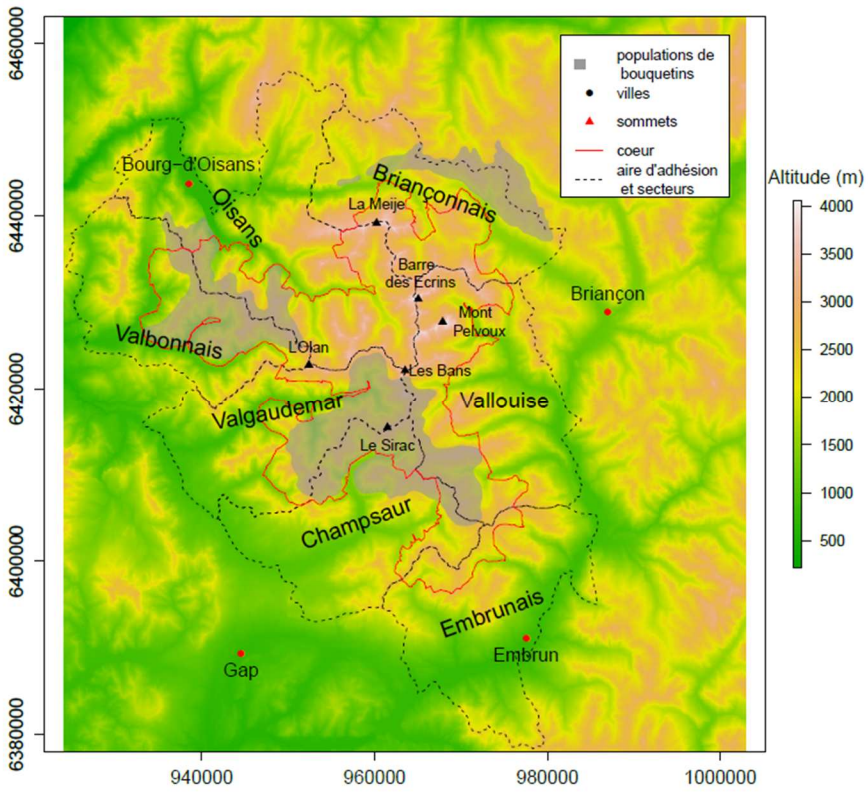


Figure 5. Populations de bouquetins des Alpes du Parc national des Ecrins

2.2. Méthodes de capture, marquage, suivi

Dès sa création, le Parc national de la Vanoise a mis en place des suivis de bouquetins des Alpes marqués pour étudier leurs déplacements et leur colonisation de l'espace. Les animaux étaient capturés par téléanesthésie (Bassano et al., 2004), ou par piégeage (lacets ou cage) (Encadré 3). Ils étaient au départ marqués avec des bagues auriculaires colorées, un code couleur étant attribué à chaque individu. La même technique a été utilisée pour identifier les individus réintroduits dans les autres massifs montagneux comme celui des Ecrins, et plus tard pour les suivis des populations installées. Ultérieurement, l'ajout de colliers émetteurs VHF a facilité la localisation des animaux. Enfin, l'équipement d'individus avec des GPS (Global Positioning System) a permis une accélération de l'acquisition de données sur leurs déplacements. En plus des données acquises par télémétrie, un suivi visuel des animaux marqués est effectué tout au long de l'année. L'identité de l'individu observé, ainsi que sa localisation et les données relatives à la reproduction pour les femelles (présence ou non d'un cabri), sont notés, principalement par les agents des parcs mais aussi par des observateurs partenaires ou des randonneurs. La capture permet également d'effectuer des mesures biométriques, ainsi que des prélèvements pour le suivi sanitaire, assurant l'acquisition d'informations précieuses sur l'écopathologie de cette espèce.

En Espagne, les bouquetins sont capturés dans des cages trappes, puis placés en quarantaine (entre 1 et 3 semaines) en attendant le résultat d'analyses sanitaires permettant d'obtenir le certificat de transport vers la France (Encadré 4).

2.3. Gestion des données de suivi et types d'analyse

Deux types de données ont été analysés, correspondant à des problématiques différentes. Tout d'abord des données spatialisées obtenues essentiellement par la technologie GPS permettent de répondre à des questions sur l'écologie du mouvement. Un second type de données de Capture/Marquage/Recapture (CMR) à long terme contribue au traitement d'aspects liés à la dynamique des populations.

Encadré 3. Techniques de capture de bouquetin des Alpes : téléanesthésie, cage-piège et piège à lacet (de haut en bas)

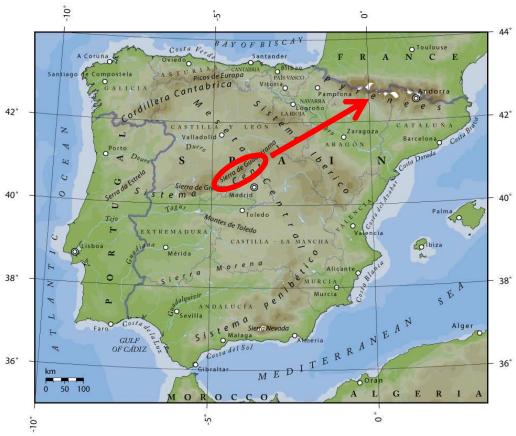






Photographies : PNP- A. Garnier

Encadré 4. Capture, quarantaine et transport des bouquetins ibériques de la Sierra de Guadarrama (Autonomie de Madrid- Espagne) vers les Pyrénées























Photographies : PNP- A. Garnier

- Ecologie du mouvement

L'apport des nouvelles technologies, et notamment des colliers GPS, a considérablement facilité l'apport de données liées au suivi des bouquetins (Girard et al., 2009) et la compréhension de l'écologie du mouvement (Swingland & Greenwood, 1983). Entre 2013 et 2019, 92 bouquetins des Alpes (36 femelles et 56 mâles) du Parc national des Ecrins et 133 bouquetins ibériques (90 femelles et 43 males) dans les Pyrénées ont été équipés de balises GPS (Followit Tellus, Suède). Les colliers étaient programmés pour donner de 1 localisation toutes les 12 heures à 1 localisation toutes les 3 heures, la plupart fournissant 1 localisation toutes les 6 heures. La pose de ces colliers GPS avait un double objectif : (1) le suivi en « temps réel » des déplacements et d'une éventuelle mortalité des individus, les données étant transmises par téléphone satellite (réseau Iridium) et (2) l'étude de l'écologie des déplacements et des domaines vitaux (occupation de l'espace et utilisation des habitats).

Dans les Pyrénées, certains individus (N=44) ont été équipés seulement avec des boucles auriculaires. De plus, dans le Parc national des Pyrénées, 27 individus (16 femelles et 11 males), des premiers lâchers pour la majorité, ont été équipés de colliers VHF (Followit TXV-10, Suède). Pour ces individus, les données consistent en des localisations visuelles ou estimées à partir des signaux VHF. Dans cette configuration mixte, et en fonction des échelles spatiales et temporelles choisies pour répondre à nos questionnements, il était fondamental de savoir dans quelle mesure ces deux types de données (GPS *vs* visuelle / VHF) pouvaient être intégrés dans les mêmes analyses (Pellerin, Saïd, & Gaillard, 2008; Hebblewhite & Haydon, 2010). Toutes les localisations ont été agrégées dans une base de données créée avec Yannick Chaval, assistant-ingénieur au CEFS/INRAE (laboratoire d'accueil).

- Suivi de la démographie

Entre 1978 et 2020 le Parc national de la Vanoise a capturé 968 individus (435 femelles et 534 mâles), dont 219 destinés à des réintroductions. Chaque observation des animaux identifiés par marquage individuel a été relevée par les agents du Parc. Ces suivis à long terme ont d'abord permis d'estimer la survie des individus et de comprendre les facteurs qui la font varier. Le principe de l'estimation de la survie par CMR, utilisé depuis les années 60 (Cormack 1964) est fondé sur le suivi à moyen et

long terme d'animaux marqués afin d'obtenir entre autres des estimations de la survie. Les principes de la méthode sont détaillés dans deux revues (Pollock et al., 1990; Lebreton et al., 1992). Elle permet d'établir une estimation de la probabilité de survie sur un intervalle de temps donné, survie notée classiquement « Φ », ainsi qu'une estimation de la probabilité de recapture (ré-observation visuelle dans notre cas), notée « P ». Ainsi, ces méthodes permettent de prendre en compte le fait qu'un individu vivant ne soit pas observé systématiquement lors d'une visite de terrain. De plus, depuis 1996, pour chaque observation de femelle marquée, le statut reproducteur (femelle avec cabri *vs* femelle sans cabri) a été relevé. Nous avons donc pu utiliser ces données pour étudier les mécanismes liés à la reproduction des femelles (taux de natalité) et à la survie des cabris. Toutes les observations ont été stockées dans une base de données dédiée.



3

Comportement spatial d’individus réintroduits

3.1. Dispersion post-lâcher

Article I: Intrinsic factors, release conditions and presence of conspecifics affect post-release dispersal after translocation of the Iberian ibex (Pyrenees)

Alexandre Garnier, Aurélien Besnard, Jean-Paul Crampe, Jordi Estèbe, Stéphane Aulagnier, Georges Gonzalez

Article publié dans la revue ***Animal Conservation***

Les annexes correspondantes se situent pages 202 à 207

Animal Conservation

ZSL LET'S WORK FOR WILDLIFE

Animal Conservation. Print ISSN 1367-9430

Intrinsic factors, release conditions and presence of conspecifics affect post-release dispersal after translocation of Iberian ibex

A. Garnier[1,2], A. Besnard[3], J. P. Crampe[2], J. Estèbe[4], S. Aulagnier[1] & G. Gonzalez[1]

1 Wildlife Ecology and Behaviour (CEFS), INRAE, Université de Toulouse, Castanet-Tolosan, France
2 Pyrenees National Park, Tarbes, France
3 Centre of Functional and Evolutionary Ecology (CEFE)(UMR 5175), CNRS, PSL Research University, EPHE, University of Montpellier, SupAgro, IRD, INRAE, Montpellier, France
4 Regional Natural Park of the Ariège Pyrenees, Ferme d'Icart, Montels, France

Keywords
Capra pyrenaica; Iberian ibex; Pyrenees; movement ecology; post-release dispersal; reintroduction; translocation; conservation.

Correspondence
Alexandre Garnier, Pyrenees National Park, 65000 Tarbes, France.
Email: ibexgarnier@gmail.com

Editor: John Ewen
Associate Editor: Pia Lentini

Received 25 February 2020; accepted 18 December 2020

doi:10.1111/acv.12669

Abstract

Translocation is an important tool in restoring biodiversity, particularly when species have been extirpated from an area. In the period just after release, the main objective of conservation managers is to keep as many of the translocated individuals in the release area as possible, in order to maximize the number of founders of the new population. Environmental and intrinsic factors, release conditions and social behaviour are likely to influence an individual's propensity to move away from the release site (known as post-release dispersal); however, few studies have explored the relative importance of these factors. The aim of this study was to evaluate how these four factors affected the post-release dispersal of 169 Iberian ibex translocated from Spain to the French Pyrenees. We modelled the linear distance between the barycentre of each individual ibex's monthly locations and the release site. Our results indicated that most individuals stayed close to the release site, but that inter-individual variability was high. Post-release dispersal was higher for males than females, with male breeders exhibiting higher exploration behaviour than juveniles. Release season played a major role, with dispersal being the lowest in spring and the highest during the rutting period. Dispersal was also found to be lower when conspecifics were present in the release area, probably due to their role as a cue for favourable habitat. These findings can be used by conservation managers to inform translocation strategies in order to enhance success: for example by releasing females and young males in spring and splitting a reintroduction project into successive release operations.

Introduction

Translocation has become a common practice in conservation programmes. As these operations are time-consuming and expensive, with varying success rates, it is crucial to identify factors that can improve their success (Fischer & Lindenmayer, 2000; Letty, Marchandeau & Aubineau, 2007). To establish a viable population, the main objective is to optimize initial population growth (Komers & Curman, 2000) in an area selected as suitable habitat (Osborne & Seddon, 2012). This requires keeping a maximum number of individuals in the area (Armstrong & Seddon, 2008).

During a translocation, individuals are introduced into an unfamiliar landscape (Stamps & Swaisgood, 2007), so it is expected that the reintroduced animals will explore their new environment to acquire knowledge that improves their fitness (Berger-Tal & Saltz, 2014). This exploratory behaviour can sometimes lead to departure, either temporary or definitive, from the release area: a phenomenon known as post-release dispersal (see Le Gouar, Mihoub & Sarrazin, 2012). This dispersal can be significant – some studies have reported translocated animals at long distances from the release site (Fryxell *et al.*, 2008; Yott *et al.*, 2011).

Except in the very particular case of long-distance migratory species, such-long-distance dispersal has dramatic negative consequences on reintroduction success (Ewen *et al.*, 2012). It is associated with costs such as less optimal foraging and higher risks (e.g. due to predation or collisions on roadways), leading to a reduction in both survival and reproductive effort (Le Gouar, Mihoub & Sarrazin, 2012; Clapp,

Beck & Gerow, 2014). At a population level, individuals dispersing long distances reduce the number of animals that are able to found a new population. This potentially exposes this population to the adverse effects of stochastic events, to Allee effects (Komers & Curman, 2000). Understanding what leads to long-distance movements is thus crucial in order to improve translocation efficacy.

Several types of factors influence whether an individual stays near the release area or disperses away from it (reviewed in Le Gouar, Mihoub & Sarrazin, 2012). A primary factor that may affect post-release dispersal is habitat quality (Bennett *et al*., 2012) and natural variations in environmental conditions. For instance, species living in landscapes with a high altitudinal gradient, which generate seasonal variation in resource availability, usually undergo altitudinal migrations (see Hsiung *et al*., 2018 for a review). In ibex species, individuals spend the summer at higher altitudes and the winter at lower altitudes (Grignolio *et al*., 2004; Viana *et al*., 2018). A second factor that affects post-release dispersal is individual traits. This behaviour is typically sex-biased: in mammal species, translocated males usually move further than females, (Dolev *et al*., 2002; Bleisch *et al*., 2017). Age is also an important factor, with translocated adult mammals generally dispersing more than juveniles (Ryckman *et al*., 2010). Because initiating large movements requires a certain amount of body reserves (Bowler & Benton, 2005), body condition may also play a role, with larger individuals being more likely to disperse (Debeffe *et al*., 2012). A third factor that often plays a major role is the release method which can cause chronic stress, leading most often to movements away from the release site (Dickens, Delehanty & Michael Romero, 2010). The season of release could also cause variations in post-release dispersal, although this factor has been little investigated in mammals (Le Gouar, Mihoub & Sarrazin, 2012). Finally, a fourth factor that is known to influence post-release dispersal is the presence of conspecifics. The presence of resident individuals may indicate good-quality habitat (Aplin *et al*., 2012), facilitating the acclimation of introduced individuals to their novel environment (Clapp, Beck, & Gerow, 2014). Conversely, intraspecific competition could prompt some individuals to move away (Dolev *et al*., 2002).

The impacts of these factors on translocations have been studied separately but not together. To address this gap, we investigated initial post-release movements of Iberian ibex *Capra pyrenaica* translocated to the French Pyrenees as part of an ecological restoration programme. The aim of the study was to determine the relative impact of (1) environmental factors (summarized by the season of the location), (2) intrinsic factors (sex, age and body condition), (3) release conditions (the season of release being the only source of variation) and (4) social factors (presence of conspecifics in the area). Our hypotheses were: (i) as release areas have different habitat characteristics, we expected post-release dispersal to be site dependent as well as season dependent; (ii) according to the literature on large ungulates, we expected males to move further than females, adults further than subadults and individuals with high body condition further than individuals with low body condition; (iii) as releases occurred at different periods of the year, we expected that release in the rutting period, concurrent with the onset of winter, would reduce post-release dispersal for juveniles and females, but not for adult males searching females to mate and (iv) as the Iberian ibex is a gregarious species (Alados, 1985), we expected that the presence of conspecifics in the release area may decrease post-release dispersal.

Materials and methods

Study area and populations

Over the last century, the Pyrenean ibex *Capra pyrenaica pyrenaica* has been progressively extirpated from the Pyrenees, mainly due to hunting. The last wild specimen died in the Ordesa National Park (Spanish Pyrenees) in January 2000 (García-Gonzalez & Herrero, 1999; Perez *et al*., 2002). Since 2014, Iberian ibex from a Spanish population have been released in four areas of suitable habitats. These areas were defined after a cartographic analysis based on ecological requirements of the species for each biological season, using criteria such as slope, exposure, type of vegetation, presence of rocks and ecological continuity (Crampe *et al*., 2012).

These release areas are situated in two different parts of the French Pyrenees (Figure 1): Cauterets (CAU) and Gèdres (GED) in the Pyrenees National Park (42°45′ N 0°06′ W), and Cagateille (CAG) and Massat (MAS) in the Ariège Regional Park (42°45′ N, 1°20′ E). In the Pyrenees National Park (PNP), the study areas range in altitude from 1000 to 3300 m a.s.l. and consist mainly of rocky ridges and broad mountain slopes. Above 2200 m, herbaceous and subalpine moor vegetation (*Juniperus communis, Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium* sp.) is predominant, and forests below the tree line consist mainly of pines (*Pinus sylvestris*, *P. uncinata*) and firs (*Abies alba*), sometimes mixed with beech *Fagus sylvatica*. In the Ariège Regional Park (ARP), altitude ranges from 1000 to 3000 m, and the timberline is around 1700 m, below which lies a predominance of beech as well as firs and spruce *Picea abies*. Weather conditions are similar in the four areas, with an oceanic and mountainous climate characterized by low temperatures (average annual temperature at 1000 m: 8.1 ± 5.6°C in PNP, 9.3 ± 5.9°C in ARP), quite high precipitation (annual rainfall at 1000 m: 965 mm in PNP, 954 mm in ARP), and snow cover in winter. Within each area of favourable habitat, individuals were released in one to three sites, chosen for their proximity to steep rocky areas than can constitute an immediate refuge and for their vehicle accessibility.

Capture and translocation

Ibex were captured in the Sierra de Guadarrama National Park in Spain (40°55′ N, 3°40′ E) using cage traps. Individuals were quarantined for health analyses near the capture site and then transported 600 to 700 km by road in boxes to the new sites. We used a ‘hard release’ method (no prior

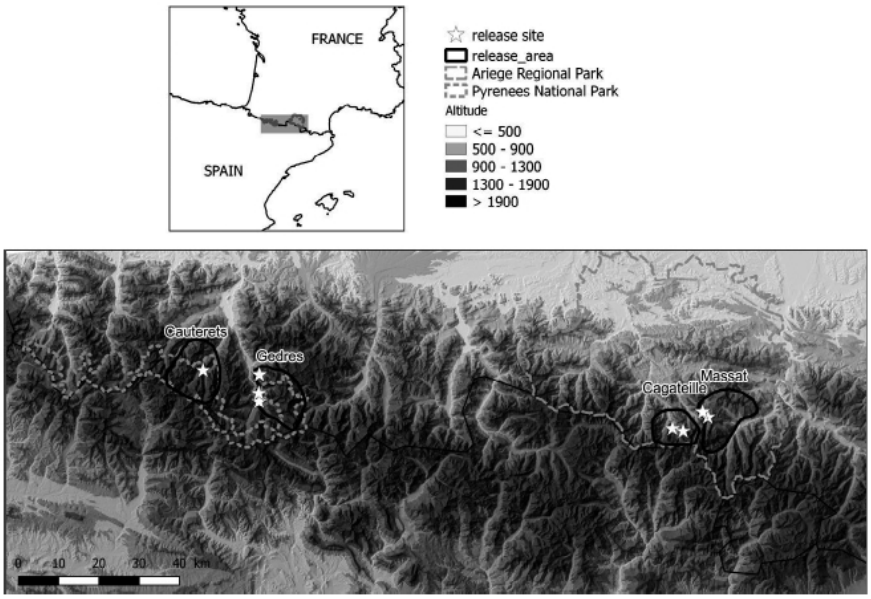


Figure 1 Release areas of translocated Iberian ibex in the French Pyrenees: Cauterets and Gèdres in the Pyrenees National Park, Catageille and Massat in the Ariège Regional Park.

acclimation to the site) as for Alpine ibex *Capra ibex* translocations in the Alps (Scillitani *et al*., 2012). In total, 204 individuals (120 females and 84 males) were released from July 2014 to October 2017 in three different seasons (see Appendix A). We defined the seasons based on biological and behavioural criteria (Acevedo & Cassinello, 2009; Viana *et al*., 2018): spring (April 1 to June 30), summer (July 1 to October 15) and the rutting period (October 16 to December 31). No release occurred in winter (January 1 to March 31). Only a few released females were pregnant (N = 5), so we did not have sufficient data to explore this factor. In each of the four release areas, ibex were translocated in groups (4 to 9 depending on the area) of 3 to 14 individuals (8.5 ± 3.4) over 2 years. In a given area, 3 to 6 groups were released during a same year, with translocation of the groups being spaced from 9 to 208 days apart (median = 45 days). The ibex is a fully protected species in France, and the translocation programme was carried out under IUCN guidelines with the approval of France's National Council for the Protection of Nature (CNPN) and Spain's Ministry of the Environment. As Iberian ibex in the source population are not from the Pyrenean subspecies (Manceau *et al*., 1999; Ureña *et al*., 2018) but similar in appearance, ecology and behaviour to the extinct form, this translocation can be treated as an ecological replacement (IUCN/SSC, 2013).

Data collection and preparation

All captured animals were aged by counting their horn annuli (Geist, 1966), examined for health status, sampled for serological analyses, individually marked with ear tags, measured and weighted before the transport to France. We equipped 133 individuals (90 females and 43 males) with GPS collars (Followit Tellus, Sweden) weighing 840 g (about 3% of body mass) for females and young males, and 1080 g (about 1.5% of body mass) for males over 6 years old. Mean positional error calculated in the field (n = 19) was 13.6 metre (min = 8.2 m, max = 21.1 m). These collars were scheduled to provide 4 fixed locations per day (one location every 6 hours). We screened the resulting GPS data to remove location outliers based on unlikely movement characteristics (Bjørneraas *et al*., 2010). We also monitored individuals fitted with VHF collars (N = 27, 16 females, 11 males, Followit TXV-10, Sweden), or only ear tagged (N = 44) via field sighting. The study area was regularly surveyed (at least once a week) throughout the year, and locations from sightings and telemetry were recorded.

The survival rate of translocated ibex 6 months after release was 0.90 if estimated by recovered dead ibex, or 0.84 if including individuals that were not seen again after the first months following release. Survival at the end of the first year was estimated in a similar way, falling, respectively, to 0.85 and 0.79 (n = 204). Excluding the 21 animals that survived less than 6 months, and the 14 ear-tagged animals which were not regularly located, data on 169 individuals (101 females and 68 males) were included in this study. Their sex, age class and season of release are given in Table 1 (more details in Appendix A). During the first year of monitoring, 127,479 GPS locations, 2302 visual locations and 193 radio-telemetry locations were recorded for these individuals. Individuals with a GPS collar were located 1150 times on average (min = 289, max = 2077, median = 1168), and individuals without GPS were located 21 times on average (min = 1, max = 103, median = 8.5).

For each individual, we calculated the barycentre of its monthly locations and defined its average monthly post-release dispersal as the linear distance between this barycentre and the release site. This distance, calculated with both GPS and sighting data should be taken as an index of

Table 1 Numbers of Iberian ibex monitored to model post-release dispersal (Ibex were released in the French Pyrenees during the 2014–2017 period): distribution per sex, age class (age at time of release: female juvenile = 0–4 year old, female breeder =>4 year old, male juvenile = 0–5 year old, male breeder =>5 year old) and season of release (the rutting period occurs in autumn)

		Age		
Sex	Age	Spring	Summer	Rut
Female	Juveniles	6	14	3
	Breeders	26	41	11
Male	Juveniles	17	22	7
	Breeders	12	7	3

displacement rather than the 'real distance' travelled by individuals. As our focus was initial post-release behaviour, we studied post-release dispersal during the first year following the individual's release. To account for differences in age, we divided each sex into two age classes (breeders and juveniles), defined according to age at first reproduction in the source population: female juveniles = age 0-4, female breeders = age 5 and over; male juveniles = age 0-5, male breeders = age 6 and over (Refoyo *et al*., 2015).

Statistical analyses

We modelled post-release dispersal (PRD) using a generalized additive mixed model (GAMM) (Wood, 2006) with a Gaussian error distribution and a log-transformed response variable (distance from the release site in metres). We accounted for variation in the mean PRD between individuals and for a potential group effect (individuals released in the same release site in the same time) by including group as a random factor and individual identity as another random factor nested in group. To control for environmental differences among the four release areas, we added a factor with four modalities in all models. We constructed a full model including season of location (i.e. season when barycentre was calculated), sex, age, body condition, season of release (i.e. season when individuals were released) and release rank.

Because of differences in reproductive behaviour and body size, we expected movement patterns to be different according to sex and age (Van Beest *et al*., 2013), and thus modelled a two-way interaction between these two factors. We used residuals of a linear regression between log-transform weight and log-transform body length in interaction with sex as an index of body condition, and tested a linear effect of this index, as well as a two-way interaction with sex and age. As we expected that the effect of the season of release might differ between sexes, age classes and body condition, we also considered two-way interactions between these factors. To study whether or not conspecific presence in the release area influences PRD, we used the release rank (i.e. order of release) in each area as a fixed factor, with five modalities (Rank 1, Rank 2, Rank 3, Rank 4, Rank 5 or more), with Rank1 being the first reintroduction attempt in the area. As social interactions might be different for males and females, we tested a two-way interaction between the release rank and sex. Additionally, we checked that the type of monitoring (GPS collar vs. other methods) had no influence by testing it as a factor in the model. As we expected the time elapsed since the release to be an important contributor to ibex movement patterns (Bleisch *et al*., 2017), in all models we added a variable corresponding to this duration in months with a smooth function.

To determine which of the factors contributed to the observed PRD patterns, we fitted a set of models with every possible combination of predictor variables and then selected the best-supported model using an information-theoretic approach based on the Aikake information criterion (AIC) (Burnham & Anderson, 2004). We retained the model with the lowest AICc value (i.e. AIC corrected for small sample size). When the AICc of two competing models differed by < 2, we looked only for the strongest effects and retained the most pasimonious model. To test the statistical significance of the different effects in the model, we used the likelihood ratio test derived from the models with and without a given effect (Pinheiro & Bates, 2000). In order to quantify the proportion of variance in PRD explained by the fixed effects and by inter-individual variation, we calculated marginal and conditional R^2 (Nakagawa & Schielzeth, 2013).

To analyse whether or not individuals exhibited altitudinal migration, we used a generalized linear mixed model (GLMM) (Pinheiro & Bates, 2000), including group as a random factor and individual identity as another random factor nested in group. This modelled the effect of sex, age, season of location and release area on the altitude of the barycentre of an individual's monthly locations.

All statistical analyses were performed with R software version 3.5.1 (R Core Team, 2018). We used the package 'adehabitat' (Calenge, 2006) to calculate the distance from the release site and the package 'mgcv' (Wood, 2006) to fit the GAMM models.

Results

During the first year after release, monthly distance from the release site ranged from 0.15 to 48.8 km for females (mean = 4.1 km, median = 2.6 km) and 0.16 to 46.2 km for males (mean = 7.0 km, median = 3.9 km). According to the most parsimonious model, this distance was influenced by sex, age, body condition, season of location, season of release and release rank, with two-way interactions sex * age, sex * season of release and body condition * season of release (Model 2, see Appendix B for the performance of the 20 best models). There was no difference in distance from the release site between individuals fitted with GPS and others (LR = 0.268, df = 1, $P = 0.60$). Distance slightly increased with time elapsed since release (see Appendix C). Estimates and standard errors for the best model are given in the Appendix D.

Distance travelled differed according to the season of location (LR = 215.76, $P < 0.001$, df = 3). Everything else being equal, ibex tended to be further from the release site

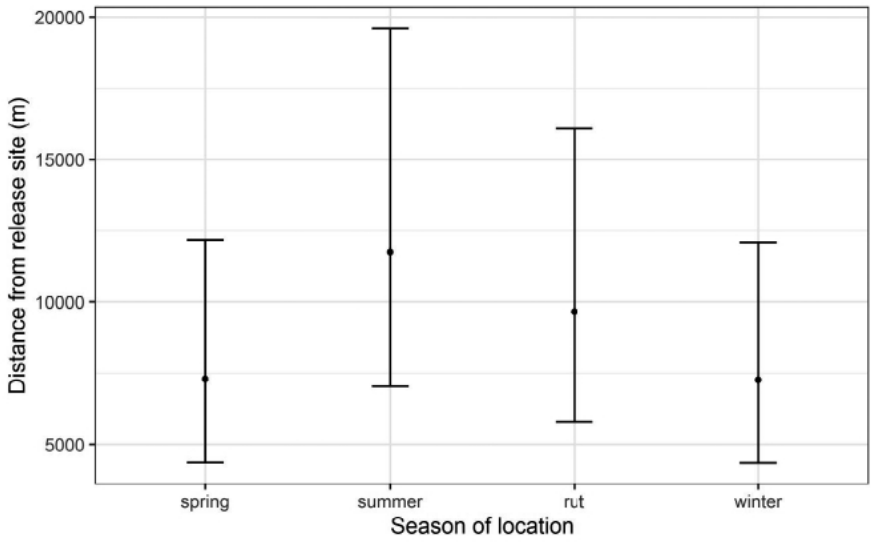


Figure 2 Distance by season of location (i.e. the season when the monthly barycentre was calculated) between the barycentre of individual monthly locations (of 169 Iberian ibex, 101 males and 68 females, translocated in the French Pyrenees) and release site predicted by the most-supported generalized additive mixed model (including group and individual identity as nested random factors) during the first year after translocation. Other significant factors were controlled as follows: release in spring, Cauterets area, rank 3 (third release in this area) for male breeders.

in the summer and rutting periods and closer during the winter and spring (Figure 2). A similar pattern was found for altitude of the translocated ibex that was strongly predicted by the season of location (see Appendix E). Ibex of both sexes and both age classes were at higher altitudes in summer than in winter.

An interaction between sex and age explained a significant amount of variation in PRDs from the release site (LR = 11.01, df = 1, $P < 0.001$). On average, distances were similar for both age classes in females (3.1 km in female juveniles, 4.3 km in female breeders), whereas male breeders exhibited significantly higher dispersal (9.9 km) than male juveniles (5.3 km) and females. On average, the distance from the release site was higher for juvenile males than for juvenile females.

The interaction between the season of release and sex had a significant effect on the distance from the release site (LR = 9.62, df = 2, $P = 0.008$). This distance was similar for females regardless of the season of release. In males, however, the distance was higher for individuals released after the spring, reaching a maximum for males released during the rutting period (Figure 3). The two-way interaction between season of release and body condition also had a significant effect (LR = 13.77, df = 3, $P = 0.003$). This interaction indicated that the propensity to go farther from the release site increased with body condition when

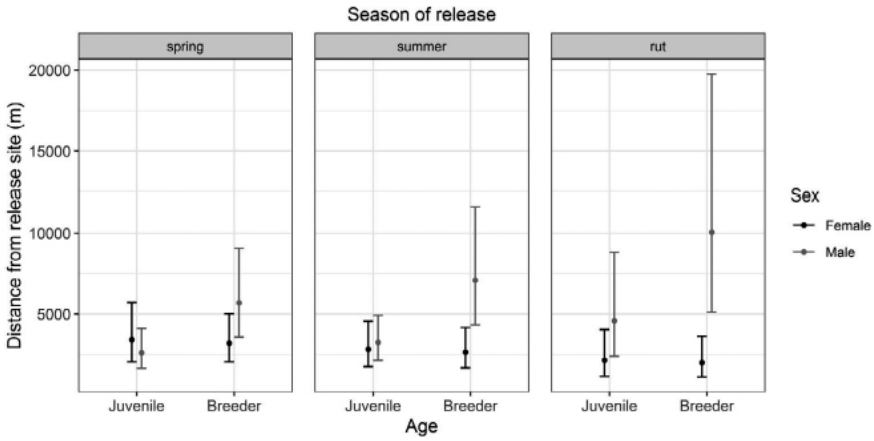


Figure 3 Distance by age class, sex and season of release (i.e. the season when an individual was released) between the barycentre of individual monthly locations (of 169 Iberian ibex, 101 males and 68 females, translocated in the French Pyrenees) and release site predicted by the most-supported generalized additive mixed model (including group and individual identity as nested random factors) during the first year after translocation. The model included the effect of two-way interactions with sex. Other significant factors were controlled as follows: Cauterets area, rank 3 (third release in this area), individuals located in spring.

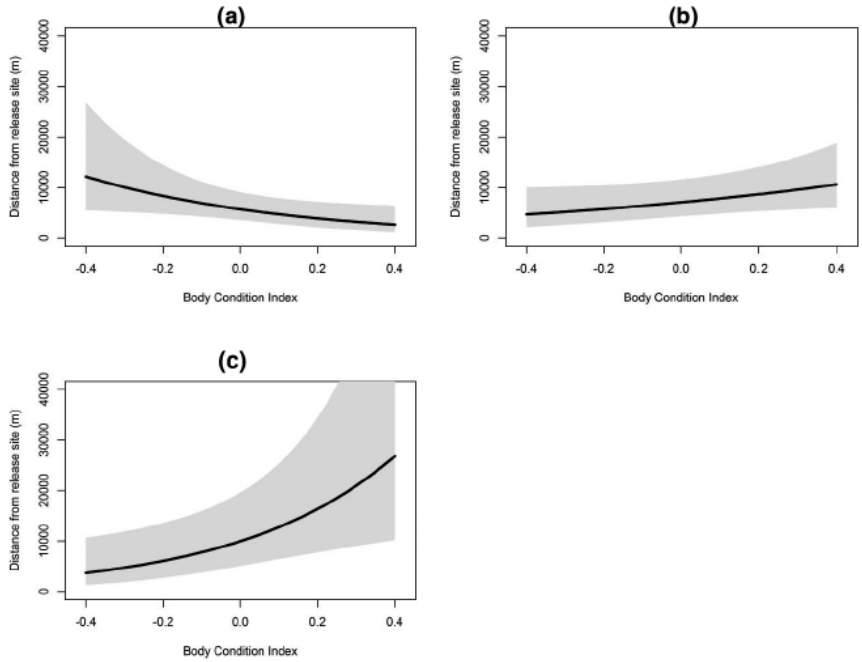


Figure 4 Relationship between body condition index and the distance between the barycentre of individual monthly locations (of 169 Iberian ibex, 101 males and 68 females, translocated in the French Pyrenees) predicted by the most-supported generalized additive mixed model (including group and individual identity as nested random factors) during the first year after translocation, when ibex were released (a) in spring (b) in summer (c) during the rutting period. The model included the effect of two-way interactions with sex. Others significant factors were controlled as follows: Cauterets area, rank 3 (third release in this area) for male breeders located in spring.

individuals were released in the rutting period, whereas body condition had a marginal effect in spring and summer (Figure 4). The interaction between the season of release and age was not significant (LR = 5.62, df = 2.00, $P = 0.37$).

The release rank in a given area (i.e. order of release) had a significant effect (LR = 23.69, df = 4, $P < 0.001$), with a relatively linear decrease in distance from the release site between the first and the fourth rank, and no additional effect for the fifth rank or over (Figure 5).

In the best model, the effect of release area use as a control factor was not significant (LR = 6.80, df = 3, $P = 0.079$), supporting that dispersal was on average similar across the four areas.

The random term, representing overall inter-individual variability in distance from the release site, represented 41.2% of the variance, whereas the fixed effects accounted for 34.1% of the variance (marginal $R^2 = 0.341$, conditional $R^2 = 0.753$), meaning that inter-individual heterogeneity was high.

Discussion

In this study, monitoring a large number of translocated individuals allowed us to explore the factors that determine dispersal when a species is released in an unknown environment. Both intrinsic factors and release conditions predominated over environmental factors, with complex interactions between them emerging. Most of individuals remained close to the release site (half moved less than 3.1 km), validating the suitability of the release areas. There was, however, huge variability among individuals, with some males and females moving long distances, or even leaving the release area.

Habitat and other characteristics of release sites have been shown to contribute significantly to movement patterns in reintroduced individuals (Ryckman *et al.*, 2010; e.g. Bleisch *et al.*, 2017). Despite different vegetation characteristics in the four release areas, we did not find any effect on post-release dispersal, possibly because of the high dietary plasticity of the Iberian ibex (Acevedo & Cassinello, 2009) indicating that the chosen release areas offered high-quality habitat.

We did find that an individual's distance from the release site was season dependent, with individuals being farther from the release point in the summer and the rutting period than in the winter and spring, regardless of sex and age. Like ibex in native populations (Acevedo & Cassinello, 2009; Viana *et al.*, 2018), reintroduced ibex migrated along altitudinally to optimize resource acquisition or to avoid competition with transhumant livestock. Thus, the seasonal pattern of variation in distance from the release site in our study might not result from post-release exploratory movements, but from the usual seasonal migration of the species (Hsiung *et al.*, 2018).

On average, males moved further from the release site than females. These results are partly consistent with other studies on translocated ungulates (Dolev *et al.*, 2002). As a consequence of the reduced mobility of their young, females

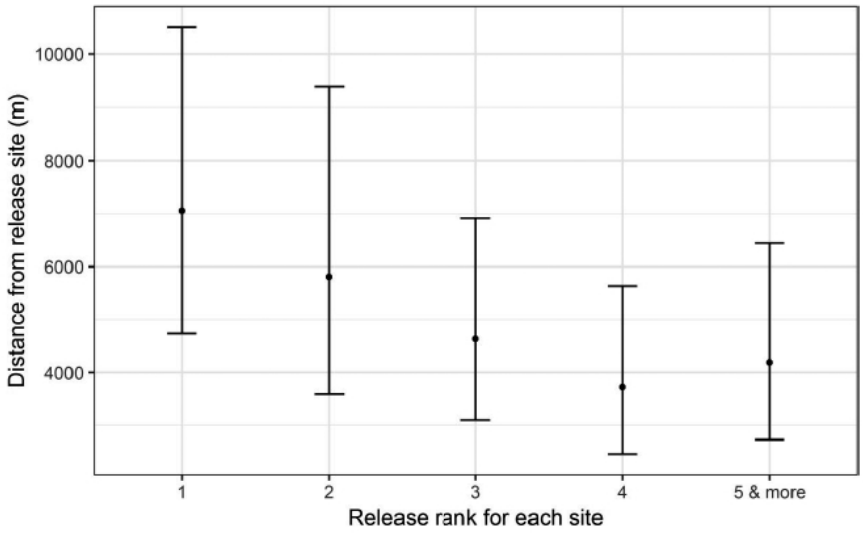


Figure 5 Distance by release rank (order of successive releases in the same area) between the barycentre of individual monthly locations (of 169 Iberian ibex, 101 males and 68 females, translocated in the French Pyrenees) and the release site predicted by the most-supported generalized additive mixed model (including the individual identity as a random effect) during the first year after translocation. Other significant factors were controlled as follows: release in spring, Cauterets area, for male breeders located in spring. Abbreviated summary for graphical TOC: The aim of this study was to evaluate how environmental conditions, intrinsic factors, release conditions and social behaviour affected the post-release dispersal of 169 Iberian ibex translocated from Spain to the French Pyrenees. Distance from the release site was sex and age dependent, season of the release and presence of conspecifics playing also a major role. These findings can be used by conservation managers to inform translocation strategies in order to enhance success.

of mountain ungulates have a smaller home range than males (Viana *et al.*, 2018). Overall, the individuals exhibiting the greatest movements from the release site were male breeders. This result can be related to the higher ability of these males to explore their environment as their higher body condition, a significant factor in our model, allows them to offset the cost of dispersal (Debeffe *et al.*, 2012). So, in expanding populations, males pioneer new areas before females (e.g. in muskox *Ovibos moschatus* Smith, 1989).

Age also had an effect on distance from the release site, with breeder individuals tending to disperse further than juveniles, a pattern which is highly significant only for males. Like other caprine species living in mountainous environments, juveniles and sub-adults of Iberian ibex form groups with adult females, and without adult males (Granados *et al.*, 2001). Ibex species show delayed reproduction in males, with only larger individuals gaining full access to females (Toïgo *et al.*, 2007). The search for females then incites male breeders to move longer distances, explaining why male breeders disperse further than juveniles, particularly during the rutting season. Our results support this pattern. Lastly, we cannot exclude that the stress due to capture, quarantine and transport may have had a stronger impact on large males (Teixeira *et al.*, 2007), leading to longer-distance movements.

This higher propensity for males to explore their environment was strongly impacted by the release season. Dispersal was minimal when the release occurred in spring, when new vegetation was growing at the foot of slopes, offering favourable resources to translocated individuals close to the release site. Moreover, at this time, the higher altitude parts of the release area are covered with snow and are less accessible, even for a mountain ungulate (Richard, Wilmshurst & Côté, 2014). When release occurs in summer, movement on mountain ridges is easier, and optimal foraging grounds are located at higher altitudes, encouraging more wide-ranging exploration (Viana *et al.*, 2018). The greater distance from the release site in summer and during the rutting season, may also be favoured by the ibex's reproductive strategy. As in other polygynous ungulates (Schmitz *et al.*, 2015), the search for females in oestrus stimulates males to undertake long and wandering movements. However, the similar pattern we observed in male juveniles is more surprising and could be due to the social attraction of young males to older males (Whiting, Bowyer, & Flinders, 2008). In Alpine ibex, young males favour associations with older males during the spring, but not during the rutting period (Villaret & Bon, 1995). Overall, our results highlight the influence of release conditions on the dispersal of animals during the whole first year after the translocation. Individuals translocated in the spring tend to stay near the release site, which becomes familiar (Wolf *et al.*, 2009). This was particularly accurate for individuals in good body condition, whereas, in natural situations, larger individuals are more likely to disperse, as wide-ranging movements require body reserves (Debeffe *et al.*, 2012).

Release rank also influenced the distance from the release site. This distance decreased with the number of successive releases in the same area, suggesting that conspecifics act as a magnet for newly translocated individuals. Similar results have been found in other large ungulates, such as Persian fallow deer *Dama dama mesopotamica* (Dolev *et al.*, 2002)

and bighorn sheep *Ovis canadensis* (Clapp, Beck, & Gerow, 2014). The presence of conspecifics may be perceived as a sign of habitat quality and serve as a cue for establishing a home range in a favourable place (Griffith *et al*., 1989). Moreover, the Iberian ibex is a gregarious ungulate. Its social groups allow mutualized vigilance behaviour, allowing more time for other activities such as foraging and efficient escape movements (Acevedo & Cassinello, 2009). Such behaviour provides direct benefits in terms of fitness, especially for females (Vander Wal *et al*., 2015). The presence of conspecifics could also reduce the stress of translocated individuals, leading to reduced movement (Parker *et al*., 2012). Lastly, as all individuals were captured in the same source area before translocation, prior familiarity or even kinship, among released individuals may have existed that facilitated associations in the release area.

Aside from environmental factors, intrinsic factors, release conditions and social factors, our model highlighted significant individual differences in dispersal after translocation. These differences might be related to personality: that is an individual's boldness, tendency to activity or propensity to explore (Spiegel *et al*., 2017). In other translocation programmes, personality was reported as a likely factor affecting dispersal from the release site (Germano *et al*., 2017), with bold individuals being more likely to disperse far from the release site (West *et al*., 2018). Further studies on translocated Iberian ibex should be carried out to explore the link between personality and post-release dispersal.

Implications for conservation management

To establish a viable population, translocation managers try to avoid long-distance dispersal of individuals. Fidelity to the release site is thus one of the major behavioural components that can be used as an indicator of reintroduction success (Berger-Tal & Saltz, 2014). Our results offer a better understanding of this fidelity and can help conservationists to improve adaptive management and consequently enhance reintroduction success (see Armstrong, Castro, & Griffiths, 2007 for an example), especially for large ungulate translocations in mountainous environments. First, as it has been previously described in a large mammal (Bleisch *et al*., 2017), spring should be favoured for translocation, as most individuals, including male breeders then tend to stay closer to the release site, favouring reproduction in the new population. Releasing male breeders remains hazardous, as they are prone to disperse long distances searching for receptive females and definitively leave the release area. Second, we recommend releasing males 1 year before their age of first reproduction. While the absence of mature males in the first year will probably delay reproduction in the new population, limiting the overall dispersal of released males will have greater benefits. Third, multiple successive release operations in the same release site, will favour the establishment of animals close to the release site. In bighorn sheep, Clapp *et al*. (2014) recommend initially releasing a small group of individuals, assessing where they seek suitable habitat, and then later conducting larger subsequent releases within a reasonable distance from the established animals. Finally, we suggest carrying out studies that explore the link between sociability and spatial ecology in translocation projects, as the social cohesion of translocated individuals may enhance translocation success.

Acknowledgements

We thank the Pyrenees National Park that supported the research and all the fieldworkers who helped to collect data. We are also grateful to Y. Chaval for building and updating the GPS database.

References

Acevedo, P. & Cassinello, J. (2009). Biology, ecology and status of Iberian ibex *Capra pyrenaica*: a critical review and research prospectus. *Mammal Rev.* **39**, 17–32.

Alados, C.L. (1985). Group size and composition of the Spanish ibex (Capra pyrenaica Schinz). In *The biology and management of mountain ungulates*: 134–147. Lovari, S. (Ed.). London, UK: Croom-Helm.

Aplin, L.M., Farine, D.R., Morand-Ferron, J. & Sheldon, B.C. (2012). Social networks predict patch discovery in a wild population of songbirds. *Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* **279**, 4199–4205.

Armstrong, D.P., Castro, I. & Griffiths, R. (2007). Using adaptive management to determine requirements of reintroduced populations: the case of the New Zealand hihi. *J. Appl. Ecol.* **44**, 953–962.

Armstrong, D.P. & Seddon, P.J. (2008). Directions in reintroduction biology. *Trends Ecol. Evol.* **23**, 20–25.

van Beest, F. M., Vander Wal, E., Stronen, A. V. & Brook, R. K. (2013). Factors driving variation in movement rate and seasonality of sympatric ungulates. *J Mammal* **94**, 691–701.

Bennett, V.A., Doerr, V.A.J., Doerr, E.D., Manning, A.D., Lindenmayer, D.B. & Yoon, H.-J. (2012). Habitat selection and post-release movement of reintroduced brown treecreeper individuals in restored temperate woodland. *PLoS One* **7**, e50612.

Berger-Tal, O. & Saltz, D. (2014). Using the movement patterns of reintroduced animals to improve reintroduction success. *Curr. Zool.* **60**, 515–526.

Bjørneraas, K., Van Moorter, B., Rolandsen, C.M. & Herfindal, I. (2010). Screening global positioning system location data for errors using animal movement characteristics. *J. Wildl. Manage.* **74**, 1361–1366.

Bleisch, A.D., Keller, B.J., Bonnot, T.W., Hansen, L.P. & Millspaugh, J.J. (2017). Initial movements of re-introduced Elk in the Missouri Ozarks. *Am. Midland Naturalist* **178**, 1–16.

Bowler, D.E. & Benton, T.G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biol. Rev.* **80**, 205–225.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2004). Multimodel inference - understanding AIC and BIC in model selection. *Soc. Meth. Res.* **33**, 261–304.

Calenge, C. (2006). The package "adehabitat" for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Model.* **197**, 516–519.

Clapp, J.G., Beck, J.L. & Gerow, K.G. (2014). Post-release acclimation of translocated low-elevation, non-migratory bighorn sheep. *Wildl. Soc. Bull.* **38**, 657–663.

Crampe, J.-P., Sourp, E., Rieu, L. & Lapenu, P. (2012). Réintroduction du bouquetin ibérique dans le Parc national des Pyrénées. Parc national des Pyrénées.

Debeffe, L., Morellet, N., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Bon, R., Gaillard, J.-M. & Hewison, A.J.M. (2012). Condition-dependent natal dispersal in a large herbivore: heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further. *J. Anim. Ecol.* **81**, 1327.

Dickens, M.J., Delehanty, D.J. & Michael Romero, L. (2010). Stress: an inevitable component of animal translocation. *Biol. Cons.* **143**, 1329–1341.

Dolev, A., Saltz, D., Bar-David, S. & Yom-Tov, Y. (2002). Impact of repeated releases on space-use patterns of Persian fallow deer. *J. Wildl. Manage.* **66**, 737–746.

Ewen, J.G., Armstrong, D.P., Parker, K.A. & Seddon, P.J. (Eds.). (2012). *Reintroduction biology: integrating science and management*. Sussex, UK: Wiley-Blackwell.

Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2000). An assessment of the published results of animal relocations. *Biol. Cons.* **96**, 1–11.

Fryxell, J.M., Hazell, M., Börger, L., Dalziel, B.D., Haydon, D.T., Morales, J.M., McIntosh, T. & Rosatte, R.C. (2008). Multiple movement modes by large herbivores at multiple spatiotemporal scales. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **105**, 19114–19119.

García-Gonzalez, R. & Herrero, J. (1999). El bucardo de los Pirineos: historia de una extinción. *Galemys* **11**, 17–26.

Geist, V. (1966). Evolution of horn-like organs. *Behaviour* **27**, 175–214.

Germano, J.M., Nafus, M.G., Perry, J.A., Hall, D.B. & Swaisgood, R.R. (2017). Predicting translocation outcomes with personality for desert tortoises. *Behav. Ecol.* **28**, 1075–1084.

Granados, J.E., Pérez, J.M., Marquez, F.J., Serrano, E., Soriguer, R.C. & Fandos, P. (2001). La cabra montés (*Capra pyrenaica*, Schinz 1838). *Galemys* **13**, 3–37.

Griffith, B., Scott, J.M., Carpenter, J.W. & Reed, C. (1989). Translocation as a species conservation tool: status and strategy. *Science* **245**, 477–480.

Grignolio, S., Rossi, I., Bassano, B., Parrini, F. & Apollonio, M. (2004). Seasonal variations of spatial behaviour in female Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) in relation to climatic conditions and age. *Ethol. Ecol. Evol.* **16**, 255–264.

Hsiung, A.C., Boyle, W.A., Cooper, R.J. & Chandler, R.B. (2018). Altitudinal migration: ecological drivers, knowledge gaps, and conservation implications. *Biol. Rev.* **93**, 2049–2070.

IUCN/SSC. (2013). Guidelines for reintroductions and other conservation translocations. Version 1.0. Gland: IUCN Species Survival Commission.

Komers, P.E. & Curman, G.P. (2000). The effect of demographic characteristics on the success of ungulate re-introductions. *Biol. Conserv.* **93**, 187–193.

Le Gouar, P., Mihoub, J.-B. & Sarrazin, F. (2012). Dispersal and habitat selection: behavioural and spatial constraints for animal translocations. In *Reintroduction biology: integrating science and management*: 138–164.Ewen, J.G., Armstrong, D.P., Parker, K.A. & Seddon, P.J. (Eds.) Oxford: Wiley-Blackwell.

Letty, J., Marchandeau, S. & Aubineau, J. (2007). Problems encountered by individuals in animal translocations: lessons from field studies. *Ecoscience* **14**, 420–431.

Manceau, V., Crampe, J.-P., Boursot, P. & Taberlet, P. (1999). Identification of evolutionary significant units in the Spanish wild goat, *Capra pyrenaica* (Mammalia, Artiodactyla). *Anim. Conserv.* **2**, 33–39.

Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R2 from generalized linear mixed-effects models. *Meth. Ecol. Evol.* **4**, 133–142.

Osborne, P.E. & Seddon, P.J. (2012). Selecting suitable habitats for reintroductions: variation, change and the role of species distribution modelling. In *Reintroduction Biology: integrating science and management*: 73–104.Ewen, J.G., Armstrong, D.P., Parker, K.A. & Seddon, P.J. (Eds.). Oxford: Wiley-Blackwell.

Parker, K.A., Dickens, M.J., Clarke, R.H. & Lovegrove, T.G. (2012). The theory and practice of catching, holding, moving and releasing animals. In *Reintroduction biology: integrating science and management*: 105–137.Ewen, J.G., Armstrong, D.P., Parker, K.A. & Seddon, P.J. (Eds.) Oxford: Wiley-Blackwell.

Perez, J.M., Granados, J.E., Soriguer, R.C., Fandos, P., Marquez, F.J. & Crampe, J.P. (2002). Distribution, status and conservation problems of the Spanish ibex, *Capra pyrenaica* (Mammalia: Artiodactyla). *Mammal Rev.* **32**, 26–39.

Pinheiro, J.C. & Bates, D.M. (2000) Linear mixed-effects models: basic concepts and examples. *Mixed-effects models in S and S-PLUS*: 3–56. New-York: Springer-Verlag.

R Core Team. (2018). *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available at https://www.r-project.org/

Refoyo, P., Olmedo, C., Polo, I., Fandos, P. & Munoz, B. (2015). Demographic trends of a reintroduced Iberian ibex Capra pyrenaica victoriae population in central Spain. *Mammalia* **79**, 139–145.

Richard, J.H., Wilmshurst, J. & Côté, S.D. (2014). The effect of snow on space use of an Alpine ungulate: recently fallen snow tells more than cumulative snow depth. *Can. J. Zool.* **92**, 1067–1074.

Ryckman, M.J., Rosatte, R.C., McIntosh, T., Hamr, J. & Jenkins, D. (2010). Postrelease dispersal of reintroduced elk (*Cervus elaphus*) in Ontario. *Canada. Restor. Ecol.* **18**, 173–180.

Schmitz, P., Caspers, S., Warren, P. & Witte, K. (2015). First steps into the wild – Exploration behavior of European

bison after the first reintroduction in Western Europe. *PLoS One* **10**, e0143046.
Scillitani, L., Sturaro, E., Menzano, A., Rossi, L., Viale, C. & Ramanzin, M. (2012). Post-release spatial and social behaviour of translocated male Alpine ibexes (Capra ibex ibex) in the eastern Italian Alps. *Eur. J. Wildl. Res.* **58**, 461–472.
Smith, T.E. (1989). The role of bulls in pioneering new habitats in an expanding muskox population on the Seward Peninsula. *Alaska. Can. J. Zool.* **67**, 1096–1101.
Spiegel, O., Leu, S.T., Bull, C.M. & Sih, A. (2017). What's your move? Movement as a link between personality and spatial dynamics in animal populations. *Ecol. Lett.* **20**, 3–18.
Stamps, J.A. & Swaisgood, R.R. (2007). Someplace like home: experience, habitat selection and conservation biology. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **102**, 392–409.
Teixeira, C.P., de Azevedo, C.S., Mendl, M., Cipreste, C.F. & Young, R.J. (2007). Revisiting translocation and reintroduction programmes: the importance of considering stress. *Anim. Behav.* **73**, 1–13.
Toïgo, C., Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., Largo, E., Michallet, J. & Maillard, D. (2007). Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic Alpine ibex: evidence for a conservative life-history tactic. *J. Anim. Ecol.* **76**, 679–686.
Ureña, I., Ersmark, E., Samaniego, J.A., Galindo-Pellicena, M.A., Crégut-Bonnoure, E., Bolívar, H., Gómez-Olivencia, A., Rios-Garaizar, J., Garate, D., Dalén, L., Arsuaga, J.L. & Valdiosera, C.E. (2018). Unraveling the genetic history of the European wild goats. *Quatern. Sci. Rev.* **185**, 189–198.
Vander Wal, E., Festa-Bianchet, M., Réale, D., Coltman, D.W. & Pelletier, F. (2015). Sex-based differences in the adaptive value of social behavior contrasted against morphology and environment. *Ecology* **96**, 631–641.
Viana, D.S., Granados, J.E., Fandos, P., Pérez, J.M., Cano-Manuel, F.J., Burón, D., Fandos, G., Aguado, M.Á.P., Figuerola, J. & Soriguer, R.C. (2018). Linking seasonal home range size with habitat selection and movement in a mountain ungulate. *Movement Ecology* **6**, 1–11.
Villaret, J.C. & Bon, R. (1995). Social and spatial segregation in Alpine ibex (Capra ibex) in Bargy, French Alps. *Ethology* **101**, 291–300.
West, R.S., Blumstein, D.T., Letnic, M. & Moseby, K.E. (2018). Searching for an effective pre-release screening tool for translocations: can trap temperament predict behaviour and survival in the wild? *Biodivers Conserv* **28**, 229–243.
Whiting, J.C., Bowyer, R.T. & Flinders, J.T. (2008). Young bighorn (*Ovis canadensis*) males: can they successfully woo females? *Ethology* **114**, 32–41.
Wolf, M., Frair, J., Merrill, E. & Turchin, P. (2009). The attraction of the known: the importance of spatial familiarity in habitat selection in wapiti Cervus elaphus. *Ecography* **32**, 401–410.
Wood, S.N. (2006). *Generalized additive models: an introduction with R*. London, UK: Chapman & Hall/CRC.
Yott, A., Rosatte, R., Schaefer, J.A., Hamr, J. & Fryxell, J. (2011). Movement and spread of a founding population of reintroduced elk (*Cervus elaphus*) in Ontario, Canada. *Restor. Ecol.* **19**, 70–77.

Supporting information

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

Appendix A. Number of Iberian ibex (females and males, juveniles and breeders) released in each release area of the French Pyrenees over the 2014-2017 period. Number of individuals taken into account in the analysis is in bold, and is in parentheses when it differs from the number released due to the death of individuals. 'Rank in area' refers to the release order in a given site.
Appendix B. The 20 best generalized additive mixed models explaining variation in distance from the release site during the first year for translocated Iberian ibex (n=169) using the Akaike information criterion corrected for small sample size (AICc).The following factors were tested: season of location (Season_loc), sex (Sex), age (Age), body condition (BC), season of release (Season_release), release rank (Rank), type of monitoring (Monitor), and two-way interactions (Sex*Age, Sex*BC, Age*BC, Season_release*Sex, Season_release*Age, Season_release*BC). All models also included release area as a fixed factor, a spline of time elapsed since release as a covariable, and group (individuals released at the same place in the same time) and individual identity as nested random factors.
Appendix C. Distance between the barycentre of monthly locations predicted by the most-supported generalised additive mixed model for 169 Iberian ibex, including group (individuals released at the same place in the same time) and individual identity as nested random factors), during the first year after translocation as a function of the number of months elapsed since release, including a smoothing effect with a spline. Others significant factors were controlled as follows: release in spring, Cauterets area, rank 3 (third release in this area) for male breeders located in spring.
Appendix D. Parameter estimates and Standard error for the best model (see model 2 in Appendix B.) modelling distance from the release site during the first year for translocated Iberian ibex (n=169). The significant factors are: sex, age (juvenile/breeder), body condition, season of location (spring, summer, rut, winter), release rank (1/2/3/4/5&more) and season of release (spring, summer, rut).
Appendix E. We used a generalized linear mixed model (GLMM) to model the altitude of the barycentre of monthly locations of 169 Iberian ibex, including group (individuals released at the same place in the same time) and individual identity as nested random factors) during the first year after translocation. The following factors were tested: sex (Sex), age (Age), season of location (Season_loc), release area (Area), and two-way interactions (Sex*Age, Sex*Season_loc, *Age*Season_loc, Area*Season_loc).

Encadré 5. Cartographie des domaines vitaux mensuels de trois bouquetins ibériques réintroduits dans le Parc Naturel Régional des Pyrénées Ariégeoises (population de Cagateille).

BQT_70, mâle de 5 ans lâché le 30 juillet 2014

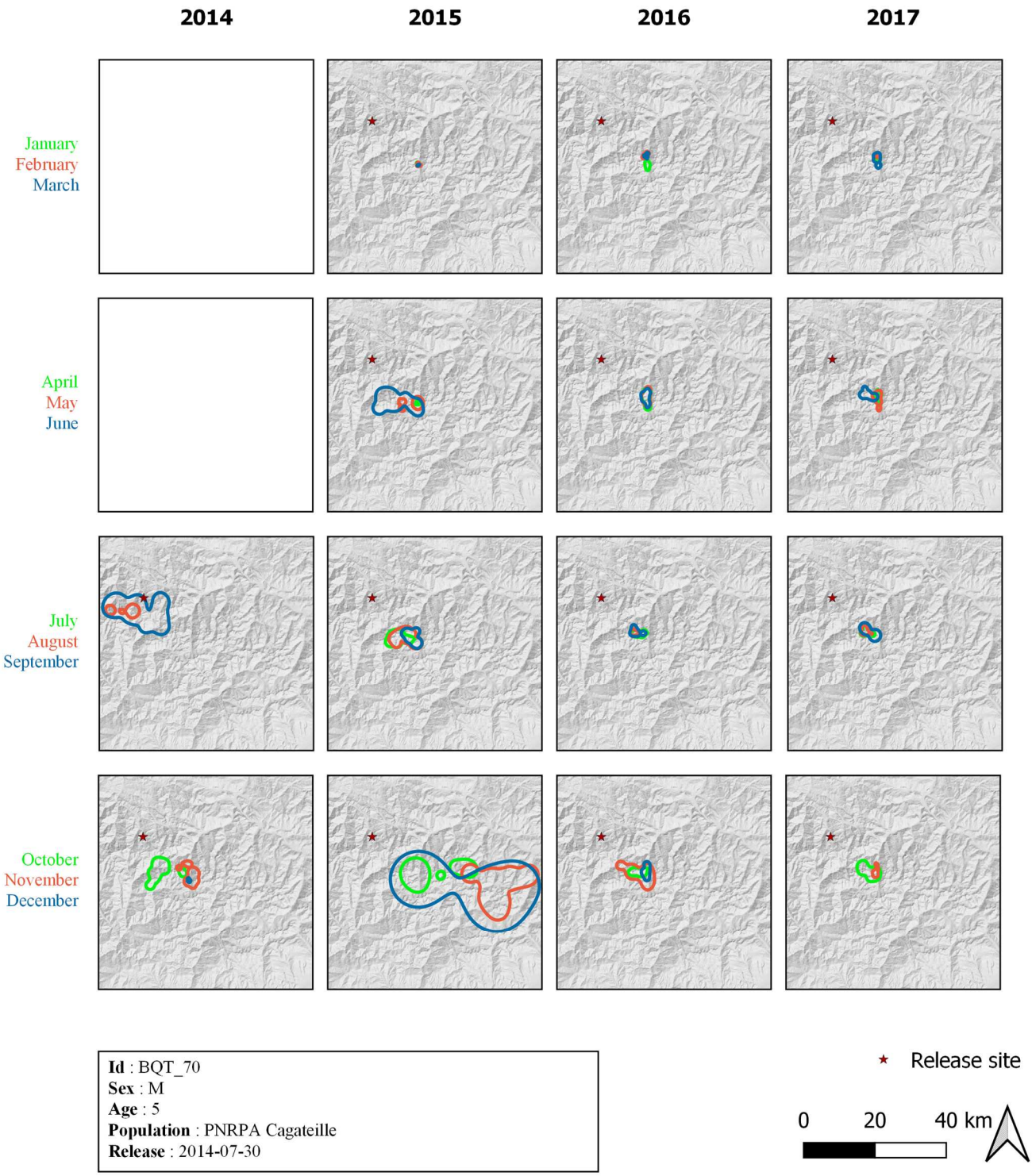
BQT_85, mâle de 3 ans lâché le 13 août 2015

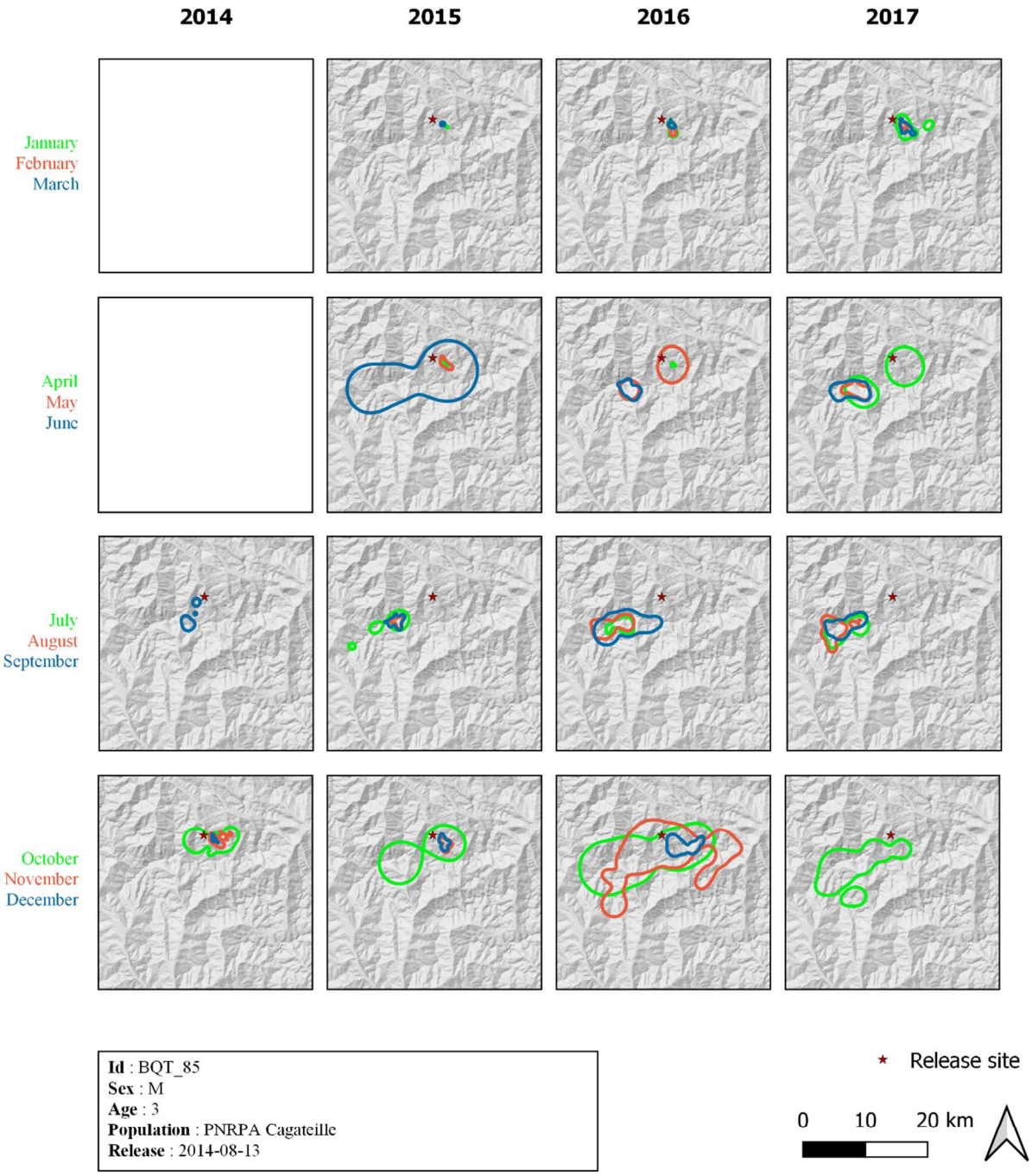
BQT_1694, femelle de 9 ans lâchée le 7 août 2015

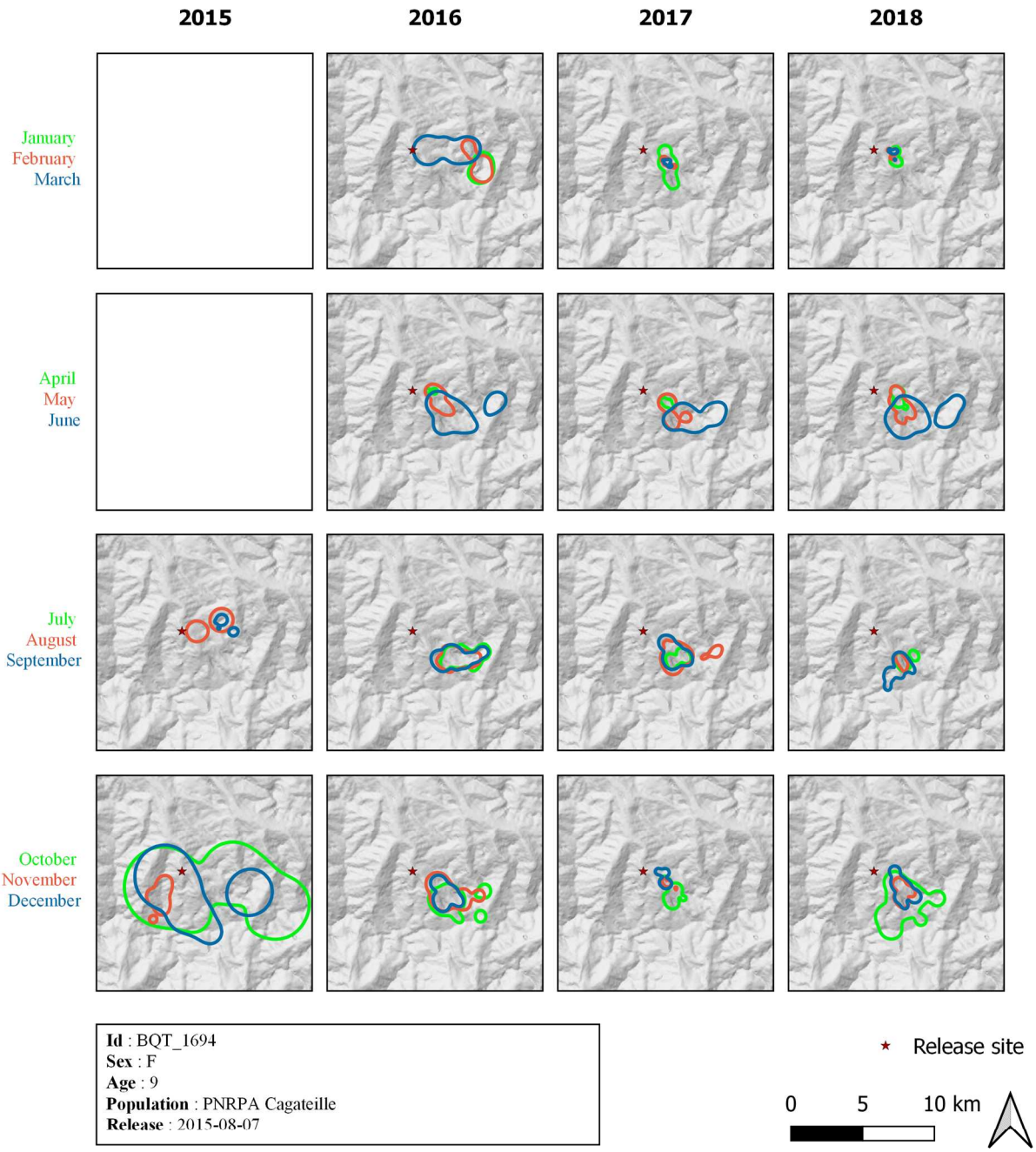
Les individus montrent des phases d'exploration, principalement à l'automne, avant une stabilisation spatiale qui commence autour de la 2ème ou 3ème année. On voit émerger la localisation des domaines vitaux hivernaux et estivaux.

Les domaines vitaux mensuels représentés ont été calculés comme l'isoplèthe à 95% de la densité de probabilité par la méthode du Kernel (White & Garrott, 1990) *en utilisant le paramètre de lissage (h_ref) de la fonction kernelUD du package adehabitatLT (Calenge, 2006) du logiciel R version 3.5.1* (R Core Team, 2018)*.*

L'étoile rouge représente le site de lâcher.


2014
2015
2016
2017
January
February
March
April
May
June
July
August
September
October
November
December
Id : BQT_70
Sex : M
Age : 5
Population : PNRPA Cagateille
Release : 2014-07-30
Release site
0
20
40 km


2014
2015
2016
2017
January
February
March
April
May
June
July
August
September
October
November
December
Id : BQT_85
Sex : M
Age : 3
Population : PNRPA Cagateille
Release : 2014-08-13
Release site
0
10
20 km


2015
2016
2017
2018
January
February
March
April
May
June
July
August
September
October
November
December
Id : BQT_1694
Sex : F
Age : 9
Population : PNRPA Cagateille
Release : 2015-08-07
Release site
0
5
10 km

3.2. Fidélité spatiale et fidélité d'habitat

Article II: Home, sweet home: sex, habitat seasonality and social cues affect spatial fidelity in a translocated mountain ungulate

Alexandre Garnier, Pascal Marchand, Georges Gonzalez, Stéphane Aulagnier, Aurélien Besnard, Yannick Chaval, Nicolas Morellet

Article en préparation, *revue cible = Animal Behaviour*

Les annexes correspondantes se situent pages 208 à 214

Home, sweet home: habitat seasonality, sex, and social cues affect the emergence and maintenance of spatial and habitat fidelity in two translocated ibex species

A. Garnier[a,b], P. Marchand[c], G. Gonzalez[a], S. Aulagnier[a], A. Besnard[d], Y. Chaval[a], N. Morellet[a]

a – Wildlife Ecology and Behaviour (CEFS), INRAE, Université de Toulouse, 31320 Castanet-Tolosan, France

b – Pyrenees National Park, 65000 Tarbes, France

c – Office Français de la Biodiversité, Direction de la Recherche et de l'Appui Scientifique, Unité Ongulés Sauvages, 34990 Juvignac , France

d – Centre of Functional and Evolutionary Ecology (CEFE)(UMR 5175), CNRS, PSL Research University, EPHE, University of Montpellier, SupAgro, IRD, INRAE, F-34000 Montpellier, France

* Corresponding author: Alexandre Garnier, Pyrenees National Park, 65000 Tarbes, France

Email address: ibexgarnier@gmail.com

ABSTRACT

The majority of animal species restrict their movement to familiar areas, which improves knowledge of the spatial and temporal distribution of resources and thus increases individual fitness. This familiarity translates into spatial and/or habitat fidelity which mainly depends on individual's factors and temporal changes in environment conditions. Few empirical studies have explored emergence of fidelity when individuals have no existing experience of the local environment. Comparing two reintroduced

populations, one of Iberian ibex (in the first years just after the translocation) and Alpine ibex (> 25 years after translocation), we determinate the relative influence of individual (sex and age), social (i.e. presence of conspecifics) and environmental factors on temporal variations in spatial and habitat fidelity, while comparing space-use between two consecutive years. Our results show that spatial and habitat fidelities were higher in the established population than in the relocated ibex, in particular in summer compared with winter. This seasonal pattern may be related to the contrasted environmental conditions experienced by ibex from both populations during these seasons that determines habitat predictability and ibex yearly biological cycle. The emergence of fidelity in the translocated population depended on the interplay between individual characteristics and social constraints, being faster in females than in males, and particularly females released when other congeners were already present (only habitat fidelity) but was not influenced by ibex age. Our study highlights some of the mechanisms by which temporal variation in familiarity emerges, and allows a better understanding of the acquisition of familiarity in individuals with variable characteristics, i.e. crucial information for research, management and conservation. It also provided information needed to better assess the challenge posed by ongoing environmental changes on wildlife species, the extent to which fidelity is either plastic or represent a behavioural constraint being of major importance for evaluating wildlife abilities to respond to such changes.

Key words: Alpine ibex, capital breeder, familiarity, home range, movement ecology, population settlement, Pyrenees, reintroduction, site fidelity, Spanish ibex

INTRODUCTION

As they move, animals change the environmental conditions they experience (van Moorter et al., 2016), and choose among available habitats the resources and conditions needed to ensure their survival and reproduction (Swingland & Greenwood, 1983). These movements also allow individuals to gain and memorize information about places and situations they experience (Spencer, 2012) and to acquire knowledge of their surrounding environment at any time period. Thus, animals gain 'site familiarity', defined as the 'accumulation of information about a single, unique space that an animal occupies or visits' (Piper, 2011). This accumulation of knowledge, e.g. about the local distribution of resources and of risks caused by presence of predators or humans, as well as their temporal variation across seasons, allows animals to minimize movement costs (Stamps, 1995), identify favorable habitats (e.g. in terms of resources and predation risk) more easily in space and time (Lafontaine et al., 2017; Merkle et al., 2014). Recent studies have shown that individuals' familiarity improves fitness components such as reproduction (e.g. Patrick & Weimerskirch, 2017) and survival (e.g. Forester et al., 2007), both in birds and mammals (see Piper, 2011 for a review). For many species, the benefits of familiarity result into spatial fidelity, with individuals returning to areas already visited (Wolf et al., 2009), rather than moving to alternative sites where knowledge is much less complete (Morrison et al., 2021; Shimada et al., 2020), resulting in the emergence of stable home range (Fagan et al., 2013; van Moorter, Visscher, et al., 2009). Therefore, familiarity has been mainly studied through spatial/site fidelity (Morrison et al., 2021; Switzer, 1993; van Moorter, Gaillard, et al., 2009). However, when the distribution of resources is less spatially

predictable, fidelity with specific habitat characteristics, rather than spatial fidelity, has also been reported (Patrick & Weimerskirch, 2017).

Spatial and habitat fidelity can yet largely vary depending on individual characteristics. Individuals' early experiences are crucial with respect to certain aspects of adult behaviour, as for example food preferences, selection of a home range, habitat preferences or social interactions (Immelmann, 1975). Young individuals learn identifying key resources and refuge areas; this knowledge could be the main determinant on subsequent foraging decisions, leading to high degree of fidelity to sites with similar characteristics than those visited in the early times of life (Larue et al., 2018; Wakefield et al., 2015). Increased experience in older individuals, able to focus on the best habitats while avoiding risky areas, is often proposed to explain their reduced movement rates and their highest spatial fidelity compared with younger individuals (Froy et al., 2018; Malagnino et al., 2021; Thurfjell et al., 2017). Individuals energetic requirements or locomotor abilities also differ regarding age, sex, or reproductive status (Malagnino et al., 2021; Marchand et al., 2015; Ruckstuhl & Neuhaus, 2002). For example, breeding females of large herbivores have to trade-off habitats that best meet their increased energy needs during late gestation and lactation periods with those ensuring offspring survival (Viejou et al., 2018). By contrast, males rather focus on abundant and high quality resources during the corresponding spring and buffer against heat stress during hot summer days (Bourgoin et al., 2018). In non-territorial large herbivores, the social organization, characterized by clan-like groups of females sharing the same home range from year to year, and mobile males living most of the time in groups socially or spatially segregated from females, also result in sex-specific patterns of space use (Marchand et al., 2017; Ruckstuhl & Neuhaus, 2002; Villaret & Bon, 1995). 'Public information' (Piper, 2011) given by conspecifics which act as a cue

that convey information about the quality of habitat could then be perceived differently according sexes (Pärt & Doligez, 2003).

In addition to individual characteristics and to social constraints, animals living in seasonal environment must also cope with seasonal variation in resource availability and predation risk (Mueller & Fagan, 2008), as well as variation in habitat predictability (Riotte-Lambert & Matthiopoulos, 2020; Switzer, 1993). As a consequence they may be expected to respond in different ways to the spatial and temporal heterogeneity of resources depending on their own characteristics, leading to different movement pattern and temporal variation in site fidelity within the same species (van Beest, Vander Wal, Stronen, Paquet, et al., 2013; van Beest, Vander Wal, Stronen, & Brook, 2013). Likewise, the relative contribution of site and environmental fidelity may also be expected to vary within individuals of the same species. However, little remains known about the determinants of spatial and habitat fidelity and in particular about the influence of individual characteristics (Morrison et al., 2021).

Most studies on animal spatial/habitat fidelity have been conducted on native or established populations, i.e. with individuals with high-developed knowledge of the surrounding environment (e.g. Lafontaine et al., 2017; Morrison et al., 2021; Patrick & Weimerskirch, 2017; van Beest, Vander Wal, Stronen, Paquet, et al., 2013). But to the best of our knowledge, very few explored the extent to which individual characteristics determine this fidelity and how it arises when animals have no existing experience of the local environment. In this context, translocations are unique opportunities to address this challenge, because translocated individuals experiment fully unfamiliar landscape (Berger-Tal & Saltz, 2014). Exploring the emergence of spatial or habitat fidelity over time in individuals with variable characteristics (sex, age) translocated in

seasonally changing environments, and comparing fidelity patterns with those recorded in long-established populations, may allow filling this knowledge gap.

We investigated spatial and habitat fidelity in Iberian ibex (*Capra pyrenaica*) in early times right after their translocation in the French Pyrenees, and in Alpine ibex (*Capra ibex*) born in the French Alps but descendant from translocated individuals more than twenty years ago. Both mountainous areas were characterized by highly seasonal and annual variation in environmental conditions, in particular due to variable snow cover during winter (Beniston, 1997). Harsh conditions during winter increases energy expenditure because of both thermoregulation needs (Parker & Robbins, 1985) and snow constraints on locomotion (Richard et al., 2014). Presence of snow also limits the access to forage at a time when forage quality and availability are low (Ossi et al., 2015). These two phylogenetically closely-related species (Manceau et al., 1999) have similar ecological characteristics, display high level of sexual size dimorphism with adult males being up to twice as large as adult females (Couturier, 1962). Also, both ibex species are capital breeders, and the capacity to store body reserve during the summer period, when resource are more abundant, is key to survive over the next winter (Toïgo et al., 2002).

The aim of this study was to determine the relative influence of individual (sex and age), social (presence of conspecifics) and environmental (habitat seasonality) factors on spatial fidelity (*i.e.* individuals return in the same site) and habitat fidelity (*i.e.* individuals use the same habitat components). To do so, we relied on the comparison of monthly space use between two consecutive years in 87 and 60 GPS-collared individuals Iberian and Alpine ibex, respectively. We evaluated the following predictions. As resource knowledge should be much higher in individuals leaving in an established population compared with translocated individuals, we expected (H1)

fidelity to be higher in the former all year round. However, we expected (H2) fidelity to be higher in summer (corresponding to key period when resource availability is high and when foraging efficiency should be maximized) than in winter (when snow stochastically constraints locomotion or lower resource availability) in both populations. In the translocated population, we expected fidelity to emerge (H3) faster in females, as they have high constraints related to reproduction (Toïgo et al., 2002), than in translocated males that are more prone to explore than females following translocation (Garnier et al., 2021), (H4) faster in older individuals than in younger ones because the former have more experience in locating suitable habitats and generally move less as age increases (Froy et al., 2018; Malagnino et al., 2021; Thurfjell et al., 2017), and (H5) faster in translocated individuals when conspecifics are present in the release area, compared with the first individuals released in areas free of other ibex, as ibex are gregarious species (Alados, 1985; Ruckstuhl & Neuhaus, 2002).

MATERIALS AND METHODS

Study areas and populations

Data were collected in two different mountainous areas in France (Figure 1). In the Pyrenees, we took advantage of a translocation during which 204 (120 females and 84 males) Iberian ibex (*Capra pyrenaica*) were released from July 2014 to October 2017 in four areas situated in the Pyrenees National Park (42°45’ N 0°06 W) and in the Ariege Regional Park (42°45’ N 1°20 W). Pyrenean st udy areas ranged from 1000 to 3000 m a.s.l. and consisted mainly in rocky ridges and broad mountain slopes, with herbaceous and subalpine moor vegetation above 2000 m. The climate is of an

oceanic and mountainous types characterized by low temperatures, quite high precipitation level and snow cover in winter (see Garnier et al., 2021 for more details).

In the Alps, we studied Alpine ibex (*Capra ibex*) individuals descendant from three translocations that occurred >20-50 years ago (Cerces in 1959-1960, Oisans in 1989-1990, Champsaur in 1994-1995, Marchand 2015). As the studied Alpine ibex were all born in the study area, we assumed their space use was not influenced by past translocations that occurred decades ago. The minimum estimated number of individuals in each population was 325 individuals in the Cerces population in 2016, 95 individuals in the Oisans population in 2012, and 300 individuals in the Champsaur population in 2016 (Brambilla et al., 2020). Alpine study area was a high mountain territory (altitude ranges from 800 to 4000 m a.s.l.). Above the tree line (around 2200 m a.s.l.) the area is characterized by high-altitude alpine meadows (*Festuca sp.*, *Carex sp.*), and bushes (*Rhododendron ferrugineum, Vaccinium myrtillus*, and *Juniperus communis*) moraines, rock cliffs, screes, glaciers and alpine meadows. Conifer woods (*Picea abies*, *Larix decidua*, and *Pinus cembra*) were not common in the areas used by ibex. The climate is of a temperate mountain type, characterized by low temperatures and quite high precipitation level (at 1300 m, average annual temperature: 6.8±6.5℃, annual rainfall: 1011 mm), and snow cover in winter.

Ethical note

Iberian ibex translocated in the Pyrenees were captured in the Sierra de Guadarrama National Park in Spain (40°55’ N, 3°40’ E) using ca ge traps. Individuals were quarantined for health analyses near the capture sites. All individuals were marked with ear tags, some additionally equipped with GPS collars, and then transported 600 to 700 km by road in boxes to the French release areas and released in groups of 3 to

14 individuals. Number of groups in each release area ranged from 3 to 9 (see Appendix A). Translocations occurred from late March to end of October.

Alpine ibex were caught in spring using mainly teleanesthesia (100 mg xylazine antidoted with atipamézole), sampled for serological analyses, marked and equipped in the field with GPS collars. Chemical immobilisation only scarcely affects the behaviour of ibex during the first 48h after capture but did not affect female reproduction (Brivio et al., 2015). Individuals of both species were aged at capture by counting horn annuli (Geist, 1966).

We used the same GPS devices in all studied populations (Followit Tellus, Sweden) weighing 840 g (about 3% of body mass) for females and young males, and 1080 g (about 1.5% of body mass) for males over 6 years old. When battery level was low, we used the drop-off system to retrieve collar from each animal.

Both ibex species are fully protected species in France, and translocation and capture programs were carried out under IUCN guidelines, in accordance with local and European laws for animal welfare, with the approval of French and Spanish Ministries for Ecological Transition.

GPS data

From April 2013 to April 2019, 133 Iberian ibex (90 females, 43 males) and 92 Alpine ibex (36 females and 56 males) were equipped with GPS collars (Appendix B). These collars were scheduled to provide 1 location every 12 hours to 1 location every 3 hours, depending study areas or on monitoring year. We screened the resulting GPS data to remove location outliers based on unlikely movement characteristics (Bjørneraas et al., 2010). We removed all locations recorded during the first ten days after capture or translocation due to potential behaviour alteration following capture,

handling and transportation (Morellet et al., 2009). We excluded from analyses individuals monitored less than thirteen months (minimum time to study a monthly inter-annual comparison, see Statistical analyses), either because they died (N=37), or because GPS devices failed (N=41). Therefore, we analysed data collected on 147 individuals (91 females and 56 males), corresponding to a total of 332,656 locations. Details about individual characteristics and duration of monitoring are given in Table 1.

Statistical analyses

Data preparation

We investigated spatial and habitat fidelity by comparing individuals' space use between two consecutive years in the established and the translocated populations. In order to measure the temporal acquisition of fidelity and the speed of this process while accounting for time elapsed since capture (established population) or translocation (translocated population) and for seasonal variation in environmental conditions, we relied on a monthly time-scale. More specifically, if ibex was captured in April 2015, we calculated spatial and habitat fidelity between May 2015 and May 2016, June 2015 and June 2016 etc. Thus, fidelity calculated between a given month of year n and the same month of year n-1 indicates the propensity for individuals to re-use a given area (or habitat components for habitat fidelity).

We keep in the analyses only the months during which an individual was monitored more than 15 days, with a minimum of 30 locations (Fieberg & Kochanny, 2005). We then analyzed 1252 individual-months with an average of 110.3 locations (median=117, min=30, max=258). Details on sample sizes are given in Appendix C. We defined two age classes (1-5, and >=6) to account for differences in age and distinguished established *vs* translocated population (variable "type of population") to

compare Alpine populations (born in the studied area) and Pyrenean population (studied in early months just after translocation). To investigate the impact of the presence of conspecifics in the release area for translocated individuals, we used the release rank (i.e. order of release operation in each release area) as a proxy of ibex presence (Garnier et al., 2021), considering two modalities to obtain sufficient sample sizes (rank 1-3 vs rank >=4). To investigate simultaneously both differences between established vs translocated population and the presence of conspecifics only for translocated individuals, we then built a new 3-level factor (variable “release rank”) corresponding to the interaction between both variables (i.e. established; translocated-rank 1-3; translocated-rank >=4).

Spatial fidelity

We relied on the Bhattacharyya’s affinity index (Bhattacharyya, 1943) between each monthly home range of two consecutive years to assess individuals’ monthly spatial fidelity. This index estimates the extent of overlap by measuring the similarity between two Utilization Distributions (UDs), and ranges between 0 (no overlap) and 1 (complete overlap) (Fieberg & Kochanny, 2005). We calculated monthly home ranges as the 95% isopleth of the kernel UDs (White & Garrott, 1990) computed using the reference smoothing parameter provided by the kernelUD function (package adehabitatLT, Calenge, 2006) in R software version 3.5.1 (R Core Team, 2018).

Habitat fidelity

We relied on a similarity index between monthly habitat use of two consecutive years as an index of habitat fidelity. We defined habitat types by combining environmental variables (land cover and physical characteristics such as slope and aspect) known to

have a strong influence on ibex habitat selection (Grignolio et al., 2003; Viana et al., 2018). To use the same land cover in the Pyrenees and the Alps, we used OSO classification obtained from remote-sensing data from Sentinel-2 satellite (European Spatial Agency, available at https://theia.cnes.fr/atdistrib/rocket/#/collections/OSO/56364a89-2546-57f3-810b-41deef11e176), with 10x10 m resolution (Inglada et al., 2017). We reclassified land cover data into four classes most likely to influence ibex (Scillitani et al., 2012): “Grassland”, “Moorland”, “Woodland” and “Mineral”. We derived slope and aspect from a DEM (digital elevation model) mapped at 30x30 m resolution (available at https://www.eea.europa.eu/data-and-maps). Slopes and aspect were grouped into 4 classes (<30°,30-40°, 40-50°, >50°, and North, Est, West and South, respectively). The corresponding maps are provided in Appendix D. Then, we combined land cover, slope and aspect in 4x4x4=64 habitat types. We assigned the corresponding habitat type to each ibex location and calculated the percentage of use of each habitat type for each individual-month. We used the Manly distance (Manly & Navarro Alberto, 2016) to define this habitat fidelity index; it ranges between 0 (total change in habitat use between a given month of year n and n-1) and 1 (use of the same habitat types in the same proportions during a given month of year n and n-1).

Model selection

Indexes of spatial and habitat fidelity were only slightly correlated (Kendall’s rank correlation, $\tau=0.54$, $p<0.01$). We therefore modelled them separately using generalized additive mixed models (GAMMs) (Wood, 2006) with a beta-family error distribution. We used GAMMs rather than standard linear models because GAMMs are best suited to model both linear and nonlinear variation. We accounted for variation in the fidelity

between individuals and populations by including individual identity and populations (four in the Pyrenees, three in the Alps, as a result of translocations in several release sites) as random factors on the intercept. We build a general model including type of population (established / translocated) and its two-way interaction with sex and age, as fixed effects. As we expected fidelity to increase with increasing time since translocation, we smoothed the effect of time elapsed between capture/release and the first month considered for calculating fidelity ("duration since capture/translocation", in months). We also smoothed the effect of "month of observation" to account for yearly environmental seasonality, a cyclic cubic regression spline constrained model predictions for the first and last month of the year to match.

To evaluate our five predictions, we fitted a set of models including combinations of different smoothing splines of "duration since capture/ translocation" and "month of observation" smoothing splines of effects. For "duration since capture/translocation", we compared models containing a single smoothed effect, a separate spline for each type of population, a separate spline for each release rank, both type of population-specific (or release rank-specific) and sex-specific splines, and both type of population-specific (or release rank-specific) and age-specific splines. For "month of observation", we compared models containing a single smoothed effect, a separate spline for each type of population, both type of population-specific and sex-specific splines, and both type population-specific and age-specific splines. Due to our limited sample size, it was not possible to evaluate a model including both a population-specific, a sex-specific and an age-specific temporal effect.

We selected the best-supported model using an information-theoretic approach based on the Aikake information criterion (AIC) (Burnham & Anderson, 2004). We retained the model with the lowest AICc value (i.e. AIC corrected for small sample

size). When the AICc of two competing models differed by <2, we retained the model with the lowest number of parameters.

All statistical analyses were performed with R software version 3.5.1 (R Core Team, 2018). We used the package 'mgcv' (Wood, 2006) to fit the GAMM models.

RESULTS

Spatial fidelity

The selected model to describe variation in spatial fidelity according both duration since capture/ translocation and month of observation included type of population- and sex-specific patterns (Appendix E- Model 1). Spatial fidelity was constant over time after the capture for both males and females from the established population (Figure 2 a-c). By contrast, in the translocated population, spatial fidelity increased with duration since translocation, starting from a very low value in females (0.17 ± 0.22 between 13th and 1st month after release) and males (0.13 ± 0.23) and with sex-specific patterns (Figure 2 b-d). Spatial fidelity increased rapidly in females (0.65 ± 0.27 between 23rd and 11th months after release). In males, spatial fidelity increased more slowly than in females (0.34 ± 0.28 between 23rd and 11th months after release) and continuously during all the study period. At the end of the study period, spatial fidelity was lower for translocated males than females. We did not find any influence of age and release rank on spatial fidelity.

Spatial fidelity was markedly shaped by seasonality in the established population, with higher values during the summer months (from June to August: 0.70 ± 0.17 in females and 0.69 ± 0.21 in males) than in the winter months in both sexes, while being twice higher in females than in males during winter (from December to

February: 0.56 ± 0.23 in females and 0.29 ± 0.28 in males) (Figure 3 a-c). In the translocated population, we found only marginal seasonal variation in spatial fidelity in both sexes, spatial fidelity being lower than in the established population in summer and comparable between both established and translocated populations in winter (Fig. 3 b-d).

Habitat fidelity

The two selected models describing variation in habitat fidelity according the duration since capture/ translocation included type of population- and sex-specific (Appendix F- model 4) or release rank (Appendix F- model 2) patterns. Both included type of population- and sex-specific patterns on the month of observation. Habitat fidelity was constant over time after the capture for both males and females from the established population (Figure 4-1 a-c). By contrast, in the translocated population, habitat fidelity increased with duration since translocation, starting from a low value in females (0.34 ± 0.14 between 13th and 1st month after release) and males (0.33 ± 0.17) and with sex-specific patterns (Figure 4-1 b-d). Habitat fidelity increased rapidly in females (0.64 ± 0.17 between 23rd and 11th months after release). In males, habitat fidelity increased more slowly than in females (0.47 ± 0.22 between 23rd and 11th months after release) and continuously during all the study period. By contrast, although the release rank was included in the selected model, its influence on the level of habitat fidelity was marginal, with similar habitat fidelity just after translocation and comparable variation between individuals released in rank 1-3 and those released after (Fig 4-2). This interpretation is supported by the model including sex- and release rank- specific effect on duration since capture/ translocation effect (see Figure in Appendix G), where the

release-rank effect seems to have only a low effect on female fidelity when released occurred in rank 4 and more, when there were more conspecifics in the release area. We did not find any influence of age on habitat fidelity.

Habitat fidelity displayed seasonal variation in the established population, with higher values during the summer months (roughly from June to August: 0.64 ± 0.13 in females and 0.65 ± 0.14 in males) than in the winter months (from December to February: 0.53 ± 0.17 in females and 0.48 ± 0.17 in males) in both sexes (Figure 5 a-c-). In the translocated population, we found only marginal seasonal variation in habitat fidelity in both sexes, habitat fidelity being lower than in the established population in summer and comparable between both established and translocated populations in winter (Fig. 5 b, d).

DISCUSSION

By comparing seasonal variation in monthly space use between Iberian ibex just after translocation in the Pyrenees and Alpine ibex established in the Alps, we revealed that spatial and habitat fidelities were higher in the established population than in the relocated ibex (supporting H1), in particular in summer compared with winter (supporting H2). The emergence of fidelity in the translocated population depended on individual characteristics, being faster in females than in males (supporting H3), but was not influenced by ibex age (rejecting H4) and little influenced by social constraints, linked to the presence of conspecifics in the release area (rejecting H5).

We found a strong seasonality in spatial and habitat fidelity in the established population, fidelity being maximum in summer months and minimum in winter in both sexes. In mountain areas, summer corresponds to the short period of vegetation productivity when availability of foraging resources is high (Pettorelli et al., 2005), and

when ibex movements are not restricted by snow. This is also a key-period for mountain ungulates, and particularly capital breeders such as ibex, to recover fat reserves necessary to survive the following winter (Mautz, 1978). It is also the period when females give birth (in june: Couturier, 1962; Toïgo et al., 2002). Using already visited areas and/or habitats where resource availability and quality is known may decrease acquisition and movement costs, allow individuals to optimize food intake and ultimately result in a significant advantage in terms of fitness (Mueller & Fagan, 2008; Stephens & Krebs, 1986). By contrast, climatic conditions during winter, and particularly the presence of snow cover, constraints locomotion (Richard et al., 2014) and limits the access to forage at a time when both forage quality and availability are low (Ossi et al., 2015; Visscher et al., 2006), so that ibex of both sexes may reduce movements to save energy in snow-free patches (Grignolio et al., 2004; Parrini et al., 2003). Snow falls, the presence, depth and duration of snow cover also exhibit high inter-annual variations, and hence less predictable resources conditions in winter than in summer (Beniston, 1997; Morrison et al., 2021). This may result in variable winter space use from year to year, as underlined by the comparable low levels of fidelity between both populations during this season. Our results suggest that spatial fidelity would consequently provide less benefits in winter than in summer. Even if we did not firmly evaluate the difference in resources predictability between summer and winter, our results would also provide piece of evidence of a link between spatial fidelity and resources predictability (Switzer, 1993), as recently highlighted in other large herbivores (Morrison et al., 2021).

Our results also highlighted inter-individual differences in both spatial and habitat fidelity. In the established populations, spatial fidelity in winter was much higher in females than in males. The large movements of males roaming between group of

females in search of oestrus females during the rut (mid-November to mid-January; Willisch & Neuhaus, 2009, 2010) may strongly contribute to those sex-specific patterns in winter (Apollonio et al., 2013; Marchand et al., 2017). The emergence of fidelity in translocated populations also differed between both sexes. Females exhibited a faster increase in spatial fidelity than males. In translocated males, the propensity to explore far from the release site (Garnier et al., 2021) may explain that the increase in fidelity was slower and prevented them to reach levels of fidelity observed in established populations (Scillitani et al., 2012). This pattern could be related to higher constraints in females who needed to acquire habitat knowledge and find a suitable area not only to ensure their own survival and reproduction, but also their offspring survival.

By contrast, we did not detect any difference in fidelity between the two age-classes considered in this study, neither in the translocated population nor in the ancient population. However, we cannot exclude a lack of statistical power due to biased sample sizes in both populations (Appendix C). In the same way, age was only roughly defined here, probably preventing us from a precise assessment of its effects on fidelity patterns (e.g. Malagnino et al., 2021 for contrasted results in two species with variable accuracy in age definition). This result is yet in accordance with those from a comparative analysis where site fidelity did not vary with age in any of the eight ungulate species tested (Morrison et al., 2021). However, we could also argue that the relationship between age and experience/knowledge of the surrounding environment is not linear (i.e. knowledge of the environment may increase from year to year in young individuals and reach a plateau after several years). Further information on the level of knowledge/experience with age may be necessary to firmly conclude on the importance of previous knowledge/experience on the emergence of fidelity. In this context, previous success/failure in reaching suitable habitats, may be of prime

importance in the emergence and maintenance of fidelity (the so-called “win-stay, lose-switch” strategy; Switzer ,1993; see Morrison et al., 2021, for an empirical evaluation in ungulates), and may represent a better index than age to understand fidelity patterns in the particular case of relocated populations.

Likewise, we found little support that the presence of congeners may also be important for the emergence of fidelity in this gregarious species, in particular for females. In Ibex species, as in many other gregarious herbivore species with philopatric females, the social organization in clan-like groups of females genetically related and sharing the same home range resulted in strong socio-spatial structures with marked spatial segregation between female groups (bighorn sheep: Borg et al., 2017; Alpine and Pyrenean chamois: Loison et al., 1999; Alpine ibex: Marchand et al., 2017; Mediterranean mouflon: Martins et al., 2002). We should have expected that such self-attraction within female groups results in faster emergence of fidelity. However, the social integration of translocated females in groups already present in the release area could be delayed, as demonstrated in bighorn sheep (Poirier & Festa-Bianchet, 2018; Robinson et al., 2019), explaining this result.

Relying on data from two contrasted ibex populations, one just after relocation, the other established for decades, our study highlights some of the mechanisms by which temporal variation in familiarity emerges, and allows a better understanding of the acquisition of familiarity in individuals with variable characteristics. A better knowledge of those mechanisms provides crucial information for research, management and conservation purposes, e.g. to improve organization of the translocation programs in space and time, and better assess the success of reintroduction operations depending on objectives (Berger-Tal & Saltz, 2014). As an example, the release of numerous females in a unique suitable area (or in a limited

number of release sites/events as close as possible in space and time from each other) during spring months may result in the fast emergence of fidelity within translocated individuals and a successful establishment of relocated individuals in the release area. Further investigating the numerous environmental and individual determinants of fidelity is also important to better assess the challenge posed by ongoing environmental changes on wildlife species (Morrison et al., 2021; Riotte-Lambert & Matthiopoulos, 2020; Sih et al., 2011). Indeed, these changes can result in decreasing benefits from fidelity with changing conditions faced by animals in areas they are faithful (Merkle et al., 2015). The extent to which fidelity is related to past success/failure in reaching suitable habitats, and is either plastic or will represent a behavioural constraint in a rapidly changing environment, is therefore of major importance for evaluating their abilities to respond to such changes.

Authors' contributions: A.G, N.M. conceived the ideas and designed methodology; A.G., Y.C. collected the data; A.G., N.M, A.B. analysed the data; A.G., P.M, N.M., led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Acknowledgements: We would like to thank the Pyrenees National Park, the Ariege Regional Park and the Ecrins National Park that supported the research and all the fieldworkers who helped to collect data, especially M. Bouche, J. Estèbe, J. Canet, & J.P. Crampe. We are also grateful to V. Thierion (dynafor) for advising on land cover remote-sensing data .

REFERENCES

Alados, C. L. (1985). Group size and composition of the Spanish ibex (*Capra pyrenaica* Schinz). In *The biology and management of mountain ungulates* (pp. 134–147). Croom-Helm.

Apollonio, M., Brivio, F., Rossi, I., Bassano, B., & Grignolio, S. (2013). Consequences of snowy winters on male mating strategies and reproduction in a mountain ungulate. *Behavioural Processes*, *98*(0), 44–50. http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2013.05.001

Beniston, M. (1997). Variations of snow depth and duration in the Swiss Alps over the last 50 years: Links to changes in large-scale climatic forcings. *Climatic Change*, *36*(3–4), 281–300. https://doi.org/10.1023/a:1005310214361

Berger-Tal, O., & Saltz, D. (2014). Using the movement patterns of reintroduced animals to improve reintroduction success. *Current Zoology*, *60*(4), 515–526. http://cz.oxfordjournals.org/content/60/4/515.abstract

Bhattacharyya, A. (1943). On a measure of divergence between two statistical populations defined by their probability distributions. *Bulletin Calcutta Mathematical Society*, *35*, 99–109. https://ci.nii.ac.jp/naid/10030997340/

Bjørneraas, K., Van Moorter, B., Rolandsen, C. M., & Herfindal, I. (2010). Screening global positioning system location data for errors using animal movement characteristics. *Journal of Wildlife Management*, *74*(6), 1361–1366. https://doi.org/10.1111/j.1937-2817.2010.tb01258.x

Borg, N. J., Mitchell, M. S., Lukacs, P. M., Mack, C. M., Waits, L. P., & Krausman, P. R. (2017). Behavioral connectivity among bighorn sheep suggests potential for disease spread. *The Journal of Wildlife Management*, *81*(1), 38–45. https://doi.org/10.1002/jwmg.21169

Bourgoin, G., Marchand, P., Hewison, A. J. M., Ruckstuhl, K. E., & Garel, M. (2018). Social behaviour as a predominant driver of sexual, age-dependent and reproductive segregation in Mediterranean mouflon. *Animal Behaviour*, *136*, 87–100. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.027

Brambilla, A., Von Hardenberg, A., Nelli, L., & Bassano, B. (2020). Distribution, status, and recent population dynamics of Alpine ibex *Capra ibex* in Europe. *Mammal Review*, *50*(3), 267–277. https://doi.org/<http://eprints.gla.ac.uk/view/journal_volume/Mammal_Review.html>, (doi: 10.1111/mam.12194 <http://dx.doi.org/10.1111/mam.12194>) (Early Online Publication)

Brivio, F., Grignolio, S., Sica, N., Cerise, S., & Bassano, B. (2015). Assessing the impact of capture on wild animals: The case study of chemical immobilisation on Alpine ibex. *PLOS ONE*, *10*(6), e0130957. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130957

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference—Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, *33*(2), 261–304. https://doi.org/10.1177/0049124104268644

Calenge, C. (2006). The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, *197*(3), 516–519. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017

Couturier, M. A. J. (1962). *Le bouquetin des Alpes*. Imp. Allier.

Fagan, W. F., Lewis, M. A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U. E., Tang, W., Papastamatiou, Y. P., Forester, J., & Mueller, T. (2013). Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters*, *16*(10), 1316–1329. https://doi.org/10.1111/ele.12165

Fieberg, J., & Kochanny, C. O. (2005). Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. *Journal of Wildlife Management*, *69*(4), 1346–1359. https://doi.org/10.2193/0022-541X(2005)69[1346:QHOTIO]2.0.CO;2

Forester, J. D., Ives, A. R., Turner, M. G., Anderson, D. P., Fortin, D., Beyer, H. L., Smith, D. W., & Boyce, M. S. (2007). State-space models link elk movement patterns to landscape characteristics in Yellowstone National Park. *Ecological Monographs*, *77*. https://doi.org/10.1890/06-0534

Froy, H., Börger, L., Regan, C. E., Morris, A., Morris, S., Pilkington, J. G., Crawley, M. J., Clutton-Brock, T. H., Pemberton, J. M., & Nussey, D. H. (2018). Declining home range area predicts reduced late-life survival in two wild ungulate populations. *Ecology Letters*, *21*(7), 1001–1009. https://doi.org/10.1111/ele.12965

Garnier, A., Besnard, A., Crampe, J.-P., Estèbe, J., Aulagnier, S., & Gonzalez, G. (2021). Intrinsic factors, release conditions and presence of conspecifics affect post-release dispersal after translocation of Iberian ibex. *Animal Conservation*. https://doi.org/10.1111/acv.12669

Geist, V. (1966). Evolution of horn-like organs. *Behaviour*, *27*, 175–214.

Grignolio, S., Parrini, F., Bassano, B., Luccarini, S., & Apollonio, M. (2003). Habitat selection in adult males of Alpine ibex, *Capra ibex ibex*. *Folia Zoologica*, *52*(2), 113–120. http://eprints.uniss.it/453/

Grignolio, S., Rossi, I., Bassano, B., Parrini, F., & Apollonio, M. (2004). Seasonal variations of spatial behaviour in female Alpine ibex (Capra ibex ibex) in relation to climatic conditions and age. *Ethology Ecology & Evolution*, *16*(3), 255–264. https://doi.org/10.1080/08927014.2004.9522636

Immelmann, K. (1975). Ecological significance of imprinting and early learning. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *6*(1), 15–37. https://doi.org/10.1146/annurev.es.06.110175.000311

Inglada, J., Vincent, A., Arias, M., Tardy, B., Morin, D., & Rodes, I. (2017). Operational high resolution land cover map production at the country scale using satellite image time series. *Remote Sensing*, *9*(1), 95. https://doi.org/10.3390/rs9010095

Lafontaine, A., Drapeau, P., Fortin, D., & St-Laurent, M.-H. (2017). Many places called home: the adaptive value of seasonal adjustments in range fidelity. *Journal of Animal Ecology*, *86*(3), 624–633. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12645

Larue, B., Côté, S. D., St-Laurent, M.-H., Dussault, C., & Leblond, M. (2018). Natal habitat preference induction in large mammals—Like mother, like child? *Ecology and Evolution*, *8*(24), 12629–12640. https://doi.org/10.1002/ece3.4685

Loison, A., Jullien, J.-M., & Menaut, P. (1999). Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *Journal of Mammalogy*, *80*(2), 620–632. https://doi.org/10.2307/1383306

Malagnino, A., Marchand, P., Garel, M., Cargnelutti, B., Itty, C., Chaval, Y., Hewison, A. J. M., Loison, A., & Morellet, N. (2021). Do reproductive constraints or experience drive age-dependent space

use in two large herbivores? *Animal Behaviour*, *172*, 121–133. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.12.004

Manceau, V., Després, L., Bouvet, J., & Taberlet, P. (1999). Systematics of the genus *capra* inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *13*(3), 504–510. http://dx.doi.org/10.1006/mpev.1999.0688

Manly, B. F., & Navarro Alberto. (2016). *Multivariate statistical methods: a primer. Fourth edition* (Chapman&Hall/ CRC).

Marchand, P., Freycon, P., Herbaux, J.-P., Game, Y., Toïgo, C., Gilot-Fromont, E., Rossi, S., & Hars, J. (2017). Sociospatial structure explains marked variation in brucellosis seroprevalence in an Alpine ibex population. *Scientific Reports*, *7*(1), 15592. https://doi.org/10.1038/s41598-017-15803-w

Marchand, P., Garel, M., Bourgoin, G., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2015). Coupling scale-specific habitat selection and activity reveals sex-specific food/cover trade-offs in a large herbivore. *Animal Behaviour*, *102*, 169–187. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.01.011

Martins, A. G., Netto, N. T., Aulagnier, S., Borges, A., Dubois, M., Vicente, L., Gerard, J.-F., & Maublanc, M.-L. (2002). Population subdivision among mouflon sheep (Ovis gmelini) ewes and ranging behaviour of rams during the rut. *Journal of Zoology*, *258*(1), 27–37. https://doi.org/10.1017/S0952836902001176

Mautz, W. W. (1978). Sledding on a bushy hillside: the fat cycle in deer. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, *6*(2), 88–90. https://www.jstor.org/stable/3781295

Merkle, J. A., Cherry, S. G., & Fortin, D. (2015). Bison distribution under conflicting foraging strategies: site fidelity vs. energy maximization. *Ecology*, *96*(7), 1793–1801. https://doi.org/10.1890/14-0805.1

Merkle, J. A., Fortin, D., & Morales, J. M. (2014). A memory-based foraging tactic reveals an adaptive mechanism for restricted space use. *Ecology Letters*, *17*(8), 924–931. https://doi.org/10.1111/ele.12294

Morellet, N., Verheyden, H., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Lourtet, B., & Hewison, M. A. J. (2009). The effect of capture on ranging behaviour and activity of the European roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*, *15*(3), 278–287. https://doi.org/10.2981/08-084

Morrison, T. A., Merkle, J. A., Hopcraft, J. G. C., Aikens, E. O., Beck, J. L., Boone, R. B., Courtemanch, A. B., Dwinnell, S. P., Fairbanks, W. S., Griffith, B., Middleton, A. D., Monteith, K. L., Oates, B., Riotte-Lambert, L., Sawyer, H., Smith, K. T., Stabach, J. A., Taylor, K. L., & Kauffman, M. J. (2021). Drivers of site fidelity in ungulates. *Journal of Animal Ecology*, *n/a*(n/a). https://doi.org/10.1111/1365-2656.13425

Mueller, T., & Fagan, W. F. (2008). Search and navigation in dynamic environments – from individual behaviors to population distributions. *Oikos*, *117*(5), 654–664. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16291.x

Ossi, F., Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., & Cagnacci, F. (2015). Snow sinking depth and forest canopy drive winter resource selection more than supplemental feeding in an alpine population of roe

deer. *European Journal of Wildlife Research*, *61*(1), 111–124. https://doi.org/10.1007/s10344-014-0879-z

Parker, K. L., & Robbins, C. T. (1985). Thermoregulation in ungulates. In *Bioenergetics of wild herbivores* (CRC Press Incorporated, pp. 161–182). Hudson R.J, White R.G.

Parrini, F., Grignolio, S., Luccarini, S., Bassano, B., & Apollonio, M. (2003). Spatial behaviour of adult male Alpine ibex *Capra ibex ibex* in the Gran Paradiso National Park, Italy. *Acta Theriologica*, *48*(3), 411–423. https://doi.org/10.1007/bf03194179

Pärt, T., & Doligez, B. (2003). Gathering public information for habitat selection: prospecting birds cue on parental activity. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences*, *270*(1526), 1809–1813. https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2419

Patrick, S. C., & Weimerskirch, H. (2017). Reproductive success is driven by local site fidelity despite stronger specialisation by individuals for large-scale habitat preference. *Journal of Animal Ecology*, *86*(3), 674–682. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12636

Pettorelli, N., Vik, J. O., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Tucker, C. J., & Stenseth, N. C. (2005). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution*, *20*(9), 503–510. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.011

Piper, W. H. (2011). Making habitat selection more "familiar": a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*(7), 1329–1351. https://doi.org/10.1007/s00265-011-1195-1

Poirier, M.-A., & Festa-Bianchet, M. (2018). Social integration and acclimation of translocated bighorn sheep (*Ovis canadensis*). *Biological Conservation*, *218*, 1–9. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.11.031

R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Available at http://www.R-project.org/. https://www.R-project.org/

Richard, J. H., Wilmshurst, J., & Côté, S. D. (2014). The effect of snow on space use of an Alpine ungulate: recently fallen snow tells more than cumulative snow depth. *Canadian Journal of Zoology*, *92*(12), 1067–1074. https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0118

Riotte-Lambert, L., & Matthiopoulos, J. (2020). Environmental predictability as a cause and consequence of animal movement. *Trends in Ecology & Evolution*, *35*(2), 163–174. https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.09.009

Robinson, R. W., Whiting, J. C., Shannon, J. M., Olson, D. D., Flinders, J. T., Smith, T. S., & Bowyer, R. T. (2019). Habitat use and social mixing between groups of resident and augmented bighorn sheep. *Scientific Reports*, *9*(1), 1–12. https://doi.org/10.1038/s41598-019-51370-y

Ruckstuhl, K. E., & Neuhaus, P. (2002). Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews*, *77*(1), 77–96. https://doi.org/10.1017/S1464793101005814

Scillitani, L., Sturaro, E., Monaco, A., Rossi, L., & Ramanzin, M. (2012). Factors affecting home range size of male alpine ibex (Capra ibex ibex) in the Marmolada massif. *Hystrix*, *23*(2), 2. https://doi.org/10.4404/hystrix-23.2-4622

Shimada, T., Limpus, C. J., Hamann, M., Bell, I., Esteban, N., Groom, R., & Hays, G. C. (2020). Fidelity to foraging sites after long migrations. *Journal of Animal Ecology*, *89*(4), 1008–1016. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13157

Sih, A., Ferrari, M. C. O., & Harris, D. J. (2011). Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, *4*(2), 367–387. https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00166.x

Spencer, W. D. (2012). Home ranges and the value of spatial information. *Journal of Mammalogy*, *93*(4), 929–947. https://doi.org/10.1644/12-MAMM-S-061.1

Stamps, J. (1995). Motor learning and the value of familiar space. *The American Naturalist*, *146*(1), 41–58. https://doi.org/10.1086/285786

Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.

Swingland, I. R., & Greenwood, P. J. (1983). *Ecology of animal movement*. Clarendon Press (Oxford).

Switzer, P. V. (1993). Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology*, *7*(6), 533–555. https://doi.org/10.1007/BF01237820

Thurfjell, H., Ciuti, S., & Boyce, M. S. (2017). Learning from the mistakes of others: how female elk (Cervus elaphus) adjust behaviour with age to avoid hunters. *PLOS ONE*, *12*(6), e0178082. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178082

Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Gauthier, D., Girard, I., Martinot, J. P., & Michallet, J. (2002). Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Ecoscience*, *9*(4), 427–433. https://doi.org/10.1080/11956860.2002.11682730

van Beest, F. M., Vander Wal, E., Stronen, A. V., & Brook, R. K. (2013). Factors driving variation in movement rate and seasonality of sympatric ungulates. *Journal of Mammalogy*, *94*(3), 691–701. https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-080.1

van Beest, F., Vander Wal, E., Stronen, A. V., Paquet, P. C., & Brook, R. K. (2013). Temporal variation in site fidelity: scale-dependent effects of forage abundance and predation risk in a non-migratory large herbivore. *Oecologia*, *173*(2), 409–420.

van Moorter, B., Gaillard, J.-M., McLoughlin, P. D., Delorme, D., Klein, F., & Boyce, M. S. (2009). Maternal and individual effects in selection of bed sites and their consequences for fawn survival at different spatial scales. *Oecologia*, *159*(3), 669–678. https://doi.org/10.1007/s00442-008-1245-1

van Moorter, B., Rolandsen, C. M., Basille, M., & Gaillard, J.-M. (2016). Movement is the glue connecting home ranges and habitat selection. *Journal of Animal Ecology*, *85*(1), 21–31. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12394

van Moorter, B., Visscher, D., Benhamou, S., Börger, L., Boyce, M. S., & Gaillard, J.-M. (2009). Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range emergence. *Oikos*, *118*(5), 641–652. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17003.x

Viana, D. S., Granados, J. E., Fandos, P., Pérez, J. M., Cano-Manuel, F. J., Burón, D., Fandos, G., Aguado, M. Á. P., Figuerola, J., & Soriguer, R. C. (2018). Linking seasonal home range size with habitat selection and movement in a mountain ungulate. *Movement Ecology*, *6*, 1–11. https://doi.org/10.1186/s40462-017-0119-8

Viejou, R., Avgar, T., Brown, G. S., Patterson, B. R., Reid, D. E. B., Rodgers, A. R., Shuter, J., Thompson, I. D., & Fryxell, J. M. (2018). Woodland caribou habitat selection patterns in relation

to predation risk and forage abundance depend on reproductive state. *Ecology and Evolution*, *8*(11), 5863–5872. https://doi.org/10.1002/ece3.4124

Villaret, J. C., & Bon, R. (1995). Social and spatial segregation in Alpine ibex (Capra ibex) in Bargy, French Alps. *Ethology*, *101*(4), 291–300. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1995.tb00366.x

Visscher, D. R., Merrill, E. H., Fortin, D., & Frair, J. L. (2006). Estimating woody browse availability for ungulates at increasing snow depths. *Forest Ecology and Management*, *222*(1), 348–354. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.035

Wakefield, E. D., Cleasby, I. R., Bearhop, S., Bodey, T. W., Davies, R. D., Miller, P. I., Newton, J., Votier, S. C., & Hamer, K. C. (2015). Long-term individual foraging site fidelity—Why some gannets don't change their spots. *Ecology*, *96*(11), 3058–3074. https://doi.org/10.1890/14-1300.1

White, G. C., & Garrott, R. A. (1990). *Analysis of wildlife radio-tracking data* (Academic Press, London, UK).

Willisch, C. S., & Neuhaus, P. (2009). Alternative mating tactics and their impact on survival in adult male Alpine Ibex (Capra ibe ibex). *Journal of Mammalogy*, *90*(6), 1421–1430. https://doi.org/10.1644/08-mamm-a-316r1.1

Willisch, C. S., & Neuhaus, P. (2010). Social dominance and conflict reduction in rutting male Alpine ibex, Capra ibex. *Behavioral Ecology*, *21*(2), 372–380. http://beheco.oxfordjournals.org/content/21/2/372.abstract

Wolf, M., Frair, J., Merrill, E., & Turchin, P. (2009). The attraction of the known: the importance of spatial familiarity in habitat selection in wapiti Cervus elaphus. *Ecography*, *32*(3), 401–410. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05626.x

Wood, S. N. (2006). *Generalized additive models: an introduction with R*. CRC Press. https://www.taylorfrancis.com/books/9781420010404

TABLES

Table 1: Number of ibex monitored by GPS collars to investigate spatial and habitat fidelity: sample sizes per type of population (Translocated Iberian ibex in the Pyrenees, Established population of Alpine ibex), sex and age class (1-5 year-old, >=6 year-old). Numbers of individuals (in bold) is followed by duration of GPS monitoring in days (mean±sd) [min-max].

Type of Population	Sexe	Age class	
		1-5	>=6+
Translocated	Female	**33** (566±100) [397-856]	**27** (599±198) [403-1385]
	Male	**19** (728±251)[496-1224]	**8** (751±258) [425-1197]
Established	Female	**22** (633±177)[386-1019]	**9** (654±266) [393-1239]
	Male	**25** (720±348)[397-1847]	**4** (532±39) [492-578]

FIGURES

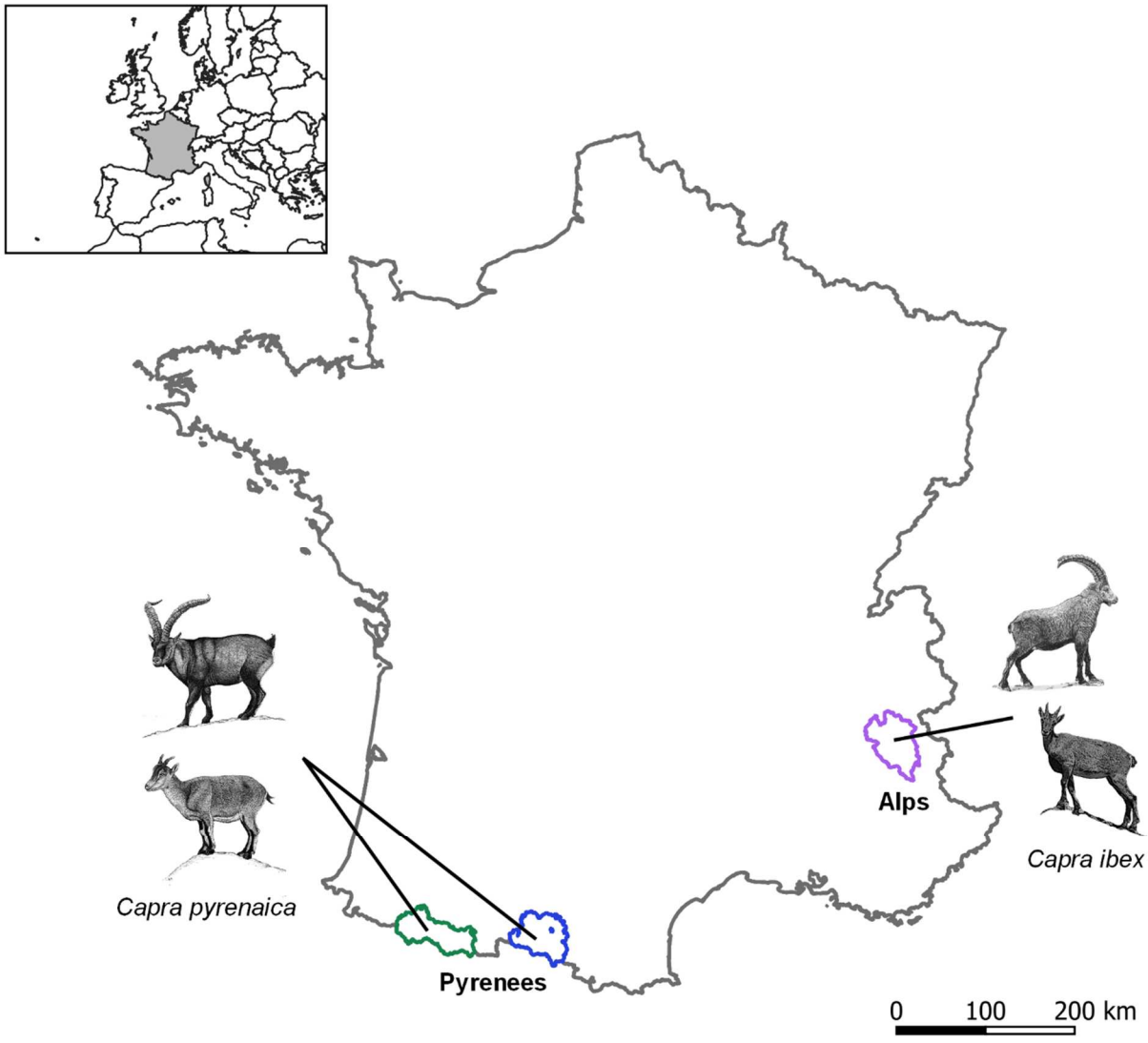


Figure 1: Situation of the studied translocated Iberian ibex population in the French Pyrenees (Pyrenees National Park West, Ariege Regional Park Est) and ancient Alpine ibex population in the French Alps (Ecrins National Park).

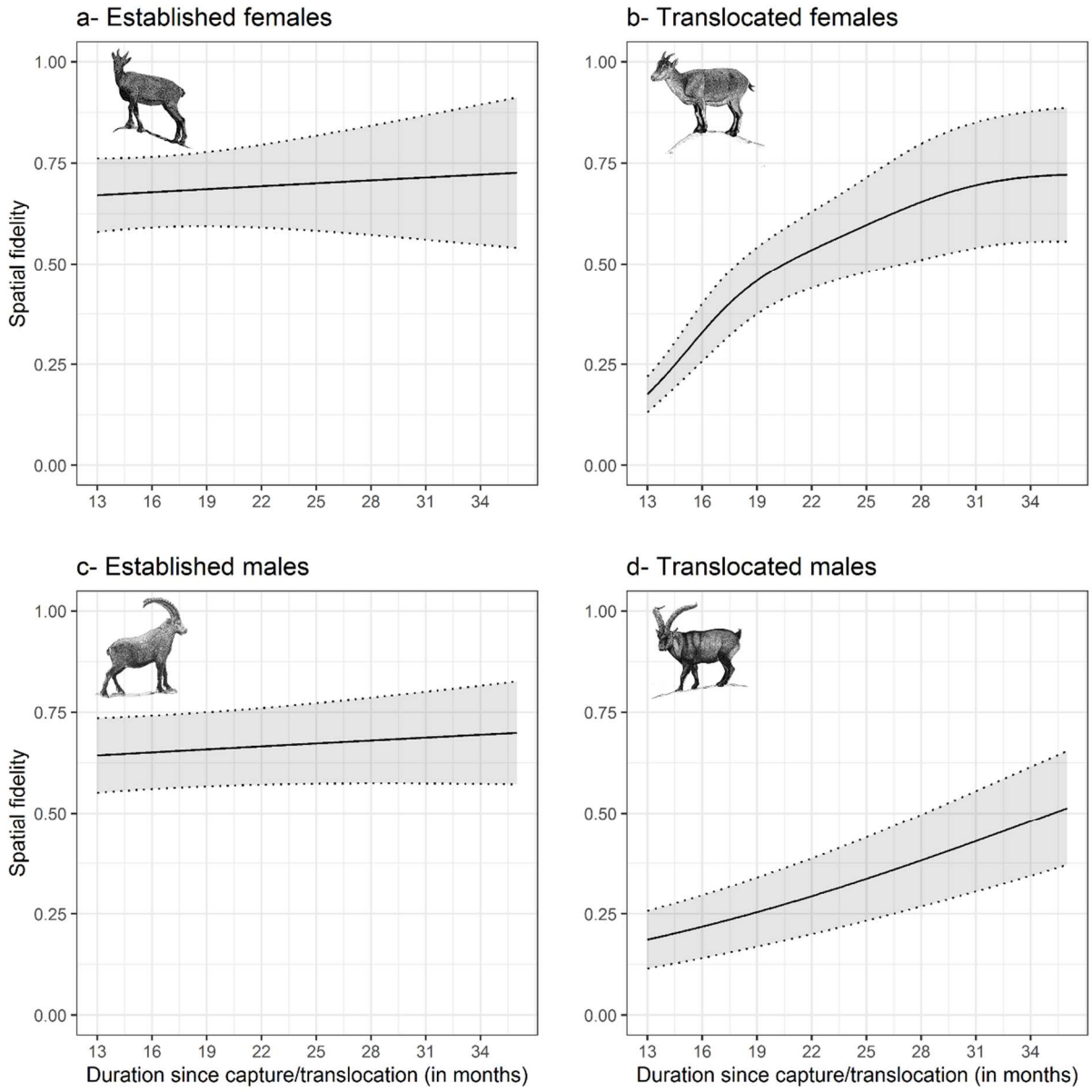


Figure 2: Variation in spatial fidelity (between monthly space use over year n and year n-1) in ibex from the 13th month after their capture or translocation in ibex, for each sex and population. Lines and dotted lines represent predictions and associated 95% confidence interval, respectively, from the selected model (Appendix E).

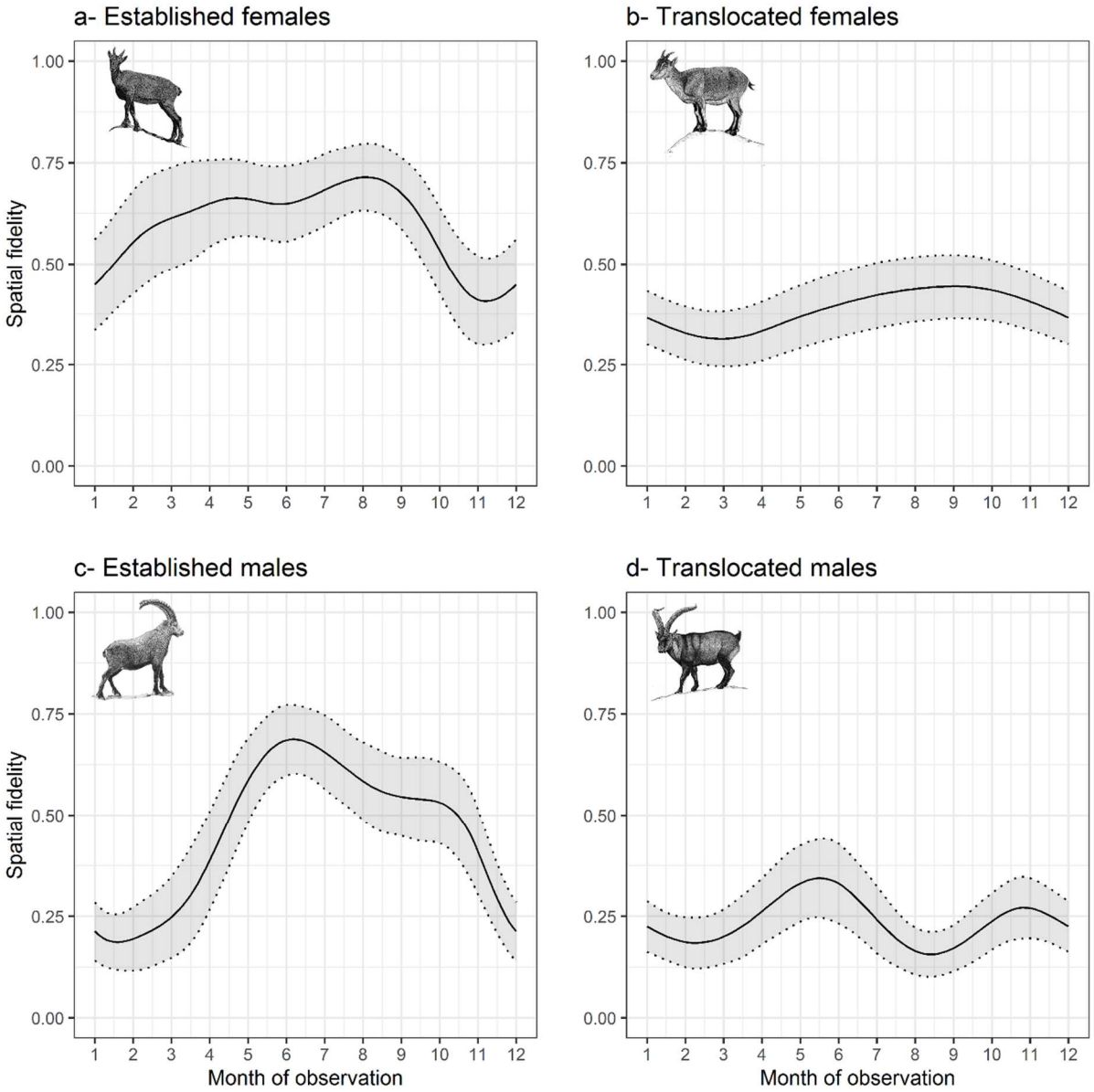
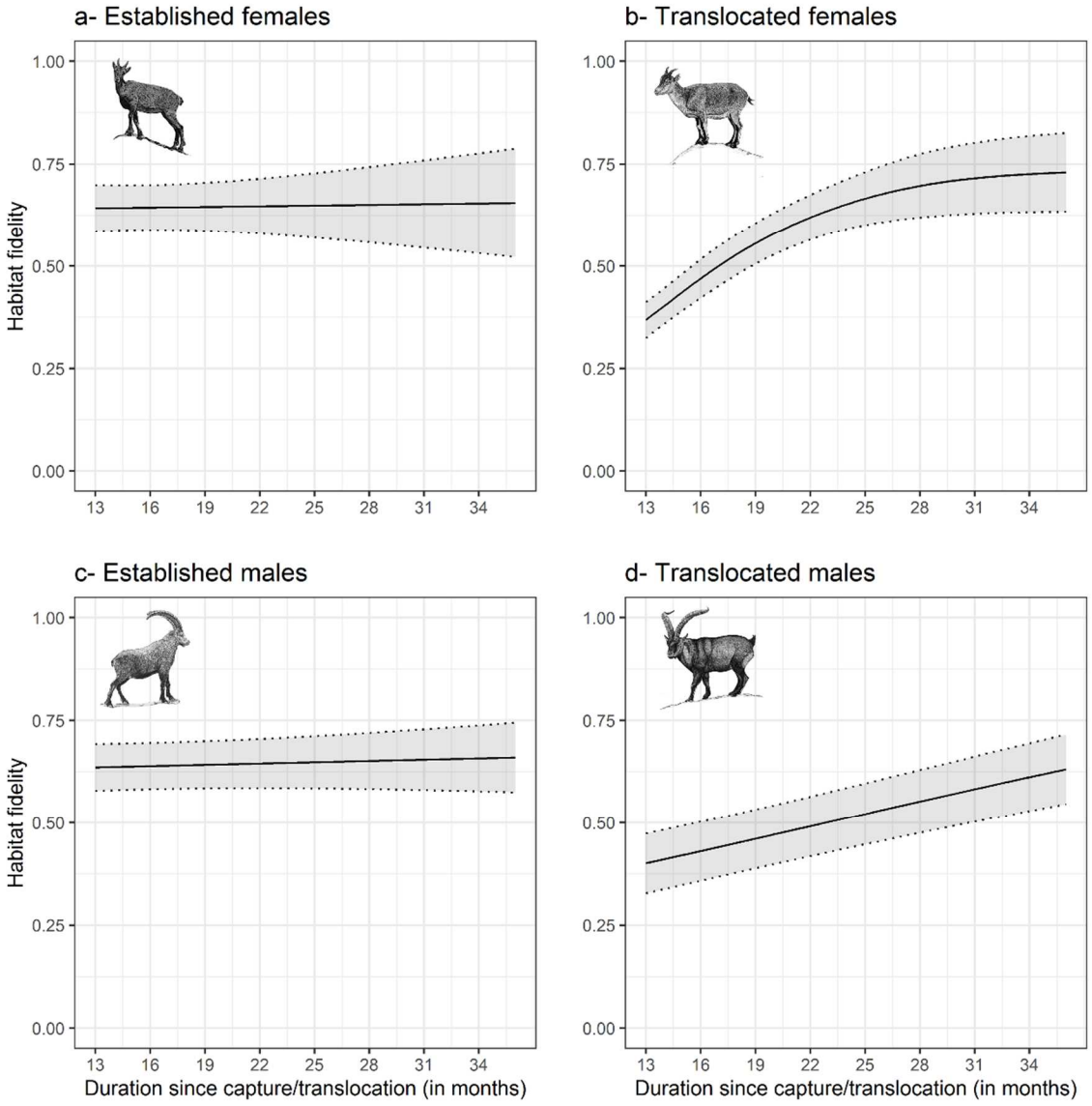


Figure 3: Monthly variation in spatial fidelity (between monthly space use over year n and year n-1) in ibex for each sex and population. Lines and dotted lines represent predictions and associated 95% confidence interval, respectively, from the selected model (Appendix E).

4-1


a- Established females
b- Translocated females
c- Established males
d- Translocated males
Habitat fidelity
1.00
0.75
0.50
0.25
0.00
13
16
19
22
25
28
31
34
Duration since capture/translocation (in months)

4-2

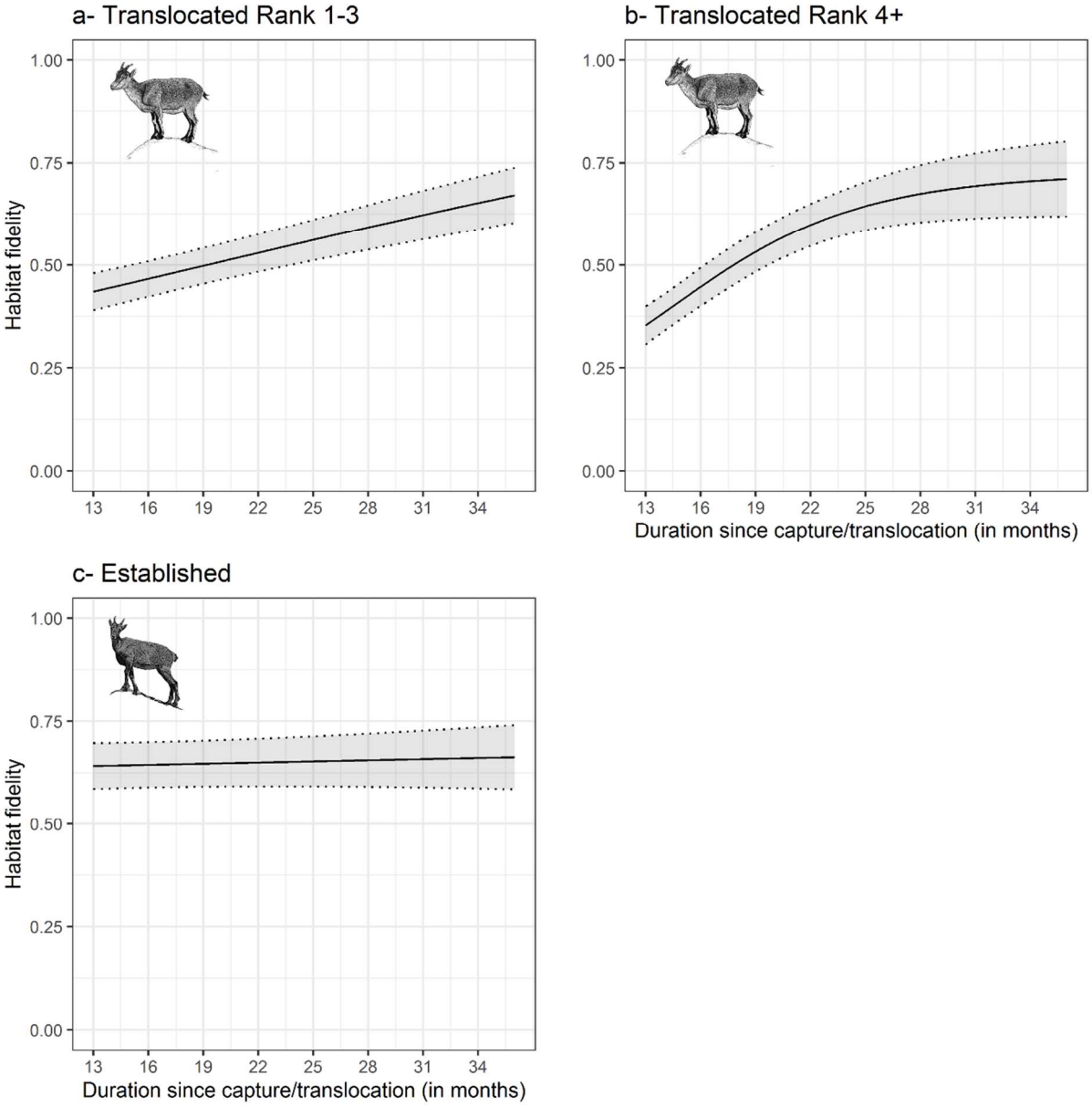


Figure 4: Variation in habitat fidelity (between monthly space use over year n and year n-1) in ibex from the 13th month after their capture or translocation, for each sex and population (4-1) or for each population (here for females) and release rank (4-2). Lines and dotted lines represent predictions and associated 95% confidence interval, respectively, from the selected models (Appendix F)

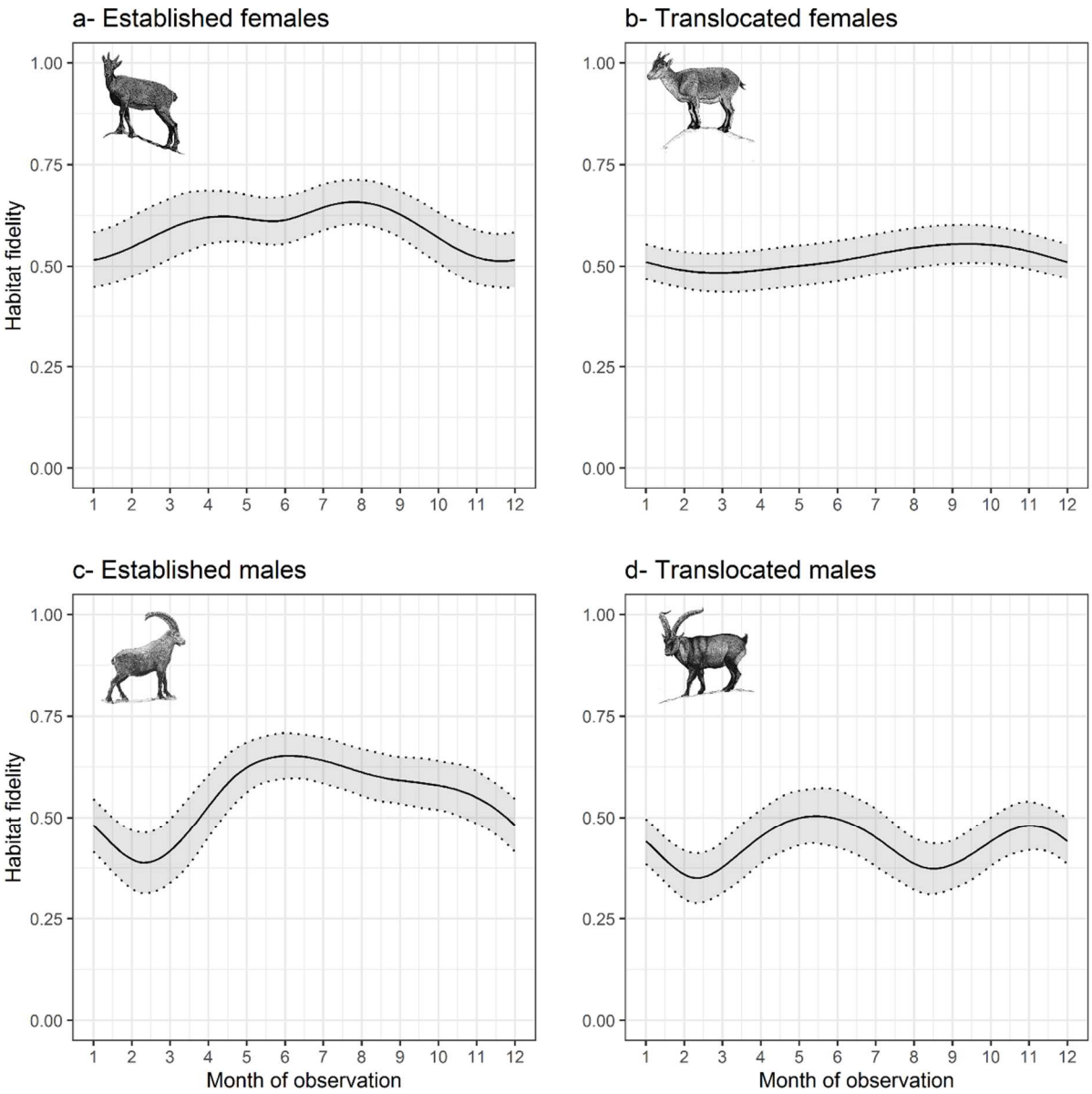


Figure 5: Monthly variation in habitat fidelity (between monthly space use over year n and year n-1) in ibex, for each sex and population. Lines and dotted lines represent predictions and associated 95% confidence interval, respectively, from the selected model (Appendix F).

Encadré 6. Taille des domaines vitaux de bouquetins ibériques réintroduits dans les Pyrénées et des bouquetins des Alpes issus de populations établies

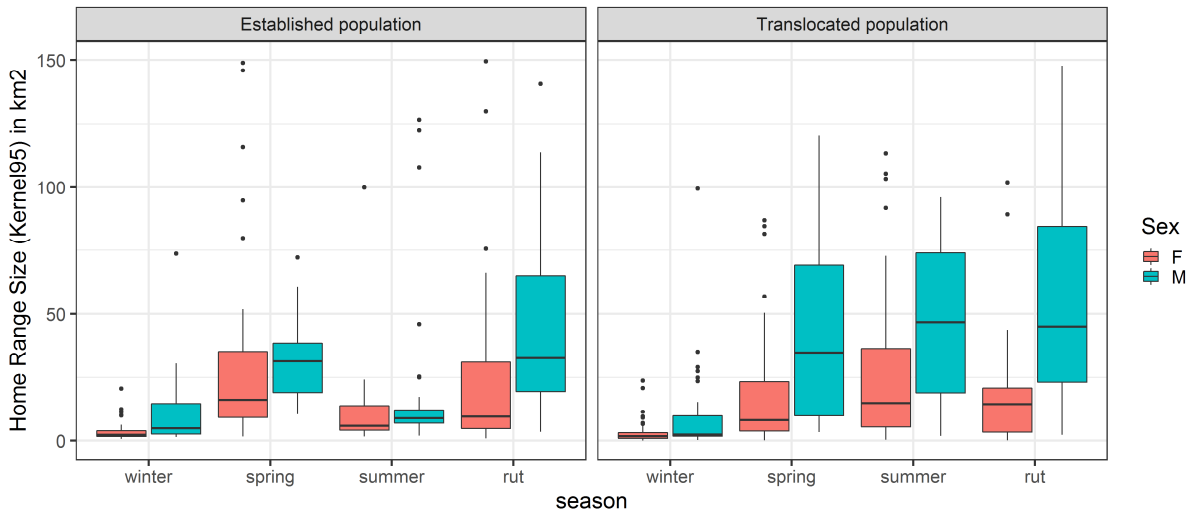


Figure 1* : Taille des domaines vitaux saisonniers (en km^2) calculés par la méthode du Kernel 95% (Worton, 1989).winter (hiver)=1er janvier-31 mars ; spring (printemps)=1er avril-30 juin ; summer (été)=1er juillet-15 octobre ; rut=16 octobre-31 décembre) pour les individus suivis par GPS plus d'une année. Established population= populations anciennes du Parc national des Ecrins. Translocated= populations réintroduites dans le Parc national des Pyrénées et le Parc naturel des Pyrénées Ariégeoises.

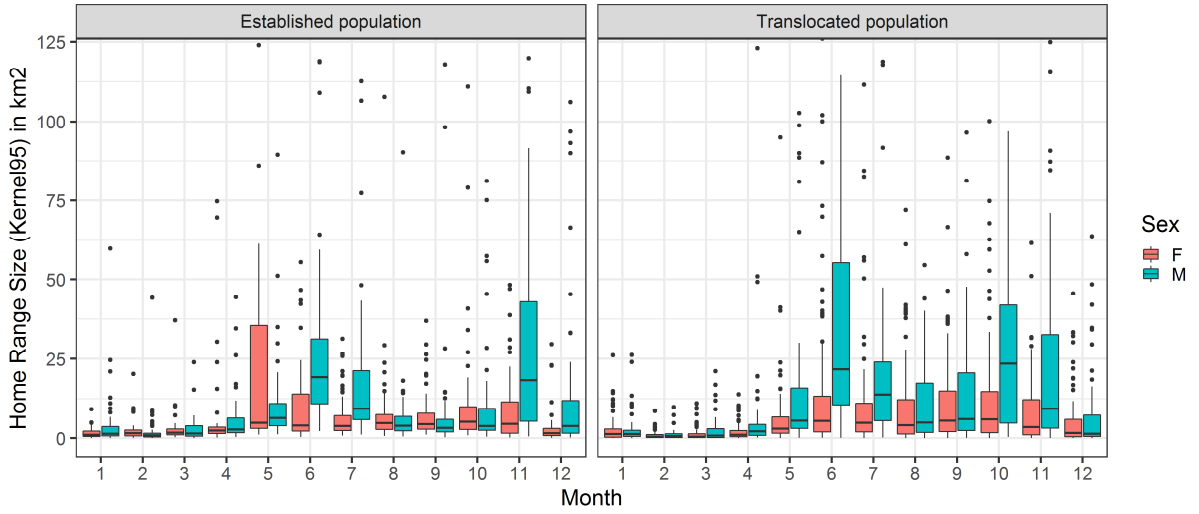


Figure 2* : Taille des domaines vitaux mensuels (en km^2) calculés par la méthode du Kernel 95% (Worton, 1989) pour les individus suivis par GPS plus d'une année. Established population= populations anciennes du Parc national des Ecrins. Translocated= populations réintroduites dans le Parc national des Pyrénées et le Parc naturel des Pyrénées Ariégeoises.

* Les boites à moustaches représentent les quartiles. Les valeurs aberrantes ne sont pas toutes représentées pour plus de lisibilité des représentations graphiques. Les valeurs (ainsi que la taille des domaines mensuels calculés par la méthode des Kernel ponts Brownian) sont données en Annexe 5.

Encadré 7. Illustration du recouvrement entre les domaines vitaux mensuels de la première et de la deuxième année après la réintroduction (pour les bouquetins ibériques réintroduits dans les Pyrénées) ou la capture (pour les bouquetins des Alpes de populations établies).

Individus réintroduits (Translocated) :

BQT_1639 (femelle de 7 ans) et BQT_1621 (mâle de 4 ans), lâchés le 20 avril 2015, population de Cagateille, Parc Naturel Régional des Pyrénées Ariégeoises).

Individus d'une population établie (Established) :

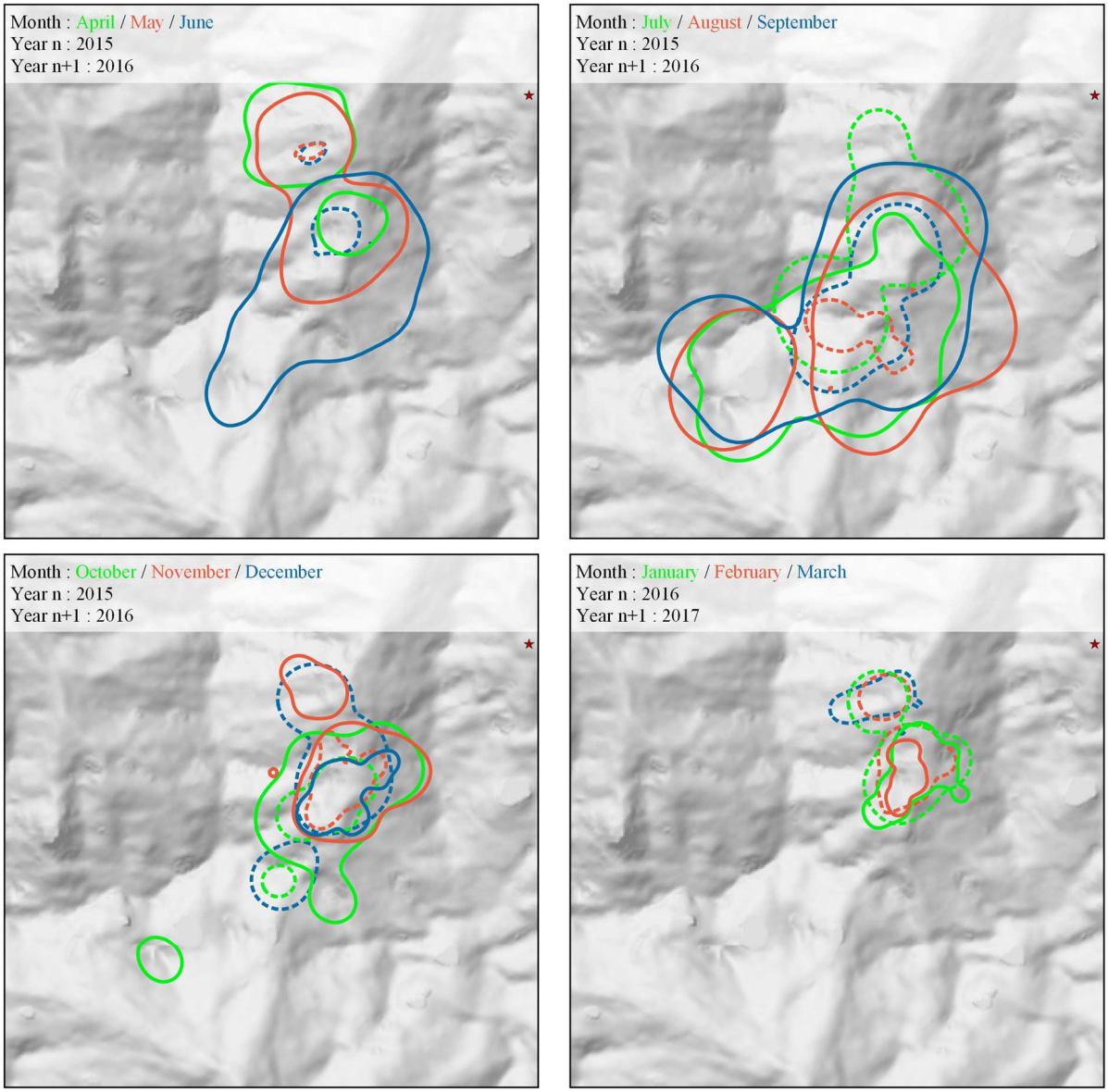
Bambinette (femelle de 5 ans), Syta (femelle de 6 ans), Mael (mâle de 5 ans), population du Champsaur et Tom (mâle de 4 ans), population des Cerces

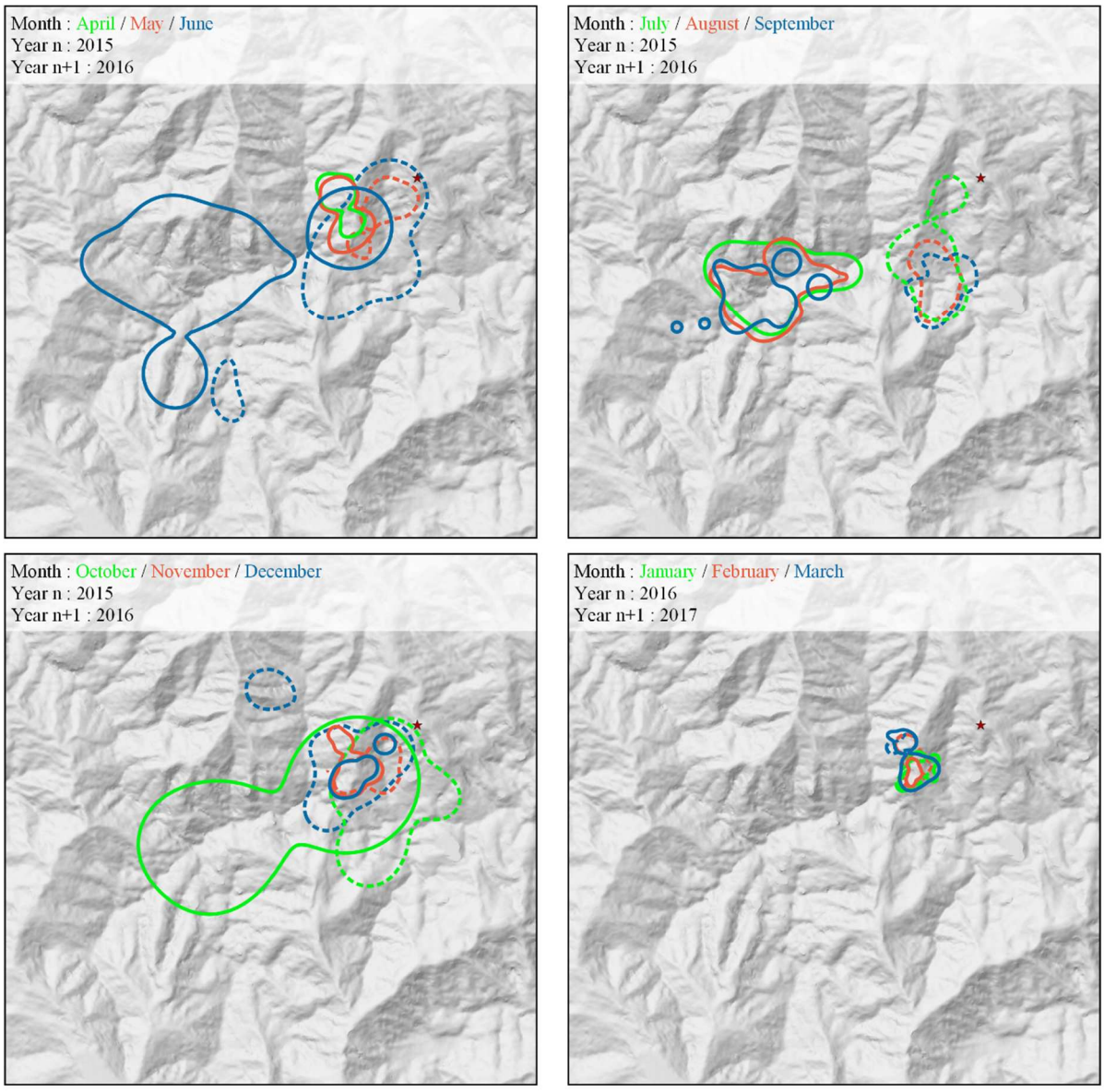
Le recouvrement entre les domaines mensuels des deux années consécutives sont plus élevés pour les individus de la population établie que pour ceux de la population réintroduite.

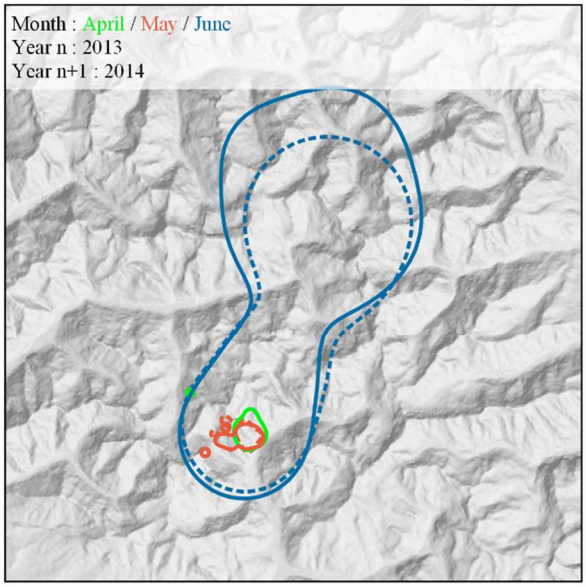
Les individus de la population établie effectuent des déplacements au printemps et à l'automne entre un domaine vital saisonnier estival et un domaine hivernal plus ou moins distincts. La fidélité spatiale est plus importante en été qu'en hiver.

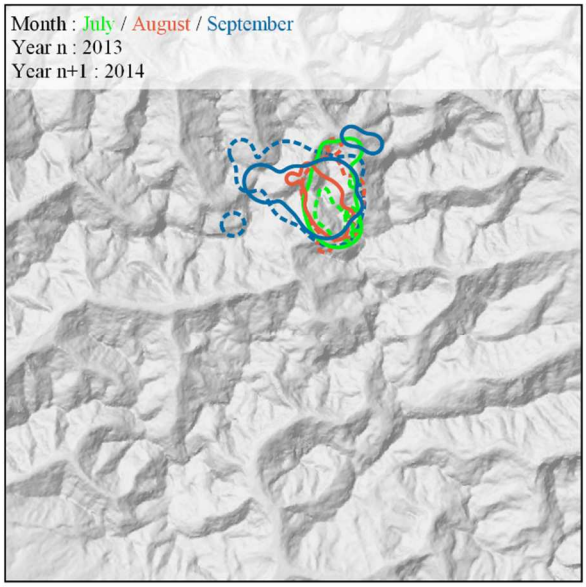
Les domaines vitaux mensuels représentés ont été calculés comme l'isoplèthe à 95% de la densité de probabilité par la méthode du Kernel (White & Garrott, 1990) *en utilisant le paramètre de lissage (h_ref) de la fonction kernelUD du package adehabitatLT (Calenge, 2006) du logiciel R version 3.5.1* (R Core Team, 2018) *à partir des données GPS.*

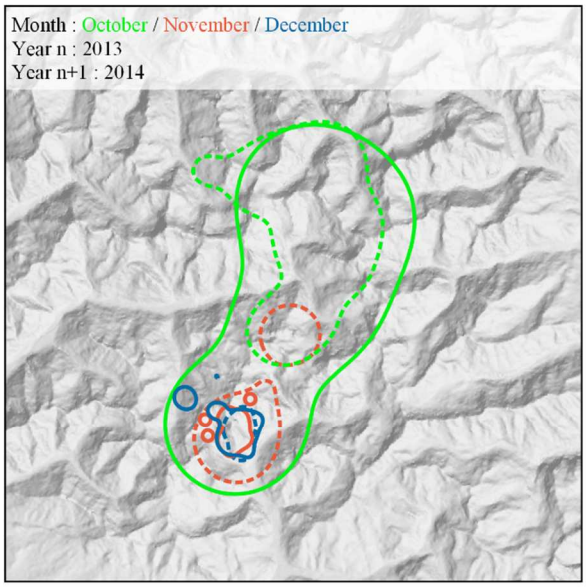
L'étoile rouge représente le site de lâcher.

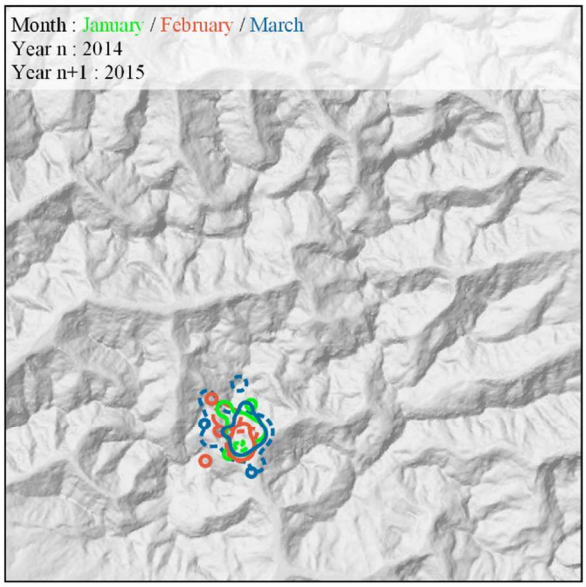

Month : April / May / June
Year n : 2015
Year n+1 : 2016
Month : July / August / September
Year n : 2015
Year n+1 : 2016
Month : October / November / December
Year n : 2015
Year n+1 : 2016
Month : January / February / March
Year n : 2016
Year n+1 : 2017
Id : BQT_1639
Sex : F
Age : 7
Population : PNRPA Cagateille
Type of population : Translocated
Release : 2015-04-20
Year N
Year N+1
Release site
0
2
4 km


Month : April / May / June
Year n : 2015
Year n+1 : 2016
Month : July / August / September
Year n : 2015
Year n+1 : 2016
Month : October / November / December
Year n : 2015
Year n+1 : 2016
Month : January / February / March
Year n : 2016
Year n+1 : 2017
Id : BQT_1621
Sex : M
Age : 4
Population : PNRPA Cagateille
Type of population : Translocated
Release : 2015-04-20
Year N
Year N+1
Release site
0 2 4 km



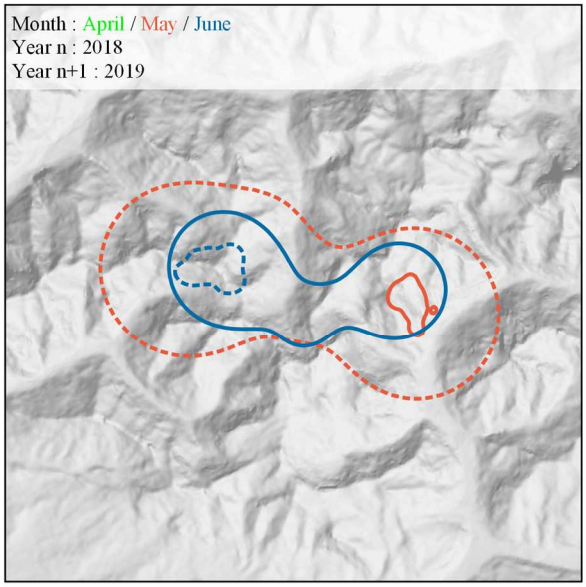


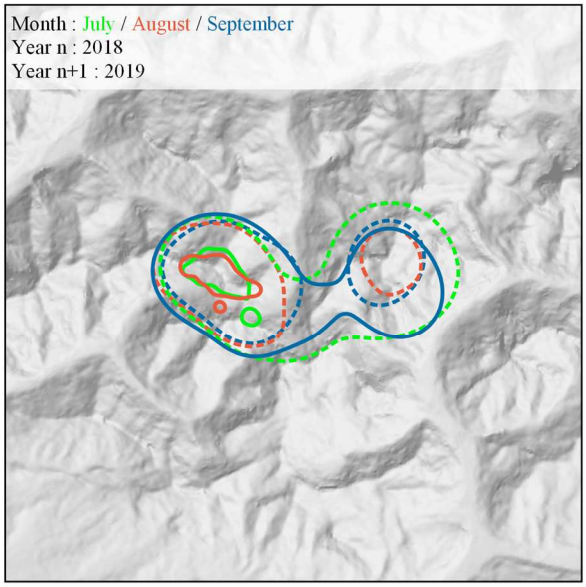


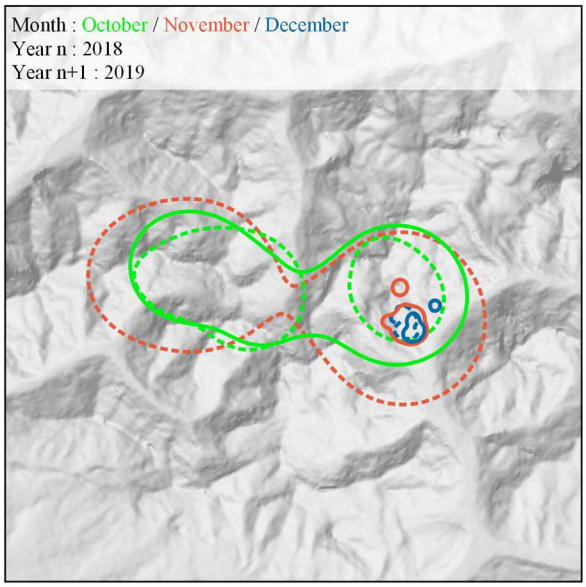


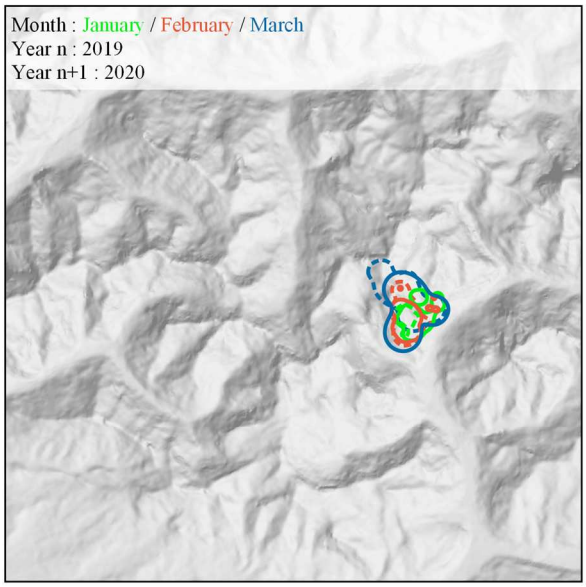
Id : Bambinette
Sex : F
Age : 5
Population : PNE Champsaur
Type of population : Established
Capture : 2013-04-18

Year N
Year N+1
0 2 4 km



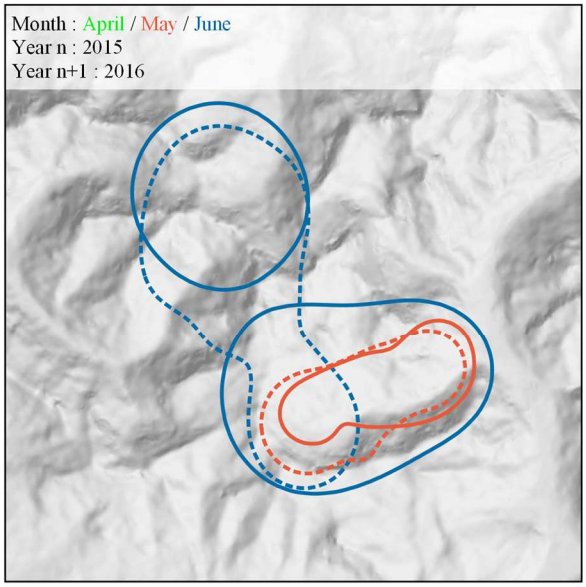


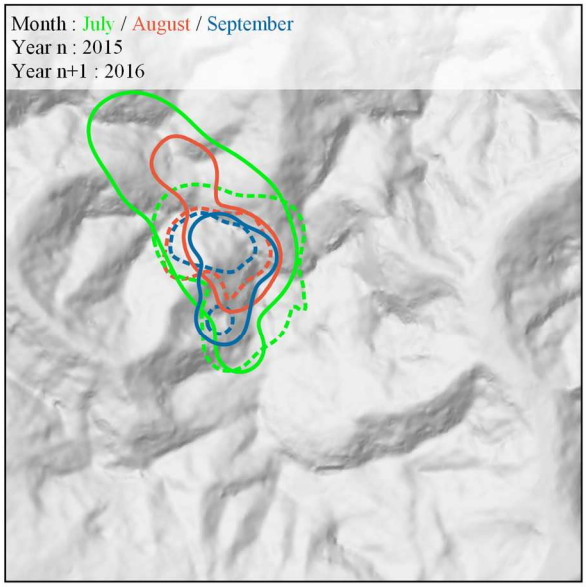


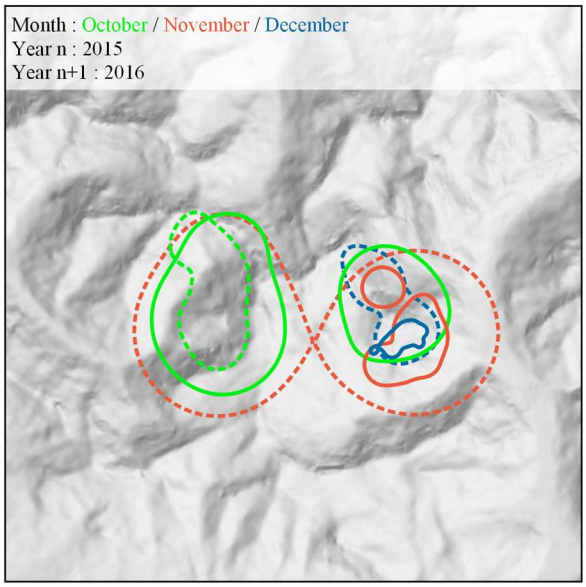


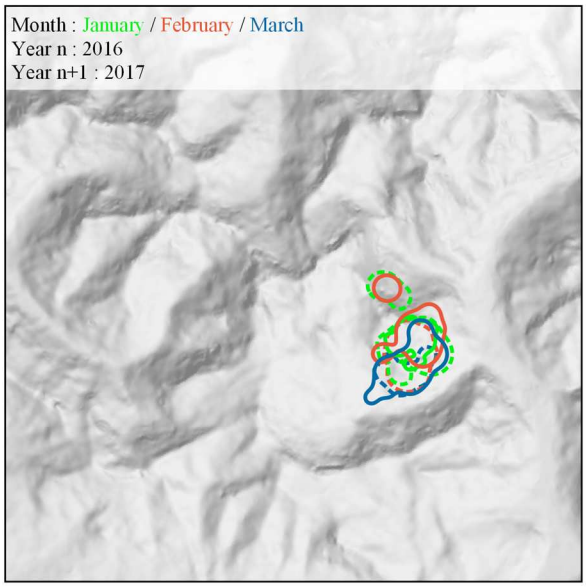
Id : Syta
Sex : F
Age : 6
Population : PNE Champsaur
Type of population : Established
Capture : 2018-05-04

Year N
Year N+1
0 2 4 km



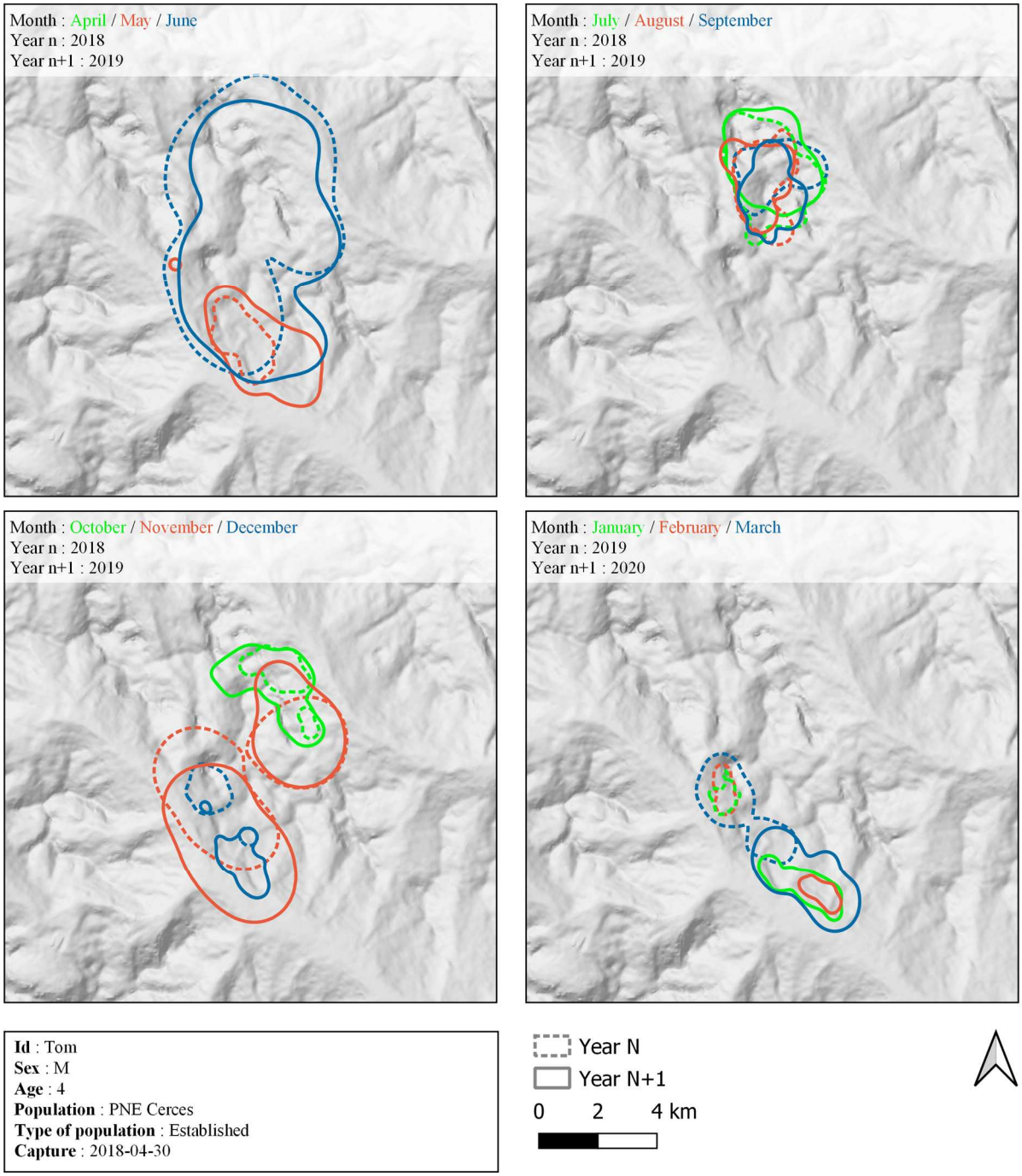






Id : Mael
Sex : M
Age : 5
Population : PNE Champsaur
Type of population : Established
Capture : 2015-04-28

Year N
Year N+1
0 2 4 km


Month : April / May / June
Year n : 2018
Year n+1 : 2019
Month : July / August / September
Year n : 2018
Year n+1 : 2019
Month : October / November / December
Year n : 2018
Year n+1 : 2019
Month : January / February / March
Year n : 2019
Year n+1 : 2020
Id : Tom
Sex : M
Age : 4
Population : PNE Cerces
Type of population : Established
Capture : 2018-04-30
Year N
Year N+1
0 2 4 km



4

Dynamique d’une population établie

4.1. Influence des coûts de la reproduction sur la valeur adaptative

Article III: What shapes fitness costs of reproduction in long- lived iteroparous species? A case study on the Alpine ibex (Alps)

Alexandre Garnier, Jean-Michel Gaillard, Dominique Gauthier, Aurélien Besnard

Article publié dans la revue ***Ecology***

Les annexes correspondantes se situent pages 215 à 219

Ecology, 97(1), 2016, pp. 205–214
© 2016 by the Ecological Society of America

What shapes fitness costs of reproduction in long-lived iteroparous species? A case study on the Alpine ibex

Alexandre Garnier,[1] Jean-Michel Gaillard,[2] Dominique Gauthier,[3] and Aurélien Besnard[4,5]

[1]*Parc National de la Vanoise, 135 rue du Docteur Julliand, Chambéry 73000, France*
[2]*Laboratoire de Biométrie et de Biologie Evolutive, UMR 5558, Université Claude Bernard Lyon 1, 43 bd du 11 novembre 1918, Villeurbanne Cedex 69622, France*
[3]*Laboratoire Vétérinaire et d'Hygiène Alimentaire des Hautes Alpes, 5 rue des Silos, BP 63, Gap Cedex 05002, France*
[4]*CEFE UMR 5175, CNRS–Université de Montpellier–Université Paul-Valéry Montpellier– EPHE, Laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés, 1919 Route de Mende, Montpellier Cedex 5, 34293, France*

Abstract. The fitness costs of reproduction can be masked by individual differences, and may only become apparent during adverse environmental conditions. Individual differences, however, are usually assessed by reproductive success, so how fitness costs are influenced by the interplay between the environmental context and overall individual differences requires further investigation. Here, we evaluated fitness costs of reproduction based on 15 yr of monitoring of individual Alpine ibex (*Capra ibex*) during a period when the population was affected by a severe disease outbreak (pneumonia). We quantified fitness costs using a novel multi-event capture–mark–recapture (CMR) modeling approach that accounted for uncertainty in reproductive status to estimate the survival and reproductive success of female ibex while also accounting for overall individual heterogeneity using mixture models. Our results show that the ability of females to reproduce was highly heterogeneous. In particular, one group including 76% of females had a much higher probability of giving birth annually (between 0.66 and 0.77, depending on the previous reproductive status) than females of the second group (24% of females, between 0 and 0.05 probability of giving birth annually). Low reproductive costs in terms of future reproduction occurred and were independent of the pneumonia outbreak. There was no survival cost of reproduction either before or after the epizootic, but the cost was high during the epizootic. Our findings indicate that adverse environmental conditions, such as disease outbreaks, may lead to survival costs of reproduction in long-lived species and select against females that have a high reproductive effort. Thereby, the occurrence of adverse conditions increases the diversity of reproductive tactics within a population.

Key words: Alpine ibex; Capra ibex; *French Alps; individual quality; large herbivores; mixture models; multi-event capture–recapture models; reproductive tactics; trade-offs; Vanoise National Park, Savoie, France.*

Introduction

Trade-offs among fitness components is the central tenet of life-history theories (Stearns 1992). To maximize fitness, individuals must optimize allocation of resources among growth, survival, and reproduction (Cody 1966). This principle of allocation states that increasing reproductive effort should negatively impact future survival and/or reproduction, resulting in costs of reproduction.

In long-lived iteroparous vertebrates, trade-offs between current and future reproduction have been repeatedly described in populations of birds (Gustafsson and Sutherland 1988, Le Bohec et al. 2007) and mammals (Boyd et al. 1995, Moyes et al. 2011). Current reproduction negatively influences body condition, and thereby the reproductive effort at the following reproductive event (Festa-Bianchet et al. 1998, Testa and Adams 1998).

By contrast, trade-offs between current reproduction and future survival have been less frequently reported in long-lived iteroparous species, for which reproductive costs should affect reproduction rather than survival (Hamel et al. 2010). Furthermore, the ability to detect these trade-offs may be limited to cases in which resource allocation is more variable than resource acquisition (van Noordwijk and de Jong 1986). Individuals occupying resource-rich home ranges might be able to allocate more to reproduction, allowing them to survive and to reproduce again the following year. In contrast, individuals in resource-poor home ranges might suffer from increased mortality risk and reproductive failure. In large mammalian herbivores, such heterogeneity in resource availability generally overrides reproductive costs, leading to positive

Manuscript received 27 January 2015; revised 23 July 2015; accepted: 24 July 2015. Corresponding Editor: H. U. Wittmer.
[5] E-mail: aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr

correlations between current reproduction and future performance (Weladji et al. 2008, Hamel et al. 2009*a*).

Environmental conditions also influence the magnitude of reproductive costs. Reproductive costs may be restricted to contexts where resources are very limited (Clutton-Brock et al. 1996, Tavecchia et al. 2005). However, previous studies of variation in reproductive fitness costs in response to highly different environmental conditions either ignored individual differences (Toïgo et al. 2002, Descamps et al. 2009) or measured these differences based on reproductive success (Lescroel et al. 2009, Robert et al. 2012). Only accounting for a priori measured individual heterogeneity is likely to underestimate overall individual differences that may mask the reproductive costs. We took advantage of data from a long-term monitoring program of a population of Alpine ibex (*Capra ibex*) in the Vanoise National Park in France affected by a contagious pneumonia epizootic to test whether fitness costs of reproduction appear only in years when the pneumonia outbreak negatively influenced ibex population dynamics once overall individual differences have been accounted for, i.e., without any a priori on traits involved in heterogeneity between individuals.

Methods

Population studied

We monitored ibex in the Vanoise National Park (45° N, 7° E) in the Maurienne province of Savoie in France. The elevation of our study site ranged from 1000 to 3697 m and consisted mainly of rocky ridges and large mountain slopes, with a predominance of herbaceous vegetation. The weather conditions were typical of the internal zone of the Alps, with snowy winters and mild summers (average temperature of 16° ± 2°C). From 1991 to 2005, the ibex population slowly increased in size; then, between the spring of 2007 and the summer of 2008, a massive mortality occurred. We recovered 63 and 132 dead ibex in 2007 and 2008, respectively, whereas an average of only 28 dead ibex (from 0 to 48) was recovered each year during the previous 10 yr. Some ibex were observed coughing and in poor condition before dying (14 out of 18 autopsied ibex were cachectic). The necropsies that we performed indicated an unusual epizootic interstitial pneumonia (in 13 out of 18 autopsied ibex). Other analyses revealed the presence of contagious agalactia (Tardy et al. 2012). Subsequent population censuses confirmed the decrease of the population from 1018 individuals in 2005 to 722 in 2008. The population size continued to decrease to 410 ibex in 2011, when the decline halted. During the disease outbreak, other environmental conditions, such as temperature, precipitation, or vegetation productivity, did not markedly change.

Measure of reproductive status

Our study is based on longitudinal data collected on female ibex that were captured each spring and individually marked with visual collars and color-coded ear tags. Age at capture was determined by counting horn annuli (Geist 1966). Between 1 June 1997 and 31 May 2012, a total of 71 adult females were captured and marked, resulting in an average of 5.6 newly marked individuals/yr (range 2–18/yr). Although ibex can give birth at 2 yr of age in populations with a colonizing demographic regime (Toïgo et al. 2002), 94% of females did not mature at this age in the slow-growing population of Maurienne (Girard et al. 1998). Moreover, 3-yr-old females were only half as successful at raising a kid as older females (Toïgo et al. 2002). Based on the low reproductive success of 3-yr-old females throughout our study period (81% of the 26 females we monitored at 3 yr of age were never seen with a kid), we discarded them from subsequent analyses. Adult females in our study thus correspond to females aged 4 yr and older in the following analyses. Because none of the 3-yr-old females that we monitored died and were thus monitored as older individuals, such a left-censure cannot have biased our assessment of the magnitude and role of female heterogeneity on reproductive patterns. Due to generally high yearly survival, marked females were monitored over many years (4.91 ± 2.91 yr, mean ± SD; range 0.34–11.90 yr).

We regularly surveyed the study area throughout the year (~130 person-days/yr) to record marked females. On average, 22.06 ± 4.96 females (mean ± SD) were monitored annually (22.80 ± 5.46 females before the epizootic; 20.00 ± 4.00 during the epizootic; 19.00 ± 5.22 after the epizootic); the exact number of females monitored each year is given in the Appendix S5: Fig. S5). Each female was observed on average 10.65 times/yr (range 1–36 times/yr). For each female monitored, we used field observations to determine whether or not she had a kid. Monitoring reproductive status throughout the year leads to additional methodological issues. In particular, because ibex raise their kids in groups, the reproductive status of females may be uncertain to observers. Although assigning a kid to a marked female in summer is quite easy to do, correctly identifying reproductive status becomes increasingly difficult after weaning (from fall to the end of the following spring). At this time, bonds between mothers and kids are less tight and vary over time. We thus assessed the level of uncertainty in reproductive status in the field based on observed behaviors of females and kids using a scale of increasing confidence (Table 1).

Individual quality is usually measured as an index including survival and/or reproductive performance of a female throughout its life (Hamel et al. 2009*a*, Lescroel et al. 2009). However, such quality indices

TABLE 1. The five possible degrees of confidence recorded in the field for each observation of a given ibex female in Vanoise National Park, Savoie, France.

Reproductive status	Nursing behavior
Not breeding	Focal female observed alone
Certainly breeding	Kid suckling or contact between the focal female and a kid
Probably breeding	Kid close to the focal female (<1 m when moving)
Possibly breeding	Same number of kids and females in a group
Undefined	No information about reproductive status from the observation

only account for variation in measured traits, which are unlikely to capture the total individual differences. In this study, we considered the total individual differences by modeling individual heterogeneity as a two-state metric ("good" vs. "poor") following Vaupel and Yashin (1985) for each demographic component that we studied. Then we compared female survival and reproductive status among (1) females that reproduced but failed to raise a kid (2) females that reproduced successfully (i.e., raised a kid that survived until the next spring), and (3) females that did not reproduce (for a similar approach, see Lescroel et al. 2009). Like most large mammals, the Alpine ibex is closer to the "capital" end of the "capital–income" continuum of reproductive tactics (sensu Jönsson 1997). Ibex females must store large energy reserves to sustain the marked increase of energy requirements needed for late gestation/early lactation (Sadleir 1969). Therefore, we expected the reproductive success in a given year to negatively influence the subsequent reproductive success, as reported for other mountain ungulates such as bighorn sheep (*Ovis canadensis*) (Festa-Bianchet et al. 1998). Yet under favorable environmental conditions, we expected individual differences in quality to override any fitness costs of reproduction, so that successful breeders would be more likely to survive and successfully reproduce in the next breeding season than females that did not reproduce or that failed to raise a kid (Weladji et al. 2008, Hamel et al. 2009*a*). Under harsh environmental conditions caused by the pneumonia outbreak, the costs of reproduction should be more apparent, so we expected that females that successfully raised a kid would have a lower probability of survival and reproduction in the next breeding season than females that did not reproduce or that failed to raise a kid.

Statistical analyses

We used multi-event capture–mark–recapture (CMR) modeling, an extension of multi-state models (Lebreton and Pradel 2002), which takes into account uncertainty in assigning states (Pradel et al. 2005, 2008). For each year of monitoring, four resighting periods were defined, corresponding to the four seasons: summer (1 June to 31 August), when births occur; autumn (1 September to 30 November); winter (1 December to 28 February); and spring (1 March to 31 May). Each year, for each of these periods, females were classified in one of three reproductive states (Fig. 1), (1) whether the female successfully weaned a kid (state S), (2) gave birth but lost the kid during the first year (state L), or (3) did not give birth (state N). The fourth state was defined as the death of the female (state D). This modeling design allowed us to estimate state-dependent survival, state-dependent transition probabilities between states, and state-dependent recapture probabilities (Tavecchia et al. 2005, Weladji et al. 2008). Transition probabilities were denoted $\Psi(i,j)$, where i is the state in period t and j is the state in period $t + 1$. In a year when a female gave birth, the transition probability includes both female survival (ϕ_f) and kid survival (ϕ_k). For example, $\Psi(S,S) = \phi_f \times \phi_k$ and $\Psi(S,L) = \phi_f \times (1-\phi_k)$. From 1 year to the next, the transition probability includes both female survival (ϕ_f) and the probability of giving birth during the next breeding season (δi), where i is the state of the female the previous spring. Although most previous studies explored the reproductive status prior to weaning (Toïgo et al. 2002, Tettamanti et al. 2015), when breeding success is easy to assess, there could always be some uncertainty in the reliability of assessing the reproductive status from field observations in mountain ungulates, especially when overwinter survival is studied (Rughetti et al. 2015). However,

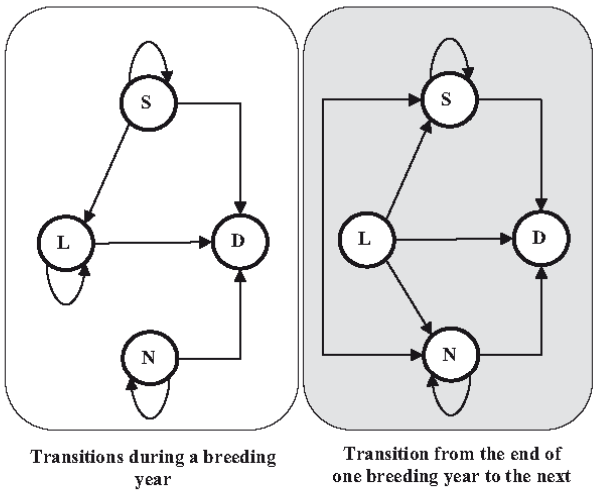


FIG. 1. Diagram showing the possible transitions between the four reproductive states of the Alpine ibex (*Capra ibex*): whether a female produced a kid and raised it successfully (S), produced a kid and lost it (L), did not produce a kid (N), or died (D). The white area represents the possible transitions during a breeding year (from summer to autumn, from autumn to winter, and from winter to spring). The gray area represents the possible transitions from the end of one breeding year (spring) to the next (summer).

this uncertainty has been neglected in most, if not all previous studies. In our study, the degree of confidence regarding the reproductive status of a female was systematically recorded for each observation in the field (see the measures of reproductive status in Table 1). The females were also observed many times during each 3-month period. From the five different codes recorded for each observation in the field (Table 1), we then defined seven possible codes by combining the successive observations of the same female during the same season (Table 2). These seven codes are named "events" in a CMR multi-event context, i.e., they represent what is recorded in the field that might not be the true state of the individuals. Using this approach, we were thus able to estimate the probability that a female recorded as being "Probably with a kid" or "Possibly with a kid" (codes of Table 2) is actually raising a kid or not. Thus this approach allows us to separate the probability of transition between two different states (e.g., from the state "weaning a kid in summer" to the state "lost its kid in winter," which indicates winter mortality of the kid) from a shift in the probability to correctly assign females to a reproductive state (i.e., to detect if the female still raises a kid or not) without any subjective decisions regarding its reproductive state. To our knowledge, this is the best approach to obtain unbiased estimates of reproductive success and survival. This approach provides an explicit estimate of the reproductive state, instead of being subjectively assigned by observers directly from the field observation. Moreover, this approach is conservative because the estimate of the reproductive state is associated with a confidence interval so that small or spurious effects should be overwhelmed in this confidence interval.

TABLE 2. The seven possible events assigned to a female ibex based on repeated observation during a 3-month period (spring, summer, autumn or winter).

No.	Event	Definition
0	Unobserved female	
1	Female of unknown reproductive status	Female observed and events other than 2, 3, 4, 5, or 6
2	Female without kid	nb_obs "no breeding" >2 OR nb_obs "possible breeding" = 0
3	Female probably without kid	nb_obs "no breeding" >1 AND nb_obs "possible breeding" <2
4	Female possibly with a kid	nb_obs "probably breeding" = 1
5	Female probably with a kid	nb_obs "probably breeding" = 2
6	Female certainly with a kid	nb_obs "certainly breeding" >0 OR nb_obs "probably breeding" >2

Note: nb_obs is the number of observations with each degree of confidence (see Table 1).

To model between-individual heterogeneity, two methods have been proposed. One consists in using random intercept models (Cam et al. 2002, Lescroel et al. 2009). However, Gimenez and Choquet (2010) warned against using this method in CMR modeling because of methodological issues, especially when the number of individuals is low (difficulties in estimating variance of the random effect, time-consuming computation when random effects are applied to more than one parameter, and poor performance of numerical integration when variance is high). The second is the mixture approach (Pledger et al. 2003), which aims to discriminate discrete classes of individuals that have different mean values of the parameters. The latter approach adequately models continuous heterogeneity (Pledger 2005) and has been already used to study effects of senescence on survival (Péron et al. 2010) or to detect individual heterogeneity in the quality of breeding sites (Chevallier et al. 2013). Here, we used this approach to take into account a discrete hidden individual heterogeneity on the demographic parameters. Mixture models then allow assessing whether individual heterogeneity is detectable, without any a priori assumption about the factors shaping this heterogeneity. Such a mixture is expected to occur when two types of females coexist within the population, with two different combinations of survival and recruitment probabilities. We defined these two types "+" (called hereafter "good" individuals) and "−" ("poor" individuals). All individuals could thus be a posteriori attributed to one of the seven states: S−, S+, L−, L+, N−, N+, and D.

In well-established ibex populations that are close to carrying capacity, as in other large herbivores, age at primiparity is delayed compared to those of colonizing populations at low density (Gaillard et al. 2003). To account for both senescence in reproductive success and potential confounding effects between age and individual heterogeneity, we built models with two age classes (Appendix S2: Table A2): adults (4–12 yr old) and senescent adults (13 yr and older). The choice of 13 yr for the onset of actuarial senescence was justified by previous studies (Toïgo et al. 2002, Rughetti et al. 2015).

Because the epizootic occurred over a short time period and affected this ibex population only between the spring of 2007 and the summer of 2008, and in absence of any detectable change in other environmental factors at this time, we identified three periods: before epizootic (BE), during epizootic (E), and after epizootic (AE). This allowed us to assess the impact of the epizootic event without any confounding effects of other potential factors. Preliminary analyses showed that female survival did not vary according to season or in the periods before and after the disease (A. Garnier, J.-M. Gaillard, and A. Besnard, *unpublished*

data; see Appendix S1). However, we tested whether kid survival differed according to season (3S) because we expected kids to be more susceptible to dying from the end of the summer to early in autumn when weaning takes place, and over the winter when climatic conditions are harsh. To assess potential fitness costs of reproduction, we tested the effect of giving birth (GB), of kid survival (KS), and of raising a kid successfully (RK) on subsequent female survival and reproduction. We expected that females that successfully raised a kid would bear greater reproductive costs than females that gave birth but lost their kid or did not give birth.

In ibex, weaning occurs in early autumn, and direct contact between a female and her kid becomes less common from that time. In addition, observation conditions were expected to vary substantially according to season, because females use different seasonal areas and their activity depends on climatic factors (Grignolio et al. 2004). We therefore modeled season-dependent event probabilities (4S).

Model selection was performed using $QAIC_c$ (Burnham and Anderson 2004). We separately studied the demographic parameters included in the models in the following order: female survival, kid survival, and the probability that a female would give birth in the next breeding season (Appendix S2: Table A2). We first tested the effect of female heterogeneity, female age, reproductive success, and of the epizootic pneumonia on female survival. These effects were tested one at a time and we then retained those that displayed selected effects ($\Delta AIC < 2$). We then kept the selected model on female survival and tested the effects of female heterogeneity, female age class, epizootic, and season on kid survival. Finally, we kept the selected models on female survival and kid survival and tested the effects of female heterogeneity, female age class, reproductive success, and epizootic on the probability that a female would give birth. We controlled a posteriori from the best model that a female that gave birth and lost its kid had the same event probabilities as a female that did not give birth. The goodness of fit of the Cormack-Jolly-Seber model (i.e., the fully time-dependent model) was assessed using the software U-CARE 2.3.2 (Pradel et al. 2005, Choquet et al. 2009*a*). We used the program E-SURGE 1.8.5 (Choquet et al. 2009*b*) to obtain maximum likelihood estimates of the parameters and to perform model selection. All matrices used in E-SURGE are available in the Appendix S3: Table A3.

Results

Survival and reproduction patterns

According to the best model, survival of females from one season to the next was strongly influenced by age, the outbreak of the disease, and the successful raising of a kid (Appendix S2: Table A2a, model 1). Survival was similar for unsuccessful females (i.e., that either did not give birth (state N) or gave birth but lost their kid during the year (state L; Appendix S2: Table A2a, models 3, 9, 10). Before and after the epizootic, both adult and senescent survival were higher for successful females (0.994 [0.971–0.999] and 0.966 [0.762–0.996], respectively) than for unsuccessful females (0.975 [0.956–0.986] and 0.890 [0.743–0.947], respectively); values are means, with 95% confidence intervals in brackets (see Fig. 2). During the outbreak, survival patterns according to reproductive state were reversed, with much lower survival for successful than unsuccessful females (adult survival 0.642 [0.435–0.806] vs. 0.918 [0.803–0.968]; senescent survival 0.265 [0.035–0.783] vs. 0.805 [0.518–0.941]). We did not find any evidence of individual heterogeneity on survival, meaning that "good" and "poor" females discriminated by the model had similar survival probability. Kid survival from one season to the next was independent of the mother's age (Appendix S2: Table A2b). The disease outbreak led to a large decrease in kid survival. Kid survival was greater for "good" than for "poor" mothers (0.89 [0.83–0.93] vs. 0.62 [0.29–0.87] outside the epizootic period and 0.38 [0.15–0.69] vs. 0 [SE = 0] during the epizootic). There was no difference in kid survival between seasons (model 13 and model 15, $\Delta QAIC_c < 2$). Nevertheless, kid survival outside the epizootic period tended to be lower in winter ($\phi_k = 0.77$ [0.54–0.90]) than in summer ($\phi_k = 0.91$ [0.81–0.96]), with an intermediate value in autumn ($\phi_k = 0.87$ [0.67–0.94]).

Heterogeneity in reproductive success

According to the best model, the probability of giving birth during a given year was independent of age (Appendix S2: Table A2c), but was strongly influenced by female heterogeneity. "Good" females had a high probability of giving birth whatever their reproductive success the previous year (0.66 [0.56–0.74] when successful and 0.76 [0.62–86] when unsuccessful), whereas almost no "poor" females gave birth (0 [0–0] when successful the year before, and 0.05 [0.01–0.19] when unsuccessful; values are means, with 95% CI; Fig. 3). The distribution of females among the initial states indicated that most females captured in a given year were "good" and gave birth (with kid, 0.57 [0.43–0.70]; without kid, 0.19 [0.10–0.33]). The probability for a "poor" female that had given birth was very low (with kid, 0.06 [0.02–0.20]; without kid, 0.18 [0.10–0.31]; see Fig. 3). To summarize, 76% of females showed a high probability of giving birth annually (probability between 0.66 and 0.77, depending on the previous reproductive status), whereas 24% of females showed a very low probability of giving birth annually (probability between 0 and 0.05). We did not detect any effect of

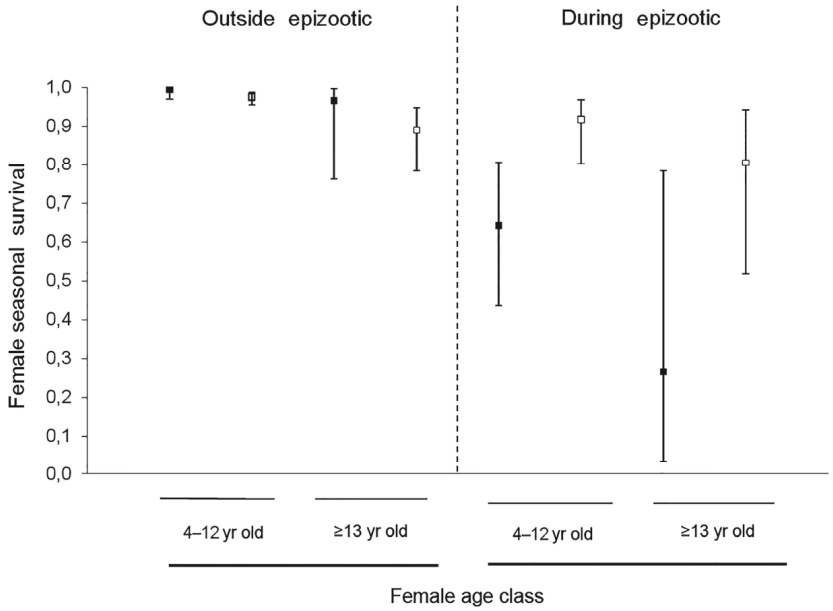


FIG. 2. Age-dependent seasonal survival of successful (solid squares) and unsuccessful (open squares) ibex females monitored in Vanoise National Park, Savoie, France, during a period with contagious pneumonia epizootic (right panel; annual sample size of 20.0 ± 4.0 females, mean ± SD) and a period without (left panel; annual sample size of 21.53 ± 5.67 females). Estimates were obtained from model 13 (see Appendix: Table A2). Bars indicate the 95% confidence interval.

the epizootic on the probability of parturition (Appendix S2: Table A2c; models 20, 22, and 23 not better than model 13).

Cost of reproduction on breeding the following season

The best models regarding the probability of parturition included the effect of the reproductive status in the previous year (Appendix S2: Table A2c, models 13 and 20). The probability that a "good" female would give birth was lower when it had successfully raised a kid the year before (0.62 [0.50–0.73]) than when it had been unsuccessful (0.76 [0.62–0.86]; values are means, with 95% CI; Fig. 3). However, the probability of giving birth in a given breeding season was similar for females that had given birth in the previous year (0.66 [0.56–0.74]) and for those that had not given birth (0.77 [0.59–0.89]). We detected the same pattern for "poor" females, although they gave birth at a much lower rate and only when they had not given birth in the previous year (0.05 [0.01–0.19]).

Resighting probability

As expected, the probability of detecting a female and assessing whether she had had a kid strongly varied between seasons (Appendix S4: Table A4), demonstrating the increasing difficulty of reliably identifying reproductive status from birth onward. The probability of observing with certainty a female raising a kid was 0.56 [0.47–0.65] in summer, but decreased to 0.22 [0.14–0.31] the following spring, when there was a high probability of detecting a female without being able to determine its reproductive status (0.28 [0.19–0.39]; values are means, with 95% CI). In the same way, the probability of observing with certainty a female not raising a kid was 0.41 [0.32–0.50] in the summer and decreased over the following three seasons.

DISCUSSION

Our results suggest that once we accounted for overall individual differences, female ibex did not suffer survival costs associated with reproduction under "normal" environmental conditions. However, fitness consequences of reproduction were pronounced under harsh environmental conditions, when the population faced a severe pneumonia outbreak. Moreover, we detected low costs of reproduction in terms of reproduction independently of the pneumonia epizootic, whereas such costs are usually masked by individual differences in resource availability when unaccounted for (Toïgo et al. 2002).

The multi-event CMR approach that we used to quantify fitness consequences differed from that of previous studies in that it allowed us to explicitly incorporate uncertainty in determining the reproductive status of an individual into our analysis. Such an approach should be beneficial for other taxonomic groups in which it is not easy to determine the reproductive status of individuals. For example, some breeding episodes are regularly unobserved in birds.

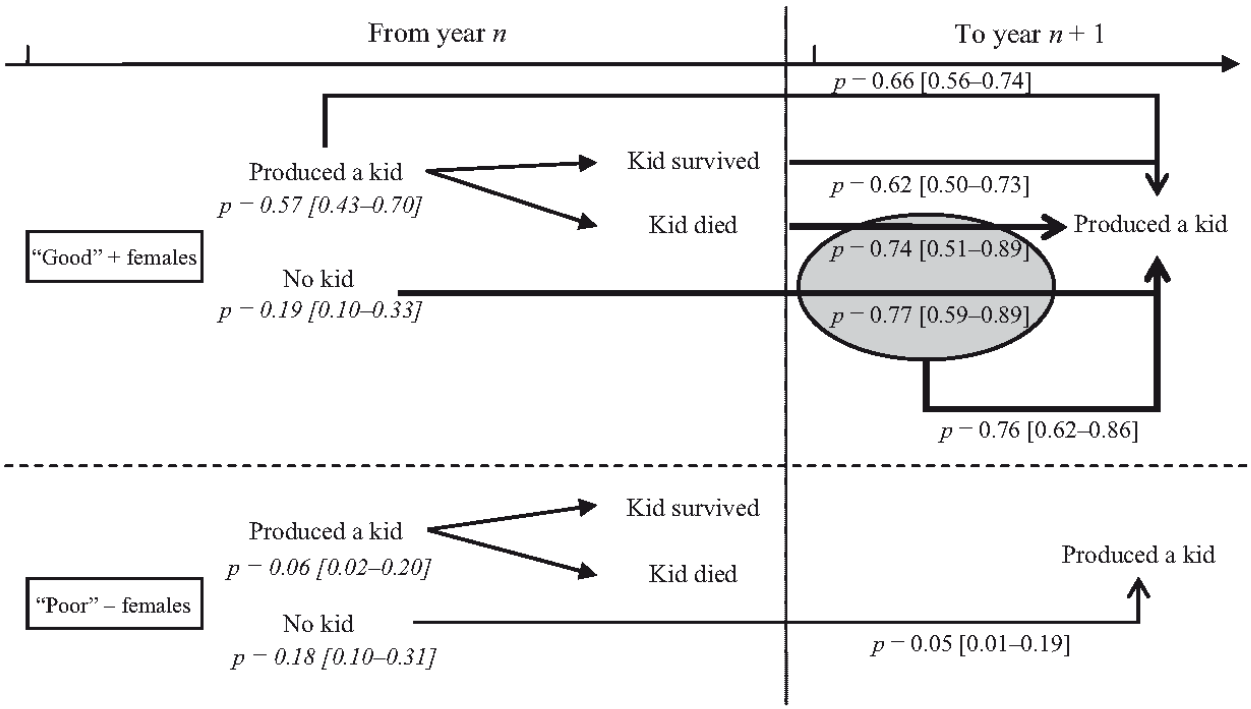


FIG. 3. Diagram showing the probability (P) of a female producing a kid in year $t + 1$ depending on its breeding success in year t, from the multi-event capture–mark–recapture analysis. Values are means, with 95% confidence intervals in brackets. The probability of a female being in the reproductive state and including heterogeneity ("good" females vs. "poor" females) is displayed in italics. The shaded area highlights probabilities that are not statistically different, and represent unsuccessful females that either failed to produce a kid or produced a kid and lost it.

This is especially the case for birds that fail early in the breeding season, which are then wrongly interpreted as individuals skipping a breeding event. Such uncertainty can now be resolved using multi-event modeling at an interannual scale (see, e.g., Pradel et al. 2012, Souchay et al. 2014). Here, we generalized previous approaches to model the reproductive status within a reproductive attempt (intra annual transitions) to estimate both the probability of a female giving birth and the probability of the kid surviving. This approach can be applied to situations when field efforts are insufficient to ascertain the reproductive status of an individual or when criteria available to determine individual reproductive status are difficult to apply (e.g., social ungulates with older offspring, species including ungulates inhabiting forested habitats where reliable observations on reproductive status are difficult to obtain).

Reproductive costs in normal environmental conditions

Before and after the occurrence of the epizootic, we did not detect any survival cost of reproduction. In fact, both adult and senescent ibex females that successfully raised a kid were more likely to survive than unsuccessful females that did not give birth or lost their kid. The absence of a trade-off between current reproduction and future survival in the normal range of environmental conditions after having accounted for individual differences supports previous findings (Moyes et al. 2011) and indicates that females of long-lived iteroparous species are able to withstand the increased energetic demands during reproduction.

Heterogeneity in individual performance has been previously assessed using multifactorial traits, most often involving longevity, age at first and last reproduction, body mass, social rank, or breeding experience (e.g., Hamel et al. 2009*b*). In this study, we modeled individual heterogeneity using two discrete classes of females, without any a priori assumption about traits that capture individual heterogeneity. We showed that the ability of females to give birth each year was best accounted for by differences between "good" and "poor" individuals. "Good" females had a high probability of giving birth each year, whereas "poor" females had a much lower probability. Such heterogeneity in reproductive ability was not driven by the female's age, as neither kid survival nor the probability of giving birth was influenced by the age of adult females. This is contrary to what has been reported in seabirds when using breeding quality as an a priori proxy for individual quality (Lescroel et al. 2009). Moreover, "good" females, which reproduced more often, had kids with higher survival chances than "poor" females, suggesting that they have either higher fecundity and

better parental care or higher genotypic quality, or both. As life-history traits that define quality are positively correlated with individual fitness, quality is under selection (Wilson and Nussey 2010). Individual quality originates from interactions between genetics, variation in selection on individual and multivariate suit of traits, and of context-specific plasticity in allocation strategies (for a review, see Lailvaux and Kasumovic 2011). In large herbivores, individual heterogeneity partly comes from cohort variation (Gaillard et al. 2003), and differences in phenotypic quality may be associated with differences in reproductive success (Hamel et al. 2009*b*). Although data on body mass and social rank were not available for the ibex females that we monitored, we might expect females classified as "good" to be large, dominant individuals that forage in the best habitat patches. Further investigation will be required to test this hypothesis.

In capital breeders (Jönsson 1997), successful reproduction depletes body condition and thus has a negative influence on the reproductive performance at the next reproductive attempt (Festa-Bianchet et al. 1998, Testa and Adams 1998). Unexpectedly, several studies have found no evidence of gestation and lactation costs in terms of future reproduction (Toïgo et al. 2002, Weladji et al. 2008), or have detected these costs only for females a priori ranked as low quality (Hamel et al. 2009*a*). Accounting only for a priori measured individual heterogeneity is likely to underestimate overall individual differences, explaining why these previous studies did not detect reproductive costs. In this study, we measured reproductive costs on breeding in the following season for all females after accounting for overall individual heterogeneity in their reproductive capacity. In a given year, very few "poor" females gave birth, and they did so only when they had not given birth the previous year. The annual reproductive success of "good" females was consistently high; however, they were more likely to give birth when they were unsuccessful the previous year than when they successfully raised their kid until the spring. Such costs of reproduction on breeding in the following season are more likely to correspond to the cost of lactation and maternal care than to gestation (Festa-Bianchet et al. 1998). In capital breeders such as the ibex, we thus provide support for reproductive costs in terms of reproduction occurring for all females, even in the absence of extreme environmental conditions such as a disease outbreak in the present study of ibex.

Reproductive costs in harsh environmental conditions

The disease outbreak that affected the studied ibex population from 2007 resulted in a marked decrease in kid survival: survival was more than twofold higher before and after than during the epizootic. The ibex is an iteroparous species with a highly conservative reproductive tactic (Toïgo et al. 2007), which we would expect to involve skipping reproduction when resources are scarce or environmental conditions are harsh (Festa-Bianchet et al. 1998). Thus, during the epizootic we expected adult survival to be favored over the probability of females reproducing. However, we did not detect any change in the probability that females would reproduce during the epizootic, meaning that the disease did not affect the ability of females to allocate resources for reproduction. Our findings also showed that during the epizootic, ibex females with a kid had lower survival probability than females without a kid, revealing the existence of reproduction costs on survival during the disease outbreak for both adult and senescent females. Similar results have been reported in birds, where reproductive fitness costs were shown to be higher during an epizootic (Descamps et al. 2009). Recent studies have also reported that costs of reproduction mainly affect individuals of intermediate quality and are influenced by environmental harshness (Robert et al. 2012). In large mammals, the few studies that have explored the costs of reproduction on survival under varying conditions have detected them only during severe environmental conditions, for example, a harsh winter or a high-density population (Festa-Bianchet et al. 1998, Tavecchia et al. 2005).

In our study, the explanation for females paying a cost in terms of survival rather than skipping reproduction may be the suddenness of the disease. During the study, no change in resource availability was observed, so females in good condition could continue to give birth. However, once affected by the disease, these females could no longer cope with the energetic requirements of reproduction and the high physiological costs of immunity (Hudson et al. 2002, Schmid-Hempel 2003). Their survival probability and that of their kid consequently decreased. In contrast, during these harsh conditions, females that did not give birth had a higher survival rate. This illustrates that the costs of reproduction on survival occur in long-lived iteroparous species only when environmental conditions severely deteriorate. In such contexts, individuals that would normally have low fitness might have a selective advantage, which might explain the maintenance of individual heterogeneity in terms of investment in reproduction.

Previous studies have reported the varying intensity of reproductive costs in relation to environmental changes (Lescroel et al. 2009, Robert et al. 2012) while accounting only for individual differences in reproductive success. We provide a first demonstration that adult survival is influenced by changing environmental conditions through investment in reproduction after having accounted for overall individual heterogeneity independently of any particular assumption about what shapes such heterogeneity. Our findings show that the strength of individual differences and reproduction costs depend on the harshness of environmental conditions, such as the disease outbreak in the present study, which

markedly influence the demography and the evolution of life-history traits in long-lived iteroparous species (Le Bohec et al. 2007, Lescroel et al. 2009). Our approach offers a useful way to measure overall differences independently of a priori assumptions about its cause. Our findings reinforce the need to account for individual differences when investigating life-history responses to environmental variation by demonstrating that a sudden shift in environmental conditions, in this case a disease outbreak, allows the coexistence of different reproductive tactics within a given population.

Acknowledgments

Our research was financed by the Vanoise National Park. We would like to thank the numerous fieldworkers who collected data, especially the rangers who monitored the ibex population for many years. We are also grateful to Heiko Wittmer and two anonymous reviewers for insightful comments on a previous version of that paper. Lastly, we would like to thank C. Lagaye and M. Delorme for their help with the database, and R. Choquet for advising on CMR analyses.

Literature Cited

Boyd, I. L., J. P. Croxall, N. J. Lunn, and K. Reid. 1995. Population demography of Antarctic fur seals: the costs of reproduction and implications for life-histories. Journal of Animal Ecology 64:505–518.

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

Cam, E., W. A. Link, E. G. Cooch, J. Y. Monnat, and E. Danchin. 2002. Individual covariation in life-history traits: Seeing the trees despite the forest. American Naturalist 159:96–105.

Chevallier, C., P. A. Crochet, N. Vincent-Martin, A. Ravayrol, and A. Besnard. 2013. Use of mixture models to characterize site quality in philopatric animals: a case study with Bonelli's eagle. Animal Conservation 16:198–206.

Choquet, R., J. D. Lebreton, O. Gimenez, A. M. Reboulet, and R. Pradel. 2009a. U-CARE: utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture–REcapture data. Ecography 32:1071–1074.

Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009b. Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. Environmental and Ecological Statistics 3:845–865.

Clutton-Brock, T. H., I. R. Stevenson, P. Marrow, A. D. MacColl, A. I. Houston, and J. M. McNamara. 1996. Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. Journal of Animal Ecology 65:675–689.

Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. Evolution 20:174–184.

Descamps, S., H. G. Gilchrist, J. Bety, E. I. Buttler, and M. R. Forbes. 2009. Costs of reproduction in a long-lived bird: large clutch size is associated with low survival in the presence of a highly virulent disease. Biology Letters 5:278–281.

Festa-Bianchet, M., J. M. Gaillard, and J. T. Jorgenson. 1998. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. American Naturalist 152:367–379.

Gaillard, J. M., A. Loison, C. Toigo, D. Delorme, and G. Van Laere. 2003. Cohort effects and deer population dynamics. Ecoscience 10:412–420.

Geist, V. 1966. Evolution of horn-like organs. Behaviour 27:175–214.

Gimenez, O., and R. Choquet. 2010. Individual heterogeneity in studies on marked animals using numerical integration: capture–recapture mixed models. Ecology 91:951–957.

Girard, I., D. Gauthier, and J. P. Martinot. 1998. Evolution démographique des populations de bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) présentes dans le Parc national de la Vanoise ou réintroduites à partir de celui-ci. Game and Wildlife 15:417–431.

Grignolio, S., I. Rossi, B. Bassano, F. Parrini, and M. Apollonio. 2004. Seasonal variations of spatial behaviour in female Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) in relation to climatic conditions and age. Ethology, Ecology, and Evolution 16:255–264.

Gustafsson, L., and W. J. Sutherland. 1988. The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. Nature 335:813–815.

Hamel, S., S. D. Cote, J. M. Gaillard, and M. Festa-Bianchet. 2009a. Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. Journal of Animal Ecology 78:143–151.

Hamel, S., J. M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, and S. D. Cote. 2009b. Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. Ecology 90:1981–1995.

Hamel, S., S. D. Cote, and M. Festa-Bianchet. 2010. Maternal characteristics and environment affect the costs of reproduction in female mountain goats. Ecology 91:2034–2043.

Hudson, P. J., A. Rizzoli, B. T. Grenfell, H. Heesterbeek, and A. P. Dobson. 2002. The ecology of wildlife diseases. Oxford University Press, Oxford, UK.

Jönsson, T. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. Oikos 78:57–66.

Lailvaux, S. P., and M. M. Kasumovic. 2011. Defining individual quality over lifetimes and selective contexts. Proceedings of the Royal Society B 278:321–328.

Le Bohec, C., M. Gauthier-Clerc, D. Gremillet, R. Pradel, A. Bechet, J. P. Gendner, and Y. Le Maho. 2007. Population dynamics in a long-lived seabird: I. Impact of breeding activity on survival and breeding probability in unbanded king penguins. Journal of Animal Ecology 76:1149–1160.

Lebreton, J. D., and R. Pradel. 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. Journal of Applied Statistics 29:353–369.

Lescroel, A., K. M. Dugger, G. Ballard, and D. G. Ainley. 2009. Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. Journal of Animal Ecology 78:798–806.

Moyes, K., B. Morgan, A. Morris, S. Morris, T. Clutton-Brock, and T. Coulson. 2011. Individual differences in reproductive costs examined using multi-state methods. Journal of Animal Ecology 80:456–465.

van Noordwijk, A. J., and G. de Jong. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. American Naturalist 128:137–142.

Péron, G., P. A. Crochet, R. Choquet, R. Pradel, J. D. Lebreton, and O. Gimenez. 2010. Capture–recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. Oikos 119:524–532.

Pledger, S. 2005. The performance of mixture models in heterogeneous closed population capture–recapture. Biometrics 61:868–873.

Pledger, S., K. H. Pollock, and J. L. Norris. 2003. Open capture–recapture models with heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber model. Biometrics 59:786–794.

Pradel, R., O. Gimenez, and J. . D. Lebreton. 2005. Principles and interest of GOF tests for multistate capture–recapture models. Animal Biodiversity and Conservation 28:189–204.

Pradel, R., L. Maurin-Bernier, O. Gimenez, M. Genovart, R. Choquet, and D. Oro. 2008. Estimation of sex-specific sur-

vival with uncertainty in sex assessment. Canadian Journal of Statistics 36:29–42.
Pradel, R., R. Choquet, and A. Bechet. 2012. Breeding experience might be a major determinant of breeding probability in long-lived species: the case of the Greater Flamingo. PLoS ONE 7(12):e51016.
Robert, A., V. H. Paiva, M. Bolton, F. Jiguet, and J. Bried. 2012. The interaction between reproductive cost and individual quality is mediated by oceanic conditions in a long-lived bird. Ecology 93:1944–1952.
Rughetti, M., A. Dematteis, P. G. Meneguz, and M. Festa-Bianchet. 2015. Age-specific reproductive success and cost in female Alpine ibex. Oecologia 178:197–205.
Sadleir, R. M. F. S. 1969. The ecology of reproduction in wild and domestic animals. Methuen, London, UK.
Schmid-Hempel, P. 2003. Variation in immune defence as a question of evolutionary ecology. Proceedings of the Royal Society of London B 270:357–366.
Souchay, G., G. Gauthier, and R. Pradel. 2014. To breed or not: a novel approach to estimate breeding propensity and potential trade-offs in an Arctic-nesting species. Ecology 95:2745–2756.
Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, UK.
Tardy, F., et al. 2012. Emergence of atypical *Mycoplasma agalactiae* strains harboring a new prophage and associated with an alpine wild ungulate mortality episode. Applied and Environmental Microbiology 78:4659–4668.
Tavecchia, G., T. Coulson, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, J. C. Pilkington, F. M. D. Gulland, and T. H. Clutton-Brock. 2005. Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. Journal of Animal Ecology 74:201–213.
Testa, J. W., and G. P. Adams. 1998. Body condition and adjustments to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). Journal of Mammalogy 79:1345–1354.
Tettamanti, F., S. Grignolio, F. Filli, M. Apollonio, and P. Bize. 2015. Senescence in breeding success of female Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*): the role of female quality and age. Oecologia 178:187–195.
Toïgo, C., J. M. Gaillard, D. Gauthier, I. Girard, J. P. Martinot, and J. Michallet. 2002. Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. Ecoscience 9:427–433.
Toïgo, C., J. M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, E. Largo, J. Michallet, and D. Maillard. 2007. Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic Alpine ibex: evidence for a conservative life-history tactic. Journal of Animal Ecology 76:679–686.
Vaupel, J. W., and A. I. Yashin. 1985. Heterogeneity's ruses: some surprising effects of selection on population dynamics. American Statistician 39:176–185.
Weladji, R. B., A. Loison, J. M. Gaillard, O. Holand, A. Mysterud, N. G. Yoccoz, M. Nieminen, and N. C. Stenseth. 2008. Heterogeneity in individual quality overrides costs of reproduction in female reindeer. Oecologia 156:237–247.
Wilson, A. J., and D. H. Nussey. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. Trends in Ecology and Evolution 25:207–214.

Supporting Information

Additional supporting information may be found in the online version of this article at http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/15-0422.1/suppinfo

4.2. Influence des facteurs environnementaux sur la survie saisonnière

Article IV: Environmental conditions shape annual variation in age- and sex-specific seasonal survival in a mountain ungulate

Alexandre Garnier, Jean-Michel Gaillard, Aurélien Besnard

Article prêt à être soumis, revue cible = Journal of Animal Ecology

Les annexes correspondantes se situent pages 220 à 230

Environmental conditions shape annual variation in age- and sex-specific seasonal survival in a mountain ungulate

Alexandre Garnier*[,1,2], Jean-Michel Gaillard[3] and Aurélien Besnard[4]

1 – Wildlife Ecology and Behaviour (CEFS), INRAE, Université de Toulouse, 31320 Castanet-Tolosan, France

2 – Pyrenees National Park, 65000 Tarbes, France

3 - Laboratoire de Biométrie et de Biologie Evolutive, UMR 5558, Université Claude Bernard Lyon 1,43 bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, France.

4 - CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

* correspondence author: E-mail: ibexgarnier@gmail.com

Summary

1. In long-lived iteroparous species, adult survival is a key-component in population dynamics and is known to vary with environmental factors. Effects of climatic conditions could then be direct or mediated through food resources, and subsequently lead to intra-and inter- annual variations in adult survival.

2. Effect of climatic conditions on survival has been mainly considered at a yearly scale. But few empirical studies have explored whether mortality is concentrated within a specific season or not, as well as the underlying mechanisms driving seasonal survival.

3. Using long-term individually based longitudinal data of Alpine ibex (*Capra ibex*), we assessed the seasonality of survival, and the direct (through climate during winter or summer) or indirect (through vegetation) impact of environmental conditions on seasonal (winter or summer) sex- and age- specific survival.

4. We found no evidence that a season concentrates annual mortality of ibex in any of age-classes but show that weather conditions impact yearly variation in winter and summer seasonal survival. Harsh winter conditions directly impacted female survival in winter, but had delayed effect on male survival in the following summer. Climatic conditions also impacted survival through vegetation phenology both directly and indirectly, as early green-up in spring negatively affect survival in summer in both sexes and survival during the next winter only in females.

5. Our results suggest that climatic conditions not only immediately impact adult survival, and provide first evidence that spring conditions on vegetation have delayed influence on adult survival, differently between sexes. In a context of global warming and changes in vegetation phenology, interactions between direct and indirect impacts of climatic conditions on adult survival could have increasing consequences on ungulate population growth.

Key-words: Alpine ibex, capture-recapture models, climatic conditions, large herbivores, seasonal survival, vegetation phenology

Introduction

Understanding demographic variation is crucial to understand life-history strategies (Caughley, 1966; Partridge & Harvey, 1988). In long-lived iteroparous species, adult survival is higher and less variable than juvenile survival or recruitment (Gaillard, Festa-Bianchet, Yoccoz, et al., 2000; Stearns, 1976). For these species, adult survival is also a key component in population dynamics, as it disproportionately contributes to population growth rate (Coulson et al., 2005; Eberhardt, 2002; Saether & Bakke, 2000). Identifying the causes of variation in adult survival is therefore crucial in conservation biology and wildlife management to understand and predict changes in population size (e.g. Jacobson et al., 2004; Jenouvrier et al., 2005).

Previous studies have shown that both phenotypic attributes and environmental factors interplay to shape adult survival in long-lived species (Fay et al., 2017; Grosbois et al., 2008; Lescroel et al., 2009; Toïgo & Gaillard, 2003). The most influential phenotypic attributes include sex with females outliving males in mammals (Lemaître et al., 2020; Loison et al., 1999) and males outliving females in birds (Székely et al., 2014), age with a peak survival during a prime-age stage preceding the onset of senescence (Baker & Thompson, 2007; Nussey et al., 2013), body size with larger individuals outliving smaller ones (Gaillard, Festa-Bianchet, Delorme, et al., 2000), and breeding status with successful individuals outliving unsuccessful ones (Grande et al., 2009; Maniscalco et al., 2010; Weladji et al., 2006).

Among environmental factors, population density (Bonenfant et al., 2009; Festa-Bianchet et al., 2003), diseases (Jorgenson et al., 1997), predation (Reznick et al., 2004), and habitat quality (Franklin et al., 2000) might influence adult survival in vertebrate populations. Climatic conditions (see Grosbois et al., 2008 for a review) also

influences adult survival, either directly or indirectly. For instance, low temperatures in winter in temperate and northern areas may increase mortality directly through increasing energy requirements for thermoregulation or movement, which leads to deplete body condition and then to death (e.g. Barrett, 1982; Blums et al., 2002), sometimes through predation (Delgiudice et al., 2006). In heat-sensitive endotherms, high temperatures in summer could also increase both time and energy allocated to thermoregulation and then directly influence survival through physiological thermoregulation requirement (Oswald & Arnold, 2012). Moreover, climatic conditions can also indirectly affect adult survival, through the quantity and/or quality of food resources (Barbraud & Weimerskirch, 2003; Pettorelli, Weladji, et al., 2005). For instance, in Svalbard reindeer *Rangifer tarandus* increasing ground-ice thickness in warmer winters leads to starvation, depresses late winter body mass and then lowers the adult winter survival (Albon et al., 2017). In temperate and northern areas, climatic conditions and resource availability exhibit high variation among seasons within a year, which is expected to affect adult survival. In these environments, adult mortality should thus be concentrated at the end of the winter, when body reserves have been depleted by increased energetic requirements due to thermoregulation or costly movements, and food resources are scarce (e.g. Clutton-Brock et al., 1982).

Predicting changes in population size and improving wildlife management both require the understanding of how environmental factors are shaping adult survival, the key demographic parameter in long-lived iteroparous vertebrates, and thus disentangling the relative importance of indirect and direct causes of seasonal variation in this parameter. If adult survival is directly shaped by climatic conditions, winter or summer weather conditions (e.g. temperature and precipitation) should account for most seasonal variation observed in survival. On the other hand, if adult survival is

indirectly shaped by climatic conditions through food resources required to replenish body reserves before the onset of the winter, spring-summer conditions that determine the amount and quality of resources should have the major impact. Most studies that explored the link between climatic conditions and variation in survival rates were performed at the yearly scale, from one season to the next same season (e.g. Loison et al., 1999 in bighorn sheep *Ovis canadensis*, Pyrenean chamois *Rupicapra pyrenaica*, and roe deer *Capreolus capreolus*), without exploring whether annual mortality is concentrated within a specific season and how changing climatic conditions within a year could lead to seasonal variation in survival. From the limited evidence so far available, no clear patterns emerged. For instance, while Simard et al. (2010) failed to detect a negative effect of severe winters on adult survival in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), DelGiudice et al. (2002) identified a direct impact of snow depth mediated by predation especially on survival of young and old females in the same species. These studies did not allow assessing the impact of environmental conditions experienced by adults during a given season on their survival or to identify the mechanisms involved because any relationship between survival and environmental conditions in other seasons likely play also a role to shape annual survival. Assessing the relative importance of direct and indirect effect of climatic conditions implies to study seasonal variation in survival using long-term individually based longitudinal data.

As they experience highly seasonal and annual variation in environmental conditions (Beniston, 1997), mountain and northern large herbivores are especially relevant biological models to test these hypotheses. In large herbivores, harsh environmental conditions during winter can lead to high mortality (see Gaillard, Festa-Bianchet, Yoccoz, et al., 2000 for a review). In winter, energy expenditure increases

because of both thermoregulation needs (Parker & Robbins, 1985) and snow constraints on locomotion (Richard et al., 2014). The presence of snow also limits the access to forage at a time when both forage quality and availability are low (Ossi et al., 2015; Visscher et al., 2006). This set of constraints has been illustrated by reports of high mortality events during winter (e.g. Rughetti et al. 2011 in chamois *Rupicapra rupicapra*) and carcass recovery analyses (Jonas et al., 2008). In summer, high temperature may drive animals away from areas favourable in terms of resource productivity or refuge from predation risk (Marchand et al., 2015; Mason et al., 2017). Aublet et al. (2009) found that hot temperatures in summer increase the magnitude of daily movements of Alpine ibex to reach a higher altitudinal range and then decrease the time allocated to foraging with an expected negative influence on body condition. In other large herbivores, dry summers reduce food availability, leading to higher adult mortality (Bright & Hervert, 2005; e.g. Knight, 1995)

Here, we took advantage of a long-term monitoring of two Alpine ibex (*Capra ibex*) populations intensively monitored throughout the year to assess the magnitude of both seasonal and annual variation in adult survival of both sexes, determine whether a season concentrates ibex mortality or not, and identify which environmental factors mostly shape seasonal variation observed in adult survival. The Alpine ibex, a large mountain herbivore, is highly sexually dimorphic in size with adult males being up to twice as large as adult females (Couturier, 1962). Nevertheless, contrary to other similar-sized herbivores, ibex males adopt a highly conservative reproductive tactic (Toïgo et al., 2007). They display a slow growth and reach full size quite late, especially in males, which reach peak reproductive success after 10 years of age (Willisch et al., 2012).

We first assessed the seasonality of survival by comparing survival rates among seasons. As harsh conditions in high mountains should occur during winter, we expected winter survival to be lower than survival in the other seasons, and mortality top occur at the end of the winter when individuals are in poorest body condition (Douhard et al., 2018). Then, to identify which mechanisms could drive variation in seasonal survival, we assessed the impact of environmental conditions on seasonal survival and tested whether climate during winter, summer (direct impact) or spring (impact through vegetation) and resource availability determine winter or summer survival (by testing the potential influence of temperatures, precipitations, and vegetation productivity during these periods) and determine their relative contribution to observed variation in seasonal adult survival of ibex. As previous studies demonstrated that survival differences between males and females in large herbivores usually occur only under harsh environmental conditions (Toïgo & Gaillard, 2003), we expected both the magnitude of seasonal variation in adult survival and yearly variation in seasonal adult survival to be more pronounced in males.

Materials and methods

Study area and Populations

We monitored ibex in the Vanoise National Park (45°N, 7°E) in the Savoie Département in France. The elevation of our study site ranges from 1,000m to 3,697m and mainly consists of rocky ridges and large mountain slopes, with a predominance of herbaceous vegetation. The weather conditions are typical of the internal zone of the Alps, with snowy winters and mild summers. We monitored two populations with different histories and demography (Girard et al., 1999) (see Appendix 1). The

Maurienne population was the only native population when the National Park was created in 1963, with only few individuals remaining (Darinot & Martinot, 1994). Due to his protected status, this population increased exponentially in size, to reach 1,018 adults counted in 2005 with a mean population growth rate (λ) of 1.05 between 1986 and 1996 (Girard et al., 1998). The Champagny population set up in the 80's by the translocation of few individuals from Maurienne and Mont-Pleureur (Switzerland) populations. In 2005, the ibex population at Champagny (633 adults counted, *Recensement des populations de bouquetins des Alpes dans le Parc national de la Vanoise- Eté,* 2005) and the mean population growth rate (λ=1.11) was higher than that of the Maurienne population and was typical of a colonizing population (Loison et al., 2002). Between the spring 2007 and the summer 2008, a massive mortality event, due to an epizootic pneumonia (Garnier et al., 2016) occurred, which led the size of both populations to decrease. In beginning of summer 2008, the Maurienne and the Champagny populations included 815 and 662 adults, respectively, whereas in 2011 when the population decline halted, the populations had relatively similar size (410 and 481 adults at Maurienne and Champagny, respectively, *Recensement des populations de bouquetin des Alpes dans le parc National de la Vanoise- Été*, 2011).

CAPTURE-RECAPTURE FRAMEWORK

Our study is based on individually-based longitudinal data collected on ibex that were captured each spring and marked with visual collars and color-coded ear tags. Age at capture was determined by counting horn annuli (Geist, 1966). Between April 1997 and June 2015 a total of 123 adult females (79 and 44 at Maurienne and Champagny, respectively) and 92 adult males (34 and 58 in Maurienne and Champagny, respectively) were captured and marked, which corresponds to an average of 11.9

newly marked individuals/year (range 2-30/year), but not in 2007 when no individuals were caught. Before April 2008, females were only captured in Maurienne. We regularly surveyed the study area throughout the year (~ 100 person-day/year/population) to record marked ibex. Due to generally high yearly survival, marked individuals were monitored over many years (5.39 ± 2.99, mean ± SD, range 0.2-15.41 year). On average 36.70 ± 14.13 (mean ± SD) females and 39.45 ± 9.21 males were monitored each year (see Appendix 2 for further details). Each ibex was observed on average 11.92 times a year (range 1-39 times/year). During the study, 33 ibex were recovered as dead.

CLIMATE DATA

Local climate data were extracted from weather stations of the French national meteorological institute (MeteoFrance): the Aussois station (at 1467 m) located 7 km away from the Maurienne population and the Pralognan station (at 1420m) located 11 km away from the Champagny population. As snow depth data were not available after January 2016 in the Aussois station, we use data from the closest station (at Termignon, see Appendix 1). For these stations, we downloaded average monthly temperatures (i.e. average of daily temperatures for one month) and total precipitations in winter (from November 1st to March 31st), spring (from April 30th to June 30th) and summer (from July 1st to September 30th), as well as snow depths (i.e. sum of daily measures of snow depth) in winter.

PLANT PHENOLOGY DATA

We extracted Normalized Differential Vegetation Index (Tucker et al., 2005) data from SPOT-VEGETATION (from April 1998 to May 2014, French Spatial Agency) and from

PROBA-V (from October 2013, European Spatial Agency, available at http://vito-eodata.be) with 1km^2 resolution and a 10-day synthesis. To take into account spatial range used by ibex, we used the Kernel method (Worton, 1989), which is a common tool to estimate home range size (Seaman & Powell, 1996), to assess the location probability density of marked ibex for each sex and population. We then calculated NDVI on the 90% Kernel (using AdehabitatHR, Calenge, 2011) after removing glaciers, lakes and urban habitat (using QGIS 1.8.0 software) (see Appendix 1).

We used the sum of trimonthly NDVI values (INDVI) from April 1st to August 31st to measure the overall productivity in summer (Pettorelli, Vik, et al., 2005). We also used NDVI measurements to distinguish early from late annual onsets of vegetation growth. We used the sum of three NDVI values in June (NDVI_june) to estimate the timing of the onset of vegetation growth. To estimate the rate of change of plant productivity during the green-up period, we estimated the maximal slope between two trimonthly NDVI values from early May to early July (see Pettorelli et al., 2007 for further details on the method).

STATISTICAL ANALYSES

To perform the survival analysis, we used two datasets built in a Capture-Recapture framework (i.e. including individual capture-resighting-recovery histories) to account for the longer monitoring period of females at Maurienne. The first dataset (dataset 1 thereafter) only included females at Maurienne, from June 1st 1997 to November 30th 2019 (N=79 individuals) and the second dataset (dataset 2 thereafter) included females and males from Maurienne and Champagny from March 1st 2009 to November 30th 2019 (N=170 individuals).

We used a special case of Capture-Recapture multi-state model (Lebreton & Pradel, 2002) that allowed combining data from re-sightings of live animals and dead recoveries (Lebreton et al., 1995). For each year of monitoring, four re-sighting periods were defined, corresponding to the four seasons: spring (from March 1st to May 31st), summer (from June 1st to August 31st) – when births occur, autumn (from September 1st to November 30th) and winter (from December 1st to February 28th). The goodness-of-fit of the Cormack-Jolly-Seber model (i.e. the full time-dependent model) based on live recapture-resighting only was performed using the software U-CARE 2.3.4 (Choquet et al. 2009). The CJS model fitted the data adequately for dataset1 (GOF test: $\chi^2 = 81.97$, df =109, p = 0.98) but not for dataset2 (GOF test: $\chi^2 = 231.24$, df =163, p=<0.001), revealing trap-dependence for males in Champagny population in this second dataset ($\chi^2 = 89.43$, df =27, p=<0.001). When detection is very high like here, some cells of the contingency tables have very low expected values. The Pearson chi-square is inflated in these circumstances, and therefore not reliable. These tests also support the existence of individual heterogeneity of capture rates in the dataset2, which was due to a single individual that was missed at two successive occasions while all other individuals were systematically detected. We thus decided to ignore this effect.

The model was fitted in a multi-event framework (Pradel, 2005). We used a model with three states: ‘Alive’, ‘Just Dead’ and ‘Dead’. ‘Just Dead’ is the state reached just after the death of an individual, where dead individuals can be recovered; ‘Dead’ includes all non-detected deaths and is a non-observable state. The ‘events’ are here the observation status of the individuals i.e. ‘not seen’, ‘resighted’ and ‘recovered’. All models were described by the vector of probabilities of the initial states (states at first capture), the matrix of transition probabilities and the matrix of event probabilities linking events to states. This modelling design allowed estimating survival probability

(i.e. the transition probability from state ‘Alive’ to state ‘Alive’) in each group, as well as resighting and dead-recovery probability.

Observation conditions were expected to vary substantially according to season because ibex use different seasonal areas and their activity depends on weather conditions (Grignolio et al., 2003, 2004). Moreover, the accessibility to study area changed among seasons. We therefore modelled season-dependent (4S) re-sighting probabilities. Before analysing survival probabilities, we also controlled for potential confounding effect of epizootics, sex, and population on re-sighting probabilities. As the number of marked ibex found dead each season on the whole study period was low (min=4, max=12), we modelled a constant dead-recovery probability.

Analyses were performed for each dataset using the same procedure. In a first step we tested the effect of age, as well as the effect of sex and population for dataset 2, to identify a reference model. To account for marked sex differences in mean adult survival generally reported in large herbivores facing limiting resources (Toïgo & Gaillard, 2003), and the widespread occurrence of senescence in these species (Gaillard et al., 2017), we built a three age-class model: 1) prime-aged adults (2-7 years), 2) old adults (8-13 years) and 3) senescent adults (+13 years) for both sexes, as previously described for Alpine ibex (Toïgo et al., 2007). We also built a full age-dependent model to check whether this model well captured age-dependence in survival of both sexes (see Appendix 3). As the epizootics occurred over a short time period and affected both populations (Garnier et al., 2016), we also looked for differences in survival among three periods (before epizootic (BE), during epizootic (E), and after epizootic (AE)). The model selected from this first analysis was defined as the ‘reference model’.

In a second step, we tested whether average survival during the study period differed among seasons, with a single additive effect to that of age-classes. To explore if ibex were more susceptible to die in winter with harsh climatic conditions, we built a model where survival in winter (win, from December 1st to February 28th) differed from survival in other seasons (spr&sum&aut, spanning from March 1st to November 30th) for all age-classes. To test whether survival probability was lower in spring when body condition is low, we built a model where survival in spring (spr, from March 1st to May 31st) differed from survival in other seasons (sum&aut&win, spanning from June 1st to February 28th). In the same way we fitted models where survival in winter and spring (win&spr, from December 1st to May 31st), or summer (sum, from June 1st to August 31st) differed from survival in other seasons. To test whether among-year variation in survival did not mask average seasonal variation in survival, we also fitted models that included yearly variation in addition to seasonal variation.

The third step was to study if environmental parameters had a structural effect on annual variation in seasonal adult survival. To limit the number of tests and increase the statistical power, we grouped seasons two by two and defined two 6-month periods (including two equal three-monthly survival probabilities): a winter period from December 1st to May 31st and a summer period from June 1st to November 30st. We then fitted a model including among-year variation in winter period and summer period survival probabilities. We tested the effect of environmental conditions by including environmental covariate in the survival model for each 6-month period and for each sex separately. As some environmental conditions (e.g. climatic conditions in spring, in summer and in the winter and NDVI) were correlated, all predictor variables were tested separately to avoid multi-collinearity problems (Dormann et al., 2013). We first tested the influence of NDVI, weather conditions in spring, in summer and in the

preceding winter on summer adult survival. In the same way we tested the influence of NDVI and weather conditions in winter and in the preceding spring and summer on winter adult survival. For dataset2, we fitted a model including two intercepts (one for each population) and a single slope for the effect of environmental conditions on both populations. We performed an analysis of deviance (ANODEV; Skalski et al., 1993) to test whether environmental covariates explained a statistically significant proportion of temporal variation recorded in adult survival (Grosbois et al., 2008). For the steps 2 and 3 of the analysis of the first dataset, survival throughout a large period including the epizootic and nine months (*i.e.* from 2006 December 1st to 2009 May 31st) after was estimated with a specific parameter to avoid confounding effects of disease and other environmental conditions. We excluded the epizootic period from the analysis of the influence of environmental covariates.

All models were fitted with E-surge 1.8.5 (Choquet et al., 2009). Model selection was performed using QAICc (Burnham & Anderson, 2004). All estimates are given with 95% confidence interval in brackets or with standard error (estimate ± SE).

Results

The three age-class model well captured the full age-dependent variation observed in survival probability for both females and males (see Appendix 3).

FEMALES IN THE MAURIENNE POPULATION (1997-2019- DATASET 1)

Resighting and dead recovery probabilities

The selected model included different resighting probabilities among seasons but no detectable difference before, during or after the epizootics (see Appendix 4). Resighting probabilities were highest in summer (0.93 [0.90-0.95]), and slightly lower in autumn and winter (0.84 [0.80-0.87]) and in spring (0.85 [0.81-0.88]) (see Appendix 5). The dead recovery probability was quite low (0.19 [0.12-0.30]).

Seasonal survival probabilities

Seasonal survival was strongly influenced by age (Figure 1A). For a given age-class, we did not observe any difference in survival probability before and after the epizootic. Outside the epizootic, the seasonal survival was very high for both prime-aged (0.987 [0.977-0.993]) and old adult females (0.977 [0.961-0.986]), but a bit lower for senescent females (0.937 [0.883-0.967], model 5 in Appendix 4). Seasonal variation in adult survival was not supported (ΔAICc>2 between the best model and models 10, 11, 12 and 13) and all models including an effect of year (outside epizootic period) and an additive effect of winter (model 16, AICc=2077.08), spring (model 18, AICc=2077.30), winter&spring (model 17, AICc=2077.16) or summer (model 15, AICc=2076.50) periods did not outperform the model only including yearly variation (model 14, AICc=2075.22). Models with seasonal variations in adult survival better fitted the data with an average constant survival among years than with annual variation in survival (models 10, 11, 12, 13 vs. models 15, 16, 17, 18 in Appendix 4).

Impact of environmental conditions on survival probabilities

For females at Maurienne, the three best models (Appendix 4, model 20, 21,22) included an effect of environmental conditions on adult survival during the summer period. According to the ANODEV ($Ftest_{cst/co/t}$), seasonal adult survival increased with

total precipitations in spring (F=9.50, df=3 and 122, β-slope=0.53±0.24, 19% of the variance explained) and decreased with both increasing sum of NDVI values in June (F=12.28, df=3 and 122, β=-0.50±0.19, 24% of the variance explained) and increasing total NDVI from April 1st to August 31st (F=6.66, df=3 and 122, β=-0.45±0.21, 14% of the variance explained). These three predictor variables were strongly correlated (total NDVI and NDVI in June: r=0.97, total NDVI and total precipitations in spring: r=-0.73, NDVI in June and total precipitations in spring: r=-0.6). Adult survival during the summer period was higher in years with high precipitations from March to May, with an early timing of the onset of vegetation growth, and with a high vegetal productivity (Figure 2, p<0.01 for all covariates).

Models assessing the impact of environmental covariates on adult survival during the winter period revealed a negative effect of total precipitations in winter (F=20.14, df=3 and 119, β=-0.70±0.19, 34% of the variance explained), as well as a negative effect of average temperature in spring (F=10.78, df=3 and 119, β=-0.69±0.26, 21% of the variance explained). These two predictors were only weakly correlated (r=0.30). Adult survival was then lower when the precipitations from December to February were high following a warm spring (Figure 3, p<0.01 for all covariates).

MAURIENNE AND CHAMPAGNY POPULATION (2009-2019- DATASET 2)

Resighting and dead recovery probabilities

Resighting probabilities were high and differed among seasons and populations (see Appendix 6). Detection probability was lower in winter at Champagny (0.81 [0.77-0.85]) and in autumn at Maurienne (0.82 [0.78-0.86]), and higher in summer in both populations (

0.92 [0.89-0.95] in Maurienne and 0.93 [0.91-0.95] in Champagny) (see Appendix 7). The dead recovery probability was quite low (0.21 [0.14-0.28]).

Seasonal survival

The selected model (model 9 in Appendix 6) of variation in seasonal adult survival included interactive effects of sex and age (Figure 1B), but not between-population differences. For both sexes, mean trimonthly survival probability displayed the same senescence pattern, with a decreasing survival from prime-aged adults (females: 0.98 [0.97-0.99], males: 0.98 [0.96-0.98]) to senescent adults (females: 0.94 [0.91-0.96], males: 0.76 [0.59-0.87]), and intermediate survival for 'old adult' (females: 0.97 [0.96-0.98], males: 0.94 [0.92-0.96]). Difference between sexes increased with age, this senescence pattern being more pronounced in males. As in the previous analysis, we did not detect any difference among seasons in average survival (ΔAICc>2 between the best model and models 15,16,17 and 18). We did not find any support for seasonal variation in survival, as models including among-year variation and additive effect of winter (model 22, AICc=3541.65), spring (model 20, AICc=3541.05), winter&spring (model 23, AICc=3541.65) or summer (model 21, AICc=3541.19) period did not outperform the model only including yearly variation (model 19, AICc=3537.03). Models with seasonal variation in adult survival better fitted the data with an average constant survival among years than with annual variation in adult survival (models 15, 16, 17, 18 vs. models 20, 21, 22, 23 in Appendix 6).

Impact of environmental conditions

For males, environmental conditions influenced adult survival during the summer period (Appendix 6, model 25 & 26). According to the ANODEV ($Ftest_{cst/co/t}$), the adult

summer survival probability increased with average temperature the preceding winter (F=5.24, df=6 and 77, β-slope=0.48±0.20, 29% of the variance explained) and decreased with increasing sum of NDVI sum from April 1st to August 31st (F=3.37, df=6 and 77, β=-0.42±0.19, 21% of the variance explained) (Figure 4, p< 0.01 for both covariates). These variables were not strongly correlated (r=-0.56). Adult survival during the summer period was then lower after a cold winter, and during years with high vegetation productivity. We found no detectable effect of covariates on male adult survival during the winter period.

Results for females in both populations confirmed the findings we reported above for females at Maurienne from 1997 to 2019. The adult survival during the summer period increased with both total precipitations in spring (model 49, F=3.01, df=6 and 88, β-slope=0.43±0.20, p<0.025, 17% of the variance explained) and maximal slope in NDVI (model 50, F=2.88, df=6 and 88, β-slope=0.52±0.28, p<0.025, 16% of the variance explained). During the winter period, adult female survival decreased with increasing average temperature in spring (model 61, F=4.80, df=6 and 83, β-slope=-0.68±0.27, p<0.01, 26% of the variance explained) and with increasing total precipitation in winter (model 62, F=2.75, df=6 and 83, β-slope=-0.46±0.19, p<0.025, 17% of the variance explained).

Discussion

We found no evidence that a season concentrates annual mortality of ibex, both on average or when taking into account yearly variation. Age-class specific survival probabilities were thus similar across seasons within a given year. However, we found evidence of yearly variation in seasonal survival, both in summer and in winter periods.

Our results show that environmental conditions do affect seasonal and age class-specific survival of adult ibex both directly by involving weather conditions and indirectly through plant phenology and resource availability.

As expected, adult survival changed with age, from a high survival during the prime-age stage to a much lower survival for oldest individuals, confirming the widespread occurrence of actuarial senescence in large herbivores (Loison et al. 1999a, Nussey et al. 2013). Both male and female ibex displayed actuarial senescence as commonly reported in large herbivores (see Gaillard et al. 2003 for a review) and previously reported in another ibex population (Toïgo et al., 2007). Like this latter study, no between-sex differences occurred in seasonal survival during the prime-aged stage and peaked among oldest individuals, but contrary to this previous study, sex differences also occurred in old adults in the two populations studied here. Increasing sex differences in survival with increasing age we report in both ibex populations seem to be the rule in large iteroparous and highly dimorphic species, and several hypotheses have been put forward to explain this pattern. Female-biased survival may result from immediate or long-term mating costs by males, as proposed in Bighorn sheep (Jorgenson et al., 1997). Sex differences in adult survival should also increase with increasingly adverse environmental conditions, such as high density or low food availability (Bonenfant et al., 2002; Toïgo & Gaillard, 2003). As we studied ibex populations following an epizootic with high mortality due to bronchopneumonia (Garnier et al., 2016), population density was quite low and unlikely to explain sex differences in survival we reported. On the other hand, ibex males have greater energy requirements due to their much larger size. The epizootic that occurred in 2007-2008 might have affected males' physiological capacities through immune defence more than females (Clutton-Brock et al., 1985), and led to a lower survival in the ten years

following the disease. We found that females at Maurienne displayed similar seasonal survival before and after the epizootic, but unfortunately, we did not monitor males before 2007 to confirm this hypothesis.

In mountain ungulates, most previous studies assumed that winter is the critical season that concentrates most annual adult mortality (Bleu et al., 2015; e.g. Loison et al., 1999). In other ibex populations, winter conditions have also been reported to drive population fluctuations, unfavourable climatic conditions in winter resulting in low food availability, a depletion of body condition, leading finally to a decline in survival (Jacobson et al., 2004). Winter mortality also increases when avalanches occur (Von Hardenberg et al., 2000). Yet, contrary to our expectations, we did not find any evidence for lower adult survival during winter and/or early spring, corresponding to the period with deep snow and low temperature, in either females or males. The absence of impact of harsh wintering conditions might be explained by behavioural or physiological adaptations that limit the susceptibility of ibex to winter weather conditions, as reported in other large herbivores (Cuyler & Øritsland, 1993). Ibex are partially ectothermic and use basking associated with a metabolic depression, which apparently enables a thrifty use of body fat reserves, the major metabolic fuel during winter (Signer et al., 2011). This specificity might allow ibex to survive even under extremely harsh winter conditions despite the virtual absence of food. Another explanation involves changes in habitat use. In winter, ibex use the steepest slopes facing south, where the snow quickly melts and allows a faster access to foraging resource, and find refuges near crest and in highest part of rocky bars to avoid avalanches (Couturier, 1962).

Although winter mortality was overall not higher than summer mortality, we found evidence that weather conditions in winter have an immediate impact on adult

survival. Strong precipitations in winter were associated with lower female adult survival. As meteorological stations we used were at lower elevation than ibex winter range, winter precipitation is probably a good proxy of snow abundance experienced by individuals. The negative effect of winter severity on survival is likely mediated by snow depth, which limits movements and thus access to vegetation and increases energy requirements. Interestingly, we did not find the same negative impact of winter precipitations on male adult survival, for which none of the environmental factors we tested had a detectable effect on winter survival. Larger body size allowing males to store larger body reserves could allow them to buffer the effect of snowy winters on survival better than females. Yet the effect of harsh winter conditions on male adult survival could be more complex than a simple direct effect on winter survival, as indicated by our finding of a delayed effect of adverse climatic conditions in winter (i.e. low temperatures) on summer survival. That means that, even if males have more abilities to cope with harsh winter conditions, consequences of harsh winter conditions could be delayed, even until the summer period where resources peak. Males might end a harsh winter with a very low body condition and be unable to replenish their body reserves before the rutting period and the beginning of the next winter. We failed to detect any direct effect of high temperatures in summer, contrary to what has been reported in other large herbivore species that are very sensitive to high temperatures (van Beest & Milner, 2013). Ibex buffer impact of high temperature by using higher altitudes when temperature is hot, utilizing areas where forage productivity is lower, without compensating this decrease in resource with a higher foraging effort, which could affect survival negatively (Mason et al., 2017). Our study demonstrates that this trade-off between thermoregulation and foraging has no impact on either summer survival or following winter survival.

In a capital breeder such as ibex, the capacity to store body reserve during the summer period is key to survive over the next winter. Our results indicate that this carry-over effect is mediated by vegetation phenology for females, as climatic conditions in spring affect negatively winter survival. As forage quality is higher in the plant-growing season and declines rapidly over time with the vegetation maturation (Crawley, 1983), warm temperatures in spring when snow melts at high altitude generate high productivity in June, reduce the period of high quality resources, and lower the availability of resources available at the end of the summer (Pettorelli et al., 2007). But climatic conditions also immediately impact survival through resource availability, as early vegetation green-up in spring in association with low precipitations and thus less snow slower vegetation growth, which can lead to decrease female summer survival. In males this effect was weaker and rather linked to overall vegetation productivity from April to August, which lowers survival. This implies that, in females, lower quality vegetation could not only jeopardize survival during the next winter, but also compromise survival in summer. This higher sensibility of females to variation in phenology, and then to vegetation quality, could be linked to energetic costs supported by females for lactation, possibly leading to a lower body condition. In this species, harsh environmental conditions are known to increase reproductive costs (Garnier et al., 2016) with a negative impact on survival. In males, the negative effect of overall vegetation productivity on summer survival we report was surprising. In another ibex species (*Capra sibirica*) males indeed preferred the most abundant plant species while females selected plants with higher nutritional content (Han et al., 2020). Years with higher vegetation productivity should then have favored male survival. In our study, we used satellite measurement of NDVI at a large scale corresponding to ibex annual home range. Total NDVI from April to August could be a proxy of the speed of

vegetation growth rather than an indicator of resource availability. Survival of both males and females would thus be more likely driven by vegetation quality than by its biomass.

We found that climatic conditions can affect immediately adult survival and that individual ibex partly buffer harsh conditions by displaying specific adaptations in terms of building body reserves and changing seasonally their habitat use. However, delayed influence of spring conditions on vegetation is crucial and indirectly affects adult survival, differently between sexes. While carry-over effects of weather conditions mediated through vegetation phenology has been reported for recruitment (Pettorelli et al., 2007; Plard et al., 2014), we provide first evidence of these mechanisms for adult survival in a long-lived iteroparous vertebrate. In a context of climate change and global warming, interactions between direct and indirect impacts of climatic conditions, particularly through changes in vegetation phenology could have increasing consequences on ungulate population dynamics, adult survival having the greatest potential impact on population growth (Gaillard et al., 2013).

REFERENCES

Albon, S. D., Irvine, R. Justin., Halvorsen, O., Langvatn, R., Loe, L. E., Ropstad, E., Veiberg, V., van der Wal, R., Bjørkvoll, E. M., Duff, E. I., Hansen, B. B., Lee, A. M., Tveraa, T., & Stien, A. (2017). Contrasting effects of summer and winter warming on body mass explain population dynamics in a food-limited Arctic herbivore. *Global Change Biology*, *23*(4), 1374–1389. https://doi.org/10.1111/gcb.13435

Aublet, J. F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D., & Bassano, B. (2009). Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (Capra ibex) in summer. *Oecologia*, *159*(1), 237–247. https://doi.org/10.1007/s00442-008-1198-4

Baker, J. D., & Thompson, P. M. (2007). Temporal and spatial variation in age-specific survival rates of a long-lived mammal, the Hawaiian monk seal. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences*, *274*(1608), 407–415. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3737

Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2003). Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences*, *270*(1529), 2111–2116. https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2488

Barrett, M. W. (1982). Distribution, behavior, and mortality of pronghorns during a severe winter in Alberta. *The Journal of Wildlife Management*, *46*(4), 991–1002. https://doi.org/10.2307/3808232

Beniston, M. (1997). Variations of snow depth and duration in the Swiss Alps over the last 50 years: Links to changes in large-scale climatic forcings. *Climatic Change*, *36*(3–4), 281–300. https://doi.org/10.1023/a:1005310214361

Bleu, J., Herfindal, I., Loison, A., Kwak, A. G., Garel, M., Toïgo, C., Rempfler, T., Filli, F., & Saether, B.-. E. (2015). Age-specific survival and annual variation in survival of female chamois differ between populations. *Oecologia*, 1–8. https://doi.org/10.1007/s00442-015-3420-5

Blums, P., Nichols, J. D., Hines, J. E., & Mednis, A. (2002). Sources of variation in survival and breeding site fidelity in three species of European ducks. *Journal of Animal Ecology*, *71*(3), 438–450. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00613.x

Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M., Loe, L. E., Blanchard, P., Pettorelli, N., Owen-Smith, N., Du Toit, J., & Duncan, P. (2009). Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research*, *41*, 313–357. https://doi.org/10.1016/s0065-2504(09)00405-x

Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Klein, F., & Loison, A. (2002). Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer Cervus elaphus in a temperate forest. *Ecography*, *25*(4), 446–458. https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250407.x

Bright, J. L., & Hervert, J. J. (2005). Adult and fawn mortality of Sonoran pronghorn. *Wildlife Society Bulletin*, *33*(1), 43–50. https://doi.org/10.2193/0091-7648(2005)33[43:AAFMOS]2.0.CO;2

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference—Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, *33*(2), 261–304. https://doi.org/10.1177/0049124104268644

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

Caughley, G. (1966). Mortality patterns in Mammals. *Ecology*, *47*(6), 906–918. https://doi.org/10.2307/1935638

Choquet, R., Rouan, L., & Pradel, R. (2009). Program E-SURGE: A software application for fitting Multievent models. *Environmental and Ecological Statistics*, 845–865.

Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., & Albon, S. D. (1982). *Red deer. Behavior and ecology of two sexes*. Edinburgh University Press.

Clutton-Brock, T. H., Major, M., & Guiness, F. E. (1985). Population regulation in male and female red deer. *Journal of Animal Ecology*, *54*(3), 831–846. https://doi.org/10.2307/4381

Coulson, T., Gaillard, J.-M., & Festa-Bianchet, M. (2005). Decomposing the variation in population growth into contributions from multiple demographic rates. *Journal of Animal Ecology*, *74*(4), 789–801. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00975.x

Couturier, M. A. J. (1962). *Le bouquetin des Alpes*. Imp. Allier.

Crawley, M. J. (1983). *Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell.

Cuyler, L. C., & Øritsland, N. A. (1993). Metabolic strategies for winter survival by Svalbard reindeer. *Canadian Journal of Zoology*, *71*(9), 1787–1792. https://doi.org/10.1139/z93-254

Darinot, F., & Martinot, J. P. (1994). Les populations de Bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex L.*) dans le Parc national de la Vanoise : Bilan de trente années de protection. *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise*, *XVIII*, 177–204.

Delgiudice, G. D., Fieberg, J., Riggs, M. R., Powell, M. C., & Pan, W. (2006). A Long-Term Age-Specific Survival Analysis of Female White-Tailed Deer. *The Journal of Wildlife Management*, *70*(6), 1556–1568. https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[1556:ALASAO]2.0.CO;2

Delgiudice, G. D., Riggs, M. R., Joly, P., & Pan, W. (2002). Winter severity, survival, and cause-specific mortality of female white-tailed deer in North-Central Minnesota. *Journal of Wildlife Management*, *66*(3), 698–717. https://doi.org/10.2307/3803136

Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, *36*(1), 27–46. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x

Douhard, M., Guillemette, S., Festa-Bianchet, M., & Pelletier, F. (2018). Drivers and demographic consequences of seasonal mass changes in an alpine ungulate. *Ecology*, *99*(3), 724–734. https://doi.org/10.1002/ecy.2141

Eberhardt, L. L. (2002). A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology*, *83*(10), 2841–2854. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2841:APFPAO]2.0.CO;2

Fay, R., Barbraud, C., Delord, K., & Weimerskirch, H. (2017). Contrasting effects of climate and population density over time and life stages in a long-lived seabird. *Functional Ecology*, *31*(6), 1275–1284. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12831

Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., & Cote, S. D. (2003). Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology*, *72*(4), 640–649. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00735.x

Franklin, A. B., Anderson, D. R., Gutiérrez, R. J., & Burnham, K. P. (2000). Climate, habitat quality, and fitness in Northern spotted owl populations in Northwestern California. *Ecological Monographs*, *70*(4), 539–590. https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0539:CHQAFI]2.0.CO;2

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Delorme, D., & Jorgenson, J. T. (2000). Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *267*(1442), 471–477. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1024

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N. G., Loison, A., & Toïgo, C. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *31*, 367–393. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.367

Gaillard, J.-M., Garratt, M., & Lemaître, J.-F. (2017). Senescence in mammalian life-history traits. In *The evolution of senescence in the tree of life* (Cambridge Univ. Press, pp. 126–155). Shefferson, R.P., Jones O.R. and Salguero-Gomez R.

Gaillard, J.-M., Mark Hewison, A. J., Klein, F., Plard, F., Douhard, M., Davison, R., & Bonenfant, C. (2013). How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer. *Ecology Letters*, *16*, 48–57. https://doi.org/10.1111/ele.12059

Garnier, A., Gaillard, J.-M., Gauthier, D., & Besnard, A. (2016). What shapes fitness costs of reproduction in long- lived iteroparous species? A case study on the Alpine ibex. *Ecology*, *97*(1), 205–214. https://doi.org/10.1890/15-0014.1

Geist, V. (1966). Evolution of horn-like organs. *Behaviour*, *27*, 175–214.

Girard, I., Gauthier, D., & Martinot, J. P. (1998). Evolution démographique des populations de bouquetin des Alpes (Capra ibex ibex) présentes dans le Parc national de la Vanoise ou réintroduites à partir de celui-ci. *Game & Wildlife*, *15*, 417–431.

Girard, I., Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Gauthier, D., & Martinot, J. P. (1999). Survival patterns of Alpine ibex (Capra ibex ibex) in the Vanoise National Park. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, *54*(3), 235–251.

Grande, J. M., Serrano, D., Tavecchia, G., Carrete, M., Ceballos, O., Díaz-Delgado, R., Tella, J. L., & Donázar, J. A. (2009). Survival in a long-lived territorial migrant: effects of life-history traits and ecological conditions in wintering and breeding areas. *Oikos*, *118*(4), 580–590. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17218.x

Grignolio, S., Parrini, F., Bassano, B., Luccarini, S., & Apollonio, M. (2003). Habitat selection in adult males of Alpine ibex, *Capra ibex ibex*. *Folia Zoologica*, *52*(2), 113–120. http://eprints.uniss.it/453/

Grignolio, S., Rossi, I., Bassano, B., Parrini, F., & Apollonio, M. (2004). Seasonal variations of spatial behaviour in female Alpine ibex (Capra ibex ibex) in relation to climatic conditions and age.

Ethology Ecology & Evolution, *16*(3), 255–264. https://doi.org/10.1080/08927014.2004.9522636

Grosbois, V., Gimenez, O., Gaillard, J.-M., Pradel, R., Barbraud, C., Clobert, J., Moller, A. P., & Weimerskirch, H. (2008). Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews*, *83*(3), 357–399. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00047.x

Han, L., Blank, D., Wang, M., da Silva, A. A., Yang, W., Ruckstuhl, K., & Alves, J. (2020). Diet differences between males and females in sexually dimorphic ungulates: A case study on Siberian ibex. *European Journal of Wildlife Research*, *66*(4), 55. https://doi.org/10.1007/s10344-020-01387-w

Jacobson, A. R., Provenzale, A., Von Hardenberg, A., Bassano, B., & Festa-Bianchet, M. (2004). Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology*, *85*(6), 1598–1610. https://doi.org/10.1890/02-0753

Jenouvrier, S., Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2005). Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology*, *86*(11), 2889–2903. https://doi.org/10.1890/05-0514

Jonas, T., Geiger, F., & Jenny, H. (2008). Mortality pattern of the Alpine chamois: The influence of snow–meteorological factors. *Annals of Glaciology*, *49*, 56–62. https://doi.org/10.3189/172756408787814735

Jorgenson, J. T., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., & Wishart, W. D. (1997). Effects of age, sex, disease, and density on survival of Bighorn sheep. *Ecology*, *78*(4), 1019–1032. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1019:eoasda]2.0.co;2

Knight, M. H. (1995). Drought-related mortality of wildlife in the southern Kalahari and the role of man. *African Journal of Ecology*, *33*(4), 377–394. https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1995.tb01047.x

Lebreton, J.-D., Morgan, B. J. T., Pradel, R., & Freeman, S. N. (1995). A simultaneous survival rate analysis of dead recovery and live recapture data. *Biometrics*, *51*(4), 1418–1428. https://doi.org/10.2307/2533272

Lebreton, J.-D., & Pradel, R. (2002). Multistate recapture models: Modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics*, *29*(1–4), 353–369. https://doi.org/10.1080/02664760120108638

Lemaître, J. F., Ronget, V., Tidière, M., Allainé, D., Berger, V., Cohas, A., Colchero, F., Conde, D. A., Garratt, M., Liker, A., Marais, G. A. B., Scheuerlein, A., Székely, T., & Gaillard, J.-M. (2020). Sex differences in adult lifespan and aging rates of mortality across wild mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(15), 8546–8553. https://doi.org/10.1073/pnas.1911999117

Lescroel, A., Dugger, K. M., Ballard, G., & Ainley, D. G. (2009). Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology*, *78*(4), 798–806. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01542.x

Loison, A., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., Jorgenson, J. T., & Jullien, J.-M. (1999). Age-specific survival in five populations of ungulates: Evidence of senescence. *Ecology*, *80*(8), 2539–2554. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2539:assifp]2.0.co;2

Loison, A., Toïgo, C., Appolinaire, J., & Michallet, J. (2002). Demographic processes in colonizing populations of isard (Rupicapra pyrenaica) and ibex (Capra ibex). *Journal of Zoology*, *256*, 199–205. https://doi.org/10.1017/s0952836902000237

Maniscalco, J. M., Springer, A. M., & Parker, P. (2010). High natality rates of endangered Steller sea lions in Kenai fjords, Alaska and perceptions of population status in the gulf of Alaska. *PLOS ONE*, *5*(4), e10076. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010076

Marchand, P., Garel, M., Bourgoin, G., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2015). Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. *Behavioral Ecology*, *26*(2), 472–482. https://doi.org/10.1093/beheco/aru212

Mason, T. H. E., Brivio, F., Stephens, P. A., Apollonio, M., & Grignolio, S. (2017). The behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species. *Behavioral Ecology*, *28*(3), 908–918. https://doi.org/10.1093/beheco/arx057

Nussey, D. H., Froy, H., Lemaitre, J. F., Gaillard, J.-M., & Austad, S. N. (2013). Senescence in natural populations of animals: Widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing Research Reviews*, *12*(1), 214–225. https://doi.org/10.1016/j.arr.2012.07.004

Ossi, F., Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., & Cagnacci, F. (2015). Snow sinking depth and forest canopy drive winter resource selection more than supplemental feeding in an alpine population of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*, *61*(1), 111–124. https://doi.org/10.1007/s10344-014-0879-z

Oswald, S. A., & Arnold, J.-M. (2012). Direct impacts of climatic warming on heat stress in endothermic species: Seabirds as bioindicators of changing thermoregulatory constraints. *Integrative Zoology*, *7*(2), 121–136. https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.00287.x

Parker, K. L., & Robbins, C. T. (1985). Thermoregulation in ungulates. In *Bioenergetics of wild herbivores* (CRC Press Incorporated, pp. 161–182). Hudson R.J, White R.G.

Partridge, L., & Harvey, P. H. (1988). The Ecological Context of Life History Evolution. *Science*, *241*(4872), 1449–1455. http://www.jstor.org/stable/1702671

Pettorelli, N., Pelletier, F., von Hardenberg, A., Festa-Bianchet, M., & Cote, S. D. (2007). Early onset of vegetation growth vs. Rapid green-up: Impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology*, *88*(2), 381–390. https://doi.org/10.1890/06-0875

Pettorelli, N., Vik, J. O., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Tucker, C. J., & Stenseth, N. C. (2005). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution*, *20*(9), 503–510. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.011

Pettorelli, N., Weladji, R. B., Holand, O., Mysterud, A., Breie, H., & Stenseth, N. C. (2005). The relative role of winter and spring conditions: Linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biology Letters*, *1*, 24–26. https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0262

Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, A. J. M., Delorme, D., Warnant, C., & Bonenfant, C. (2014). Mismatch between birth date and vegetation phenology slows the demography of roe deer. *PLOS Biology*, *12*(4), e1001828. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001828

Pradel, R. (2005). Multievent: An extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics*, *61*(2), 442–447. https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00318.x

Pradel, R., Gimenez, O., & Lebreton, J.-D. (2005). Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation*, *28*, 189–204.

Recensement des populations de bouquetin des Alpes dans le Parc national de la Vanoise- Été. (2011). [Technical Report]. Parc national de la Vanoise.

Recensement des populations de bouquetins des Alpes dans le Parc national de la Vanoise- Eté. (2005). [Technical Report]. Parc national de la Vanoise.

Reznick, D. N., Bryant, M. J., Roff, D., Ghalambor, C. K., & Ghalambor, D. E. (2004). Effect of extrinsic mortality on the evolution of senescence in guppies. *Nature*, *431*(7012), 1095–1099. https://doi.org/10.1038/nature02936

Richard, J. H., Wilmshurst, J., & Côté, S. D. (2014). The effect of snow on space use of an Alpine ungulate: recently fallen snow tells more than cumulative snow depth. *Canadian Journal of Zoology*, *92*(12), 1067–1074. https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0118

Rughetti, M., Toïgo, C., Von Hardenberg, A., Rocchia, E., & Festa-Bianchet, M. (2011). Effects of an exceptionally snowy winter on chamois survival. *Acta Theriologica*, *56*(4), 329–333. https://doi.org/10.1007/s13364-011-0040-2

Saether, B.-. E., & Bakke, Ø. (2000). Avian Life History Variation and Contribution of Demographic Traits to the Population Growth Rate. *Ecology*, *81*(3), 642–653. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0642:ALHVAC]2.0.CO;2

Seaman, D. E., & Powell, R. A. (1996). An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology*, *77*(7), 2075–2085. https://doi.org/10.2307/2265701

Signer, C., Ruf, T., & Arnold, W. (2011). Hypometabolism and basking: The strategies of Alpine ibex to endure harsh over-wintering conditions. *Functional Ecology*, *25*(3), 537–547. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01806.x

Simard, M. A., Coulson, T., Gingras, A., & Côté, S. D. (2010). Influence of density and climate on population dynamics of a large herbivore under harsh environmental conditions. *Journal of Wildlife Management*, *74*(8), 1671–1685. https://doi.org/10.2193/2009-258

Skalski, J. R., Hoffman, A., & Smith, S. G. (1993). Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. In *Marked Indiciduals in the study of bird population* (Birkäuser Verlag, pp. 9–28). J.-D. Lebreton and P.M. North.

Stearns, S. C. (1976). Life-history tactics: A review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology*, *51*(1), 3–47. https://doi.org/10.1086/409052

Székely, T., Liker, A., Freckleton, R. P., Fichtel, C., & Kappeler, P. M. (2014). Sex-biased survival predicts adult sex ratio variation in wild birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, *281*(1788), 20140342. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0342

Toïgo, C., & Gaillard, J.-M. (2003). Causes of sex-biased adult survival in ungulates: Sexual size dimorphism, mating tactic or environment harshness? *Oikos*, *101*(2), 376–384. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12073.x

Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Largo, E., Michallet, J., & Maillard, D. (2007). Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic Alpine ibex: Evidence for a conservative life-history tactic. *Journal of Animal Ecology*, *76*(4), 679–686. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01254.x

Tucker, C. J., Pinzon, J. E., Brown, M. E., Slayback, D. A., Pak, E. W., Mahoney, R., Vermote, E. F., & El Saleous, N. (2005). An extended AVHRR 8-km NDVI dataset compatible with MODIS and SPOT vegetation NDVI data. *International Journal of Remote Sensing*, *26*. https://doi.org/10.1080/01431160500168686

van Beest, F., & Milner, J. M. (2013). Behavioural responses to thermal conditions affect seasonal mass change in a heat-sensitive northern ungulate. *PLoS One*, *8*. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065972

Visscher, D. R., Merrill, E. H., Fortin, D., & Frair, J. L. (2006). Estimating woody browse availability for ungulates at increasing snow depths. *Forest Ecology and Management*, *222*(1), 348–354. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.035

Von Hardenberg, A., Bassano, B., Peracino, A., Jacobson, A. R., Von Hardenberg, J., & Provenzale, A. (2000). Preliminary analysis of the temporal variability of the alpine ibex population in the Gran Paradiso national park. *Journal of Moutain Ecology*, *5*, 195–204.

Weladji, R. B., Gaillard, J.-M., Yoccoz, N. G., Holand, O., Mysterud, A., Loison, A., Nieminen, M., & Stenseth, N. C. (2006). Good reindeer mothers live longer and become better in raising offspring. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, *273*(1591), 1239–1244. https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3393

Willisch, C. S., Biebach, I., Koller, U., Bucher, T., Marreros, N., Ryser-Degiorgis, M. P., Keller, L. F., & Neuhaus, P. (2012). Male reproductive pattern in a polygynous ungulate with a slow life-history: The role of age, social status and alternative mating tactics. *Evolutionary Ecology*, *26*(1), 187–206. https://doi.org/10.1007/s10682-011-9486-6

Worton, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilisation distribution in home-range studies. *Ecology*, *70*(1), 164–168. https://doi.org/10.2307/1938423

FIGURES

Figure 1: Seasonal survival (from one 3-month season to the following one) probability for adult ibex monitored in Vanoise National Park, Savoie, France from 1997 to 2015 (C1=2-7 yr old; C2= 8-13 yr old; C3=+13 yr old) in Maurienne and Champagny population.

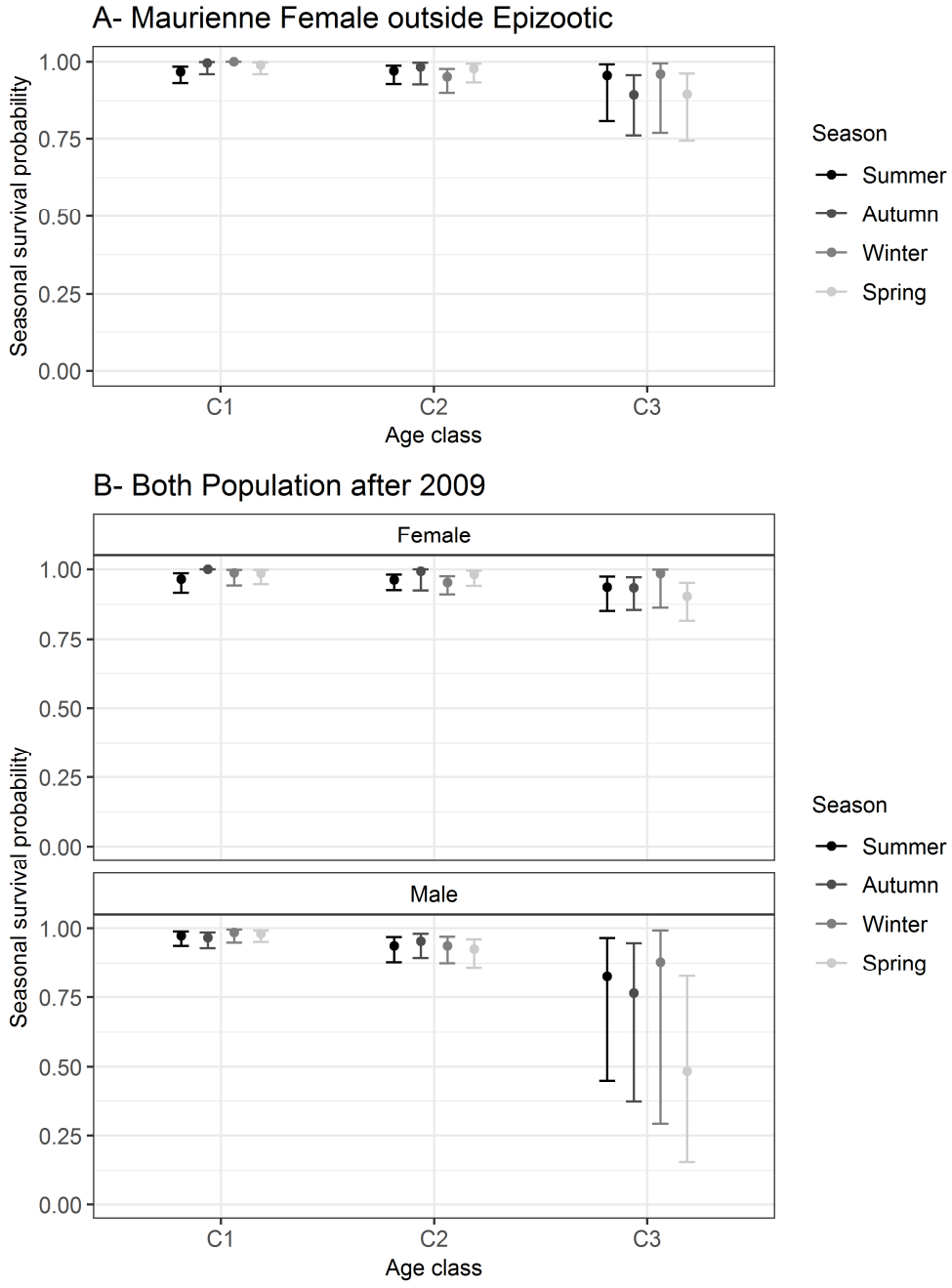


Figure 2: Effect of environmental variables (total precipitation from March 1st to May 30th and total NDVI in June) on the adult survival probability during the summer period (from June 1st to November 30th) in 8-13-year female ibex monitored in Maurienne population in Vanoise National Park, Savoie, France from 1997 to 2019.

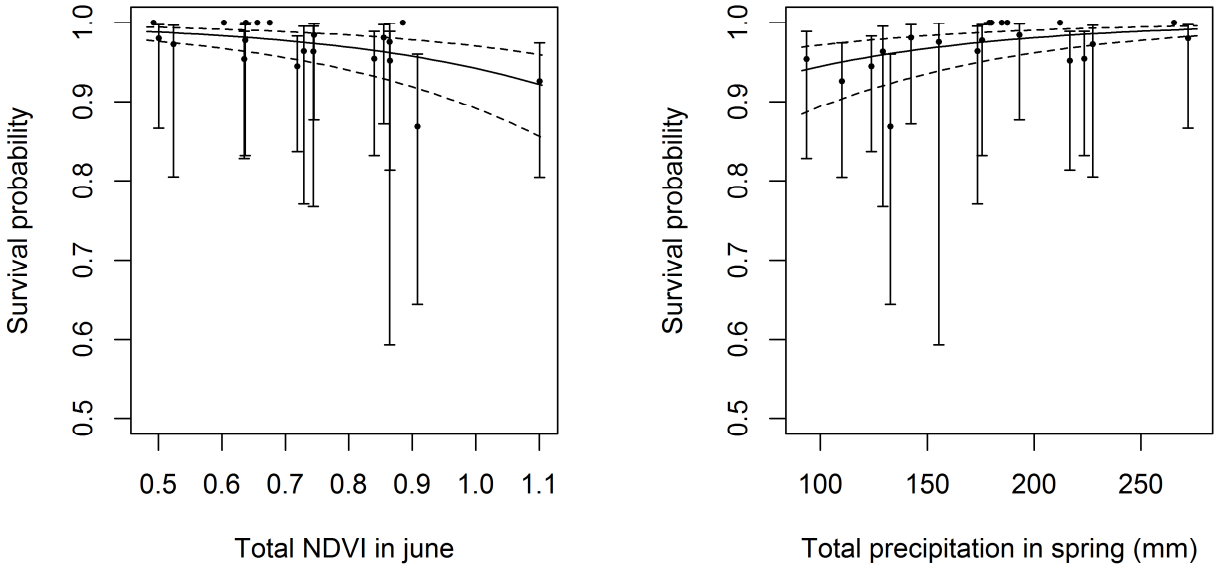


Figure 3: Effect of environmental variables (total precipitation from December 1st to February 28th and average temperature from March 1st to May 30th) on the adult survival during the winter period (from December 1st to May 31st) in 8-13-year female ibex monitored in Maurienne population in Vanoise National Park, Savoie, France from 1997 to 2019.

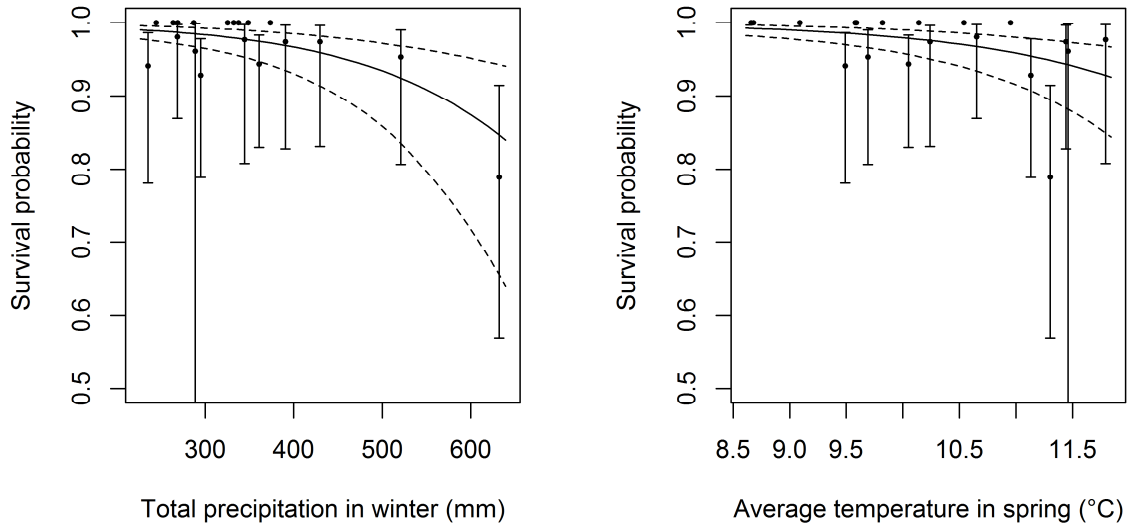
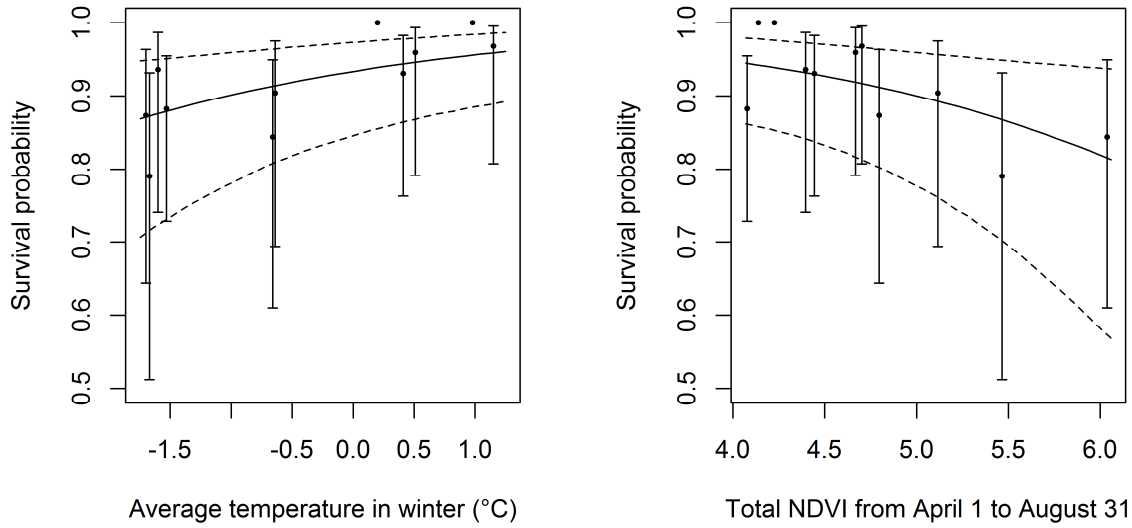


Figure 4: Effect of environmental variables (total precipitation from December 1st to February 28th and average temperature from March 1st to May 30th) on the adult survival probability during the summer period (from December 1st to May 31st) in 8-13-year male ibex monitored in Maurienne and Champagny populations in Vanoise National Park, Savoie, France from 2009 to 2019.





5

Discussion générale

En explorant les domaines de l'écologie comportementale et de la dynamique des populations, ce travail de doctorat participe à une meilleure compréhension des processus d'installation de populations réintroduites, ainsi que des mécanismes régissant la fluctuation de leurs effectifs une fois installées. Il apporte ainsi des éléments importants pour évaluer la réintroduction d'espèces protégées, ici les deux espèces de bouquetins (*Capra ibex* et *Capra pyrenaica*) présentes sur le territoire français. Après une synthèse des résultats obtenus dans les Chapitres 3 et 4, nous soulignerons l'apport de ces travaux en biologie de la conservation mais aussi les limites et difficultés méthodologiques rencontrées. Nous envisagerons ensuite des pistes pour de futurs travaux de recherche. Pour terminer, nous montrerons en quoi nos résultats peuvent orienter les actions la gestion conservatoire de ces deux espèces protégées en France.

5.1. Synthèse des résultats

Quels sont les facteurs qui influencent la dispersion post-lâcher ? (Chapitre 3.1, Article I)

L'analyse des distances entre les bouquetins ibériques réintroduits et le point de lâcher, appelée « dispersion post-lâcher » a permis de montrer que la tendance des individus à s'éloigner du site de lâcher est, durant la première année, multifactorielle. Elle dépend tout d'abord du sexe, les mâles s'éloignant plus que les femelles, et de l'âge, les mâles en âge de se reproduire s'éloignant plus que les juvéniles. Par ailleurs, le rôle des congénères est de première importance. En effet, lorsqu'un animal arrive sur un site où d'autres individus ont déjà été relâchés, il a tendance à rester à proximité, probablement parce que la présence de congénères lui indique des habitats favorables (zones refuges, sites d'alimentation) parmi d'autres critères (vigilance collective, opportunité de reproduction). La période à laquelle l'individu est relâché est primordiale, la dispersion post-lâcher étant minimale lorsque les réintroductions sont effectuées au printemps, et maximale quand les animaux sont relâchés en période de rut. Ces faits s'avèrent primordiaux pour les gestionnaires de ces espèces qui doivent adapter leur stratégie de réintroduction, en relâchant plutôt de jeunes mâles (moins de 6 ans), en réalisant les opérations au printemps et en les fractionnant en plusieurs

lâchers afin de favoriser la fixation d'un maximum d'individus au plus proche de la zone de lâcher.

Quels sont les facteurs influençant les variations temporelles de la fidélité spatiale ? (Chapitre 3.2, Article II)

L'analyse de la fidélité spatiale d'individus provenant de deux types de populations réintroduites a permis de mettre en évidence son émergence chez les bouquetins ibériques dans les premiers temps après leur réintroduction, mais aussi ses variations saisonnières chez les bouquetins des Alpes issus de populations installées (réintroduites plusieurs dizaines d'années auparavant dans le Parc national des Écrins). Dans les premiers temps après le lâcher, la mise en place de la fidélité spatiale est plus rapide chez les femelles que chez les mâles. Dans les populations installées, les variations saisonnières sont marquées avec, pour les deux sexes, une fidélité élevée en été, période-clé pour la reconstitution des réserves corporelles. En hiver, les contraintes liées à la neige entraînent une fidélité spatiale moindre, surtout pour les mâles, probablement à cause de leurs plus grands déplacements durant la période de rut. A travers la fidélité spatiale, nous illustrons comment la familiarité des individus avec leur habitat varie dans le temps et comment elle se met en place différemment en fonction des contraintes liées au sexe.

Quels facteurs déterminent les coûts de la reproduction ? (Chapitre 4.1, Article III)

En se basant sur un suivi individuel de femelles marquées durant 15 années dans une population ancienne de bouquetins des Alpes (Parc national de la Vanoise) avant, pendant et après une épizootie de bronchopneumonie ayant entraîné une forte mortalité, nous montrons que, hors la période d'épizootie, la capacité des femelles à se reproduire est très hétérogène, avec une majorité de « bonnes femelles » (76%) qui ont une probabilité élevée (entre 0,66 et 0,77) de mettre bas une année donnée, les autres présentant une probabilité très faible de mettre bas ($p<0,05$). Les coûts de la reproduction sur celle de l'année suivante sont faibles, la survie étant même légèrement supérieure pour les femelles qui mettent bas régulièrement. Ils sont imperceptibles sur la survie avant et après la période de l'épizootie. Cependant, durant l'épizootie, la survie des femelles ayant mis bas a diminué plus fortement que pour les

femelles sans cabri, marquant ainsi des coûts de la reproduction très importants. Nous suggérons que des conditions environnementales extrêmes pourraient donc défavoriser les meilleures femelles reproductrices, et ainsi contribuer à conserver une diversité de stratégies de reproduction dans la population.

Quels facteurs impactent les variations de la survie saisonnière ? (Chapitre 4.2, Article IV)

En modélisant les variations de survie inter- et intra-annuelles (=saisonnières) dans deux populations anciennes de bouquetins des Alpes (Parc national de la Vanoise), nous montrons qu'aucune des saisons ne concentre la mortalité annuelle. Cependant, les conditions climatiques affectent directement et/ou indirectement les variations annuelles de la survie en été et en hiver, et de manière différente pour chacun des sexes. Nous montrons que, même si les mâles amortissent mieux les mauvaises conditions hivernales, qui diminuent par contre directement la survie des femelles, leur survie est diminuée au cours de l'été suivant. Les conditions climatiques ont également un effet à travers la phénologie de la végétation. Un développement précoce de la végétation au printemps (et ainsi une inadéquation entre les besoins des animaux et la qualité des ressources) est associé à une diminution de la survie estivale des deux sexes, et affecte également la survie des femelles l'hiver suivant. Nous détectons ces effets dans toutes les classes d'âge, illustrant comment des conditions environnementales difficiles peuvent affecter la survie des populations d'ongulés, au-delà des seuls individus sénescents (13 ans et plus). Dans un contexte de changement climatique, nous suggérons que ces effets pourraient avoir des conséquences de plus en plus importantes sur les variations de la taille des populations d'ongulés de montagne.

5.2. Discussion des résultats

L’installation d’individus réintroduits

La connaissance de l’écologie du comportement est de plus en plus importante pour améliorer la conservation et la gestion de la faune sauvage (Berger-Tal et al., 2016). La compréhension des déplacements en phase d’installation constitue un élément-clé pour évaluer l’adaptation des individus relâchés à leur nouvel environnement et à d’éventuelles modifications de celui-ci. Le cadre conceptuel de l’écologie du déplacement prédit que le changement de l’état interne d’un individu (c'est-à-dire le niveau de connaissance qu’il a de son environnement) va provoquer une modification de ses mouvements (Fryxell et al., 2008; Nathan et al., 2008). Les individus réintroduits modifient leur comportement spatial avec l’acquisition de connaissances de leur nouvel espace selon un continuum allant de mouvements principalement exploratoires vers des mouvements basés sur la connaissance de l’habitat occupé dans un domaine vital familier (Berger-Tal & Saltz, 2014). Cette phase d’installation a été étudiée chez d’autres ongulés, comme le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) (Ryckman et al., 2010; Bleisch et al., 2017) ou le bison d’Amérique (*Bos bison*) (Jung, 2017). Chez le bouquetin ibérique, aucune étude n’est disponible à notre connaissance. Chez le bouquetin des Alpes, Tron et al. (1994) décrit les variations inter-individuelles de dispersion post-lâcher au cours de la première année et les différences entre trois sites de lâcher (Ecrins, Mercantour, Vercors), mais sans analyse statistique pour les étayer. Dans les Dolomites italiennes, une autre étude décrit le comportement de mâles réintroduits dans le cadre d’un renforcement de population (Scillitani et al., 2012, 2013). Elle montre que les mâles de bouquetin des Alpes transloqués utilisent presque immédiatement les mêmes habitats que les individus résidant sur le site mais que les nouveaux arrivants mettent deux à trois ans avant d’avoir des domaines vitaux de taille similaire aux résidants et d’être intégrés aux groupes sociaux.

Certains bouquetins ibériques réintroduits ont exploré de très vastes domaines durant la première année, voire les deux premières années après leur lâcher (Encadré 5, page 51 et Encadré 6, page 89, détail des données en Annexe 5 page 231). Nous avons d’abord mené de nombreuses analyses exploratoires pour essayer de définir des typologies de comportement spatial dans les deux premières années après le lâcher. La segmentation des trajectoires afin d’obtenir des séquences avec des

comportements homogènes (Lavielle, 1999, 2005; Barraquand & Benhamou, 2008) ou la classification du type de mouvement (migrateur, sédentaire, nomade) en utilisant le « Net Square Displacement » (Bunnefeld et al., 2011) ont montré une grande variabilité interindividuelle des mouvements, associée à une durée de suivi par GPS trop courte chez la majorité des individus pour attester d'une stabilisation du comportement.

En modélisant l'effet d'une variable « durée depuis le lâcher » sur un échantillon important d'individus réintroduits, nous nous sommes attachés à décrire les changements temporels dans leur utilisation de l'espace et les facteurs qui les influencent. Les choix techniques concernant le suivi des animaux, antérieurs au début de nos recherches, ont limité les données disponibles. Tous les individus lâchés, notamment les premiers arrivés dans le Parc national des Pyrénées, n'ont pas été équipés de collier GPS. Or, ces individus sont ceux qui ont montré les comportements exploratoires les plus importants. Pour étudier la dispersion post-lâcher (Article I), nous avons adapté notre méthodologie pour intégrer à nos modèles les observations visuelles et les localisations VHF d'un maximum d'individus, et avons focalisé notre recherche sur la première année après le lâcher. Enfin, étudier la mise en place des fidélités spatiale et d'habitat (Article II) a nécessité une réduction de l'échantillon aux seuls individus les plus longuement suivis par GPS.

Il est important de souligner ici que les sites de lâcher avaient tous été choisis comme répondant aux exigences écologiques de l'espèce (Crampe et al., 2012), ce qui explique que nos modèles ne sélectionnent pas le site de lâcher comme facteur ayant un effet sur le comportement spatial. Par ailleurs, les analyses préliminaires sur les taux de survie et de natalité ne montrent pas de différence significative entre les sites, ce qui suggère que tous les sites étaient adaptés et que les habitats (disponibilité alimentaire, présence de zones refuge par exemple) n'étaient pas un facteur limitant pour l'installation des individus.

Notre étude montre des contraintes différentes selon les sexes, ce qui corrobore d'autres études chez des ongulés réintroduits (Dolev et al., 2002). Les femelles restent plus proches du site de lâcher (Article I) et s'installent plus rapidement dans un habitat familier (Article II). Nous montrons que la fidélité spatiale met cependant environ deux ans à se mettre en place, et les femelles n'exploitent sans doute pas au mieux les ressources alimentaires en été (période-clé pour la reproduction chez un capital breeder) dans les premiers temps après le lâcher. Ceci pourrait expliquer le faible taux

de reproduction les deux premières années après la réintroduction (voir Introduction générale- Encadré 2 page 28). Les mâles réintroduits ont un comportement exploratoire plus important que les femelles, sans doute en partie expliqué par une meilleure condition corporelle (Article I). Ce comportement est exacerbé quand les lâchers ont lieu durant la période de rut, les mâles recherchant des femelles en oestrus. Il a été montré que cette capacité à explorer joue un rôle dans l'expansion géographique des populations : les mâles ont un comportement pionnier, visitant de nouveaux espaces avant les femelles, comme chez le bœuf musqué (*Ovibos moschatus*) (Smith, 1989) ou le chamois réintroduit en Nouvelle-Zélande (C. M. H. Clarke, 1986). Mais dans les populations réintroduites, le déplacement des mâles loin de la zone de lâcher juste après la réintroduction peut avoir des conséquences négatives sur la constitution d'une population. En effet, ces grands déplacements sont source de risques pour les individus (Clapp, Beck, & Gerow, 2014), mais surtout, ils peuvent entraîner un déficit de mâles pour assurer la reproduction de femelles restées, elles, proches du site de lâcher.

Dans notre étude, la présence de congénères sur le site de lâcher favorise la fixation des individus et limite l'amplitude de l'exploration des mâles comme des femelles (Article I). L'information sur l'habitat apportée par les individus réintroduits auparavant pourrait donc favoriser l'émergence de la familiarité et la mise en place du domaine vital pour les individus lâchés quand d'autres sont déjà présents dans la zone, *a fortiori* pour les femelles qui ont une organisation sociale en groupes matriarcaux. Dans cette hypothèse, on s'attend à ce que la fidelité spatiale et/ou d'habitat se mette en place plus rapidement. C'est d'ailleurs ce qui est observé dans d'autres groupes d'espèces, principalement les oiseaux, chez lesquels plusieurs travaux ont montré l'utilisation de l'information publique (Piper, 2011) dans les prises de décisions individuelles pour sélectionner l'habitat le plus favorable, que ce soit pour l'alimentation ou la reproduction (e.g. Valone & Templeton, 2002). Cependant, nos modèles d'analyse de la fidelité spatiale et de la fidelité d'habitat peinent à confirmer cette hypothèse (Article II). Parallèlement, chez le bouquetin des Alpes, Scillitani et al. (2013) ont pu constater que l'intégration sociale des mâles réintroduits dans les groupes de mâles résidents n'intervient qu'au bout de trois années. D'autre part, chez le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*), une étude réalisée dans le cadre d'un renforcement de population met même en avant un rôle négatif des relations sociales : les individus transloqués mettent un an à s'intégrer aux groupes d'individus déjà

présents et subissent des agressions, entrainant une baisse de leur masse corporelle durant le premier été, et une absence de reproduction des femelles lors des deux premières années (Poirier & Festa-Bianchet, 2018). Pour cette même espèce, toujours dans le cadre de renforcement de population, une étude récente montre un faible recouvrement spatial entre les zones utilisées par les individus installés et ceux issus de la réintroduction, des différences dans les habitats utilisés, et une faible cohésion sociale entre les deux types d'individus (R. W. Robinson et al., 2019). Il est donc probable que le rôle des congénères dans la mise en place du domaine vital des bouquetins réintroduits soit plus complexe qu'un simple rôle « d'aimant » pour les individus lâchés après eux dans le même site, ceci expliquant nos résultats et soulignant la necessité d'investigations complémentaires des mécanismes impliqués.

L'effet des variations environnementales sur la survie et le recrutement

Certaines populations historiques de bouquetins ont montré des baisses drastiques de population. La population de Vanoise, a subi une forte mortalité due à une enzootie de pneumonie infectieuse en 2007-2008 (Garnier et al., 2009). La population de bouquetin des Alpes du Gran Paradiso a quant à elle connu ces dernières années une très forte diminution de ses effectifs, l'augmentation des températures printanières étant suspectée d'en être la cause en affectant la survie des cabris par effet indirect sur la végétation (Pettorelli et al., 2007). Pour des espèces à enjeux de conservation, il est important de savoir comment les variations environnementales (climat, pathologies, facteurs humains) affectent les variations de taille de population et par quels mécanismes. Ainsi, l'impact des maladies sur les populations est étudiée depuis de nombreuses années (Herman, 1969), et l'étude des modifications démographiques liées aux changements climatiques s'avèrent cruciales (Barnard & Thuiller, 2008).

Le devenir des populations de grands ongulés dans un contexte de réchauffement climatique, particulièrement marqué dans les écosystèmes de montagne, a été largement étudié ces dernières années, mais principalement à de larges échelles spatiales ou temporelles (Saether, 1997; Stenseth et al., 2002). Les résultats sont contrastés : l'augmentation des températures au printemps favoriserait la taille des cornes dans les populations suisses de bouquetin des Alpes (Büntgen et al., 2014), la masse corporelle chez le cerf élaphe (Pettorelli et al., 2005) ou la survie du chevreuil européen (*Capreolus capreolus*) en Suède (M. L. Davis, Stephens, &

Kjellander, 2016), alors que le décalage entre le développement précoce de la végétation et la date des naissances aurait des effets néfastes sur le chevreuil en France (Gaillard et al., 2013; Plard et al., 2014) ou le renne au Groënland (Post & Forchhammer, 2008). De plus, ces études s'intéressent aux variations interannuelles alors que les effets des conditions environnementales pourraient être différents selon les saisons, et ce n'est que très récemment que les études ont commencé à s'intéresser aux différentes phases du recrutement (Richard et al., 2017) ou aux survies saisonnières, comme chez le martinet à ventre blanc (*Tachymarptis melba*) (R. A. Robinson et al., 2020) ou la marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*) (Cordes et al., 2020). En utilisant des données d'observations opportunistes d'individus marqués, le cadre méthodologique inédit de Capture/Marquage/Recapture (Garnier, 2013) proposé dans notre étude de deux populations anciennes de bouquetins des Alpes de Vanoise a permis d'aborder ces problématiques.

Conditions climatiques et survie

En divisant une année de recapture en quatre saisons nous avons modélisé, en plus des variations interannuelles de survie, les variations de survie intra-annuelles (Article IV). Ceci a permis de mettre en évidence que, dans ces populations d'ongulés de montagne, l'hiver ne concentre pas la mortalité comme cela est pourtant classiquement admis dans la littérature (Von Hardenberg et al., 2000; Jonas, Geiger, & Jenny, 2008). Cette analyse plus fine de la survie a en effet révélé un impact des conditions climatiques sur les survies hivernales et estivales. Si les mâles semblent mieux amortir les effets directs de mauvaises conditions météorologiques en hiver, principalement grâce à leur plus grande quantité de réserves corporelles que les femelles, les conséquences négatives sur leur survie s'exercent toutefois l'été suivant. Cela va dans le sens d'autres études qui ont montré l'impact négatif de la neige sur la taille de population (Jacobson et al., 2004).

Même si de précédentes études avaient également démontré une variabilité temporelle significative de la survie adulte chez le chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra*) (e.g. Loison, Jullien, & Menaut, 1999; Bleu et al., 2015), nos résultats apportent de nouveaux éléments sur les impacts des variations environnementales. Comme cela a été déjà établi pour le recrutement à travers la survie des cabris (Pettorelli et al., 2007; Plard et al., 2014), nous montrons que les conditions

météorologiques favorisant un développement précoce de la végétation au printemps diminuent également la survie des adultes.

Chez une espèce itéropare longévive, nous nous attendions à ce que la survie adulte varie peu avec les fluctuations du milieu (Gaillard & Yoccoz, 2003) et seuls les individus sénescents, plus sensibles aux conditions environnementales, car ayant moins de réserves et des besoins métaboliques importants (Hudson & White, 1985), devraient voir leur survie diminuer. Or notre étude révèle un impact des conditions climatiques sur toutes les classes d'âge adultes. Chez une espèce pour laquelle la survie est un paramètre de première importance dans la dynamique des populations (Gaillard et al., 2013), cela signifie que le réchauffement climatique pourrait avoir un impact négatif sur la taille des populations en zone de montagne.

Conditions environnementales et reproduction

Le suivi longitudinal de femelles marquées et de leur statut reproducteur (présence ou non d'un cabri lors d'une observation visuelle) au cours des différentes saisons nous a permis d'évaluer leur survie, ainsi que celle des cabris, mais aussi leur taux de reproduction. Chez le bouquetin, la constitution de groupes de femelles avec leurs jeunes rend parfois difficile la détermination du statut reproducteur de chacune d'elles. Dans notre étude, nous avons pris en compte cette incertitude de l'observation grâce à des modèles multi-évènements, et ainsi pu étudier les changements de statut reproducteur des femelles au cours d'une année de reproduction (i.e. d'une saison à l'autre), mais aussi entre deux années de reproduction. Cette méthodologie novatrice nous a permis d'évaluer les coûts de la reproduction sur la survie et sur la reproduction suivante (Article III). Notons que l'état reproducteur d'une femelle a été dans ce cas défini en utilisant des intervalles de temps discrets, les observations d'une saison donnée étant rassemblées en un seul évènement. La collaboration avec une équipe du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (Montpellier) a, depuis notre publication, permis de créer un nouveau cadre conceptuel considérant l'ensemble des données opportunistes, en modélisant le passage d'un état transitoire (non-reproducteur) vers un état absorbant (reproducteur) dans un processus continu dans le temps (Choquet, 2018). Cette avancée a permis d'améliorer encore les possibilités de prise en compte des incertitudes dans le cadre de l'étude par CMR de la reproduction de femelles marquées.

Les compromis entre les composantes de la valeur sélective sont le principe central des théories d'histoire de vie (Stearns, 1992). Chez les grands ongulés herbivores, les femelles favorisent leur survie par rapport à leur reproduction (Gaillard & Yoccoz, 2003) et c'est la survie juvénile qui est décrite comme fortement variable quand les conditions environnementales sont défavorables (Gaillard et al., 2000). Nous montrons que la reproduction a un léger coût sur la reproduction suivante. Ce résultat a été confirmé chez d'autres espèces, et récemment chez l'isard dans les Pyrénées, Richard et al. (2017) indiquant un coût de la phase de lactation exclusive, probablement parce que la reproduction diminue la condition corporelle, et donc l'effort de reproduction lors de l'année de reproduction suivante. Il en est de même chez le Mouflon d'Amérique ou l'Elan (*Alces alces*) (Festa-Bianchet, Gaillard, & Jorgenson, 1998; Testa & Adams, 1998). En outre, des conditions environnementales extrêmes (ici une pathologie), qui accroissent la mortalité des cabris, engendrent également d'importants coûts de la reproduction sur la survie, comme cela avait déjà été décrit chez des oiseaux longévives (Eider à duvet *Somateria mollissima*) durant une épizootie (Descamps et al., 2009). Si des études sur le Manchot d'Adélie (*Pygoscelis adeliae*, Lescroel et al., 2009) ou l'Océanite de Monteiro (*Oceanodroma monteiro*, Robert et al., 2012) avaient souvent souligné le lien entre les changements environnementaux et l'intensité des coûts de la reproduction, nous montrons ici comment la survie adulte peut être drastiquement influencée par les variations environnementales à travers les coûts de la reproduction. Une maladie peut ainsi non seulement entraîner une mortalité directe importante, mais aussi modifier la pression de sélection au détriment des individus qui se reproduisent.

Au final, notre étude améliore la compréhension des modifications engendrées par les variations environnementales sur les populations de grands herbivores, en mettant en évidence leurs effets directs et indirects. Nous nous sommes intéressés aux effets des variables climatiques et des pathologies à court terme (effet immédiat), ou à moyen terme (effet sur la survie ou la reproduction de l'année suivante) mais il faut noter que le décalage des coûts induits par ces évènements peut être différés sur un plus long terme, l'énergie allouée dans la croissance ou les conditions en début de vie pouvant avoir des conséquences sur la survie et la reproduction plusieurs année plus tard (Lemaître et al., 2015).

Hétérogénéité et variabilité inter-individuelle

L'hétérogénéité individuelle joue un rôle important dans l'étude des stratégies d'histoire de vie (Hamel et al., 2018). Elle a souvent été prise en compte *a priori* en associant la qualité individuelle à une ou plusieurs mesures phénotypiques comme la masse corporelle, la taille des cornes, ou le statut social (Festa-Bianchet, Gaillard, & Jorgenson, 1998; Côté & Festa-Bianchet, 2001; Toïgo, Gaillard, & Loison, 2013). Ceci pose le problème de la représentativité de la mesure (Wilson & Nussey, 2010). D'autres études ont combiné plusieurs mesures individuelles de condition corporelle (Hamel et al., 2009; Moyes et al., 2011). Dans nos travaux sur les coûts de la reproduction (Article III), nous avons choisi de modéliser cette hétérogénéité en utilisant des modèles de mélange implémentés dans nos modèles de CMR (Pledger, Pollock, & Norris, 2003). Cette méthode permet de classer les individus en deux groupes sans *a priori* sur les traits qui les caractérisent. Cette démarche a montré qu'il existe deux groupes de femelles au sein des populations, une majorité de « bonnes femelles » qui se reproduisent souvent et les « mauvaises femelles » qui se reproduisent rarement. Ces analyses ont depuis été reproduites avec des résultats similaires chez d'autres espèces, comme l'isard des Pyrénées (*Rupicapra pyrenaica*) (Richard et al., 2017).

Nos études du comportement spatial montrent également une variabilité inter-individuelle importante. Par exemple, cette variabilité représente plus de 40% de la variance de la distance au site de lâcher chez les individus réintroduits dans les Pyrénées, alors que les effets fixes étudiés ne représentent que 35 % de cette variance (Article I). Nous observons de la même façon une forte variabilité inter-individuelle dans les patrons de fidélité spatiale (Article II). Examiner les facteurs de cette variabilité aurait pu nous éclairer sur l'existence de syndromes comportementaux comme cela a pu être fait dans le cadre de la dispersion (Debeffe et al., 2014). Nous faisons l'hypothèse que ces différences de mouvements entre individus pourraient être liées à leur personnalité (Réale et al., 2007; Koolhaas et al., 2010), avec une exploration plus importante des individus dits téméraires (Spiegel et al., 2017; West et al., 2018). Mais nous ne disposons pas de données sur la personnalité (réaction à la capture manuelle, comportement en quarantaine ou durant le transport en caisse), ni d'indicateur sanguin du niveau de réponse comportementale au stress (Carbillet et al., 2019), des individus étudiés et n'avons pas pu tester cette hypothèse. N'ayant que peu d'informations sur

l’habitat expérimenté par les individus dans la population source, nous n’avons pas non plus testé si des différences dans l’utilisation de l’habitat natal entraînait des comportements différents une fois les individus réintroduits (Stamps & Swaisgood, 2007; R. W. Robinson et al., 2019).

5.3. Perspectives de recherche

La composante sociale de la sélection d'habitat

Les bouquetins sont des espèces grégaires et la structuration des groupes joue un rôle important dans leur biologie (Alados, 1986; Ruckstuhl & Neuhaus, 2001). Notre étude montre comment la présence de congénères modifie la phase d'adaptation des individus réintroduits. Afin d'approfondir ces résultats et de mieux décrire les mécanismes impliqués, il serait intéressant de déterminer plus précisément si la présence de congénères oriente d'avantage la sélection de l'habitat que d'autres facteurs comme la qualité d'habitat, la disponibilité des ressources ou la distance aux zones refuges. Nous pourrions pour cela développer des RSF (« Resource Selection Function ») (Johnson et al., 2006; Manly & Navarro Alberto, 2016). Une autre piste serait de comparer la taille des domaines vitaux ou les caractéristiques de la sélection d'habitat chez les individus isolés par rapport à ceux qui sont en groupe, en utilisant la distance inter-individuelle ou le recouvrement entre les domaines vitaux pour évaluer leur degré de sociabilité. Ces analyses impliquent de disposer de données de localisation à une échelle temporelle assez fine et surtout d'avoir l'ensemble des individus relâchés équipés de colliers GPS, données dont nous ne disposions pas pour cette thèse. Notons que notre travail de « chargé de mission bouquetins » durant la thèse nous a permis de mettre en place ce cadre d'études lors de la réintroduction du bouquetin dans la partie béarnaise du Parc national des Pyrénées initiée en avril 2019 puisque tous les individus réintroduits ont été équipés de GPS programmés pour recueillir une localisation par heure. Ces données seront donc bientôt disponibles pour de futurs travaux de recherche.

Les individus provenant d'Espagne ont été capturés sur un nombre de sites limités, mais nous n'avons aucune information sur les liens sociaux entre les individus relâchés. Or, les femelles de bouquetin forment des groupes de type matriarcal (Toïgo, Gaillard, & Michallet, 1995) et nous pourrions donc utiliser la proximité génétique comme indice d'un lien social. Il serait intéressant de déterminer s'il existe une relation entre le comportement spatial post-lâcher et le lien social, avec comme hypothèse que les femelles relâchées en même temps que des individus appartenant à la même lignée génétique ont une utilisation de l'espace similaire. Nous disposons pour cela des échantillons d'ADN de tous les individus réintroduits, mais le type d'analyse utilisé

(microsatellites) jusqu'alors n'est pas assez puissant pour déterminer un degré de parenté entre individus assez précis (Quéméré, 2016). Nous proposons de refaire les analyses génétiques avec une autre méthode, comme les SNPs (Vignal et al., 2002), pour tester cette hypothèse.

Le lien entre comportement post-lâcher, installation de l'espèce et effet fondateur

Une population de bouquetins installée montre une structuration spatiale marquée notamment par une ségrégation des groupes de femelles (Marchand et al., 2017). De plus, dans des populations anciennes comme celles des Ecrins (Marchand, 2015), une partie des individus ont un comportement migrateur, comme c'est le cas chez de nombreux autres grands ongulés (Allen et al., 2016). Cinq années après les premiers lâchers, et alors que ce travail de doctorat est terminé, les premières populations pyrénéennes réintroduites commencent à se structurer en unités spatiales saisonnières dont les caractéristiques n'ont pas encore été explorées. Par exemple, la population de Cauterets se caractérise par un rassemblement de différents groupes de femelles sur les mêmes zones estivales alors que leurs zones d'hivernage sont différenciées, quand dans la population de Gèdres, les animaux se regroupent, comme dans les populations anciennes des Écrins, sur des zones d'hivernage après avoir exploité des zones estivales différentes (*obs pers.*). Il serait ainsi intéressant d'évaluer comment le comportement exploratoire les premiers temps après le lâcher détermine l'installation future de la population, à travers le lien entre les premières zones de stabilisation des individus et la position, les variations saisonnières et les caractéristiques de ces unités spatiales. Chez l'isard des Pyrénées, la transmission du comportement spatial dans les groupes matriarcaux est prépondérante (Crampe et al., 2007), et chez le Mouflon canadien et l'Elan (*Alces alces*), le comportement de migration peut être transmis par l'apprentissage social (Jesmer et al., 2018). Nous pouvons donc faire l'hypothèse que le comportement spatial et les zones occupées par les individus pionniers détermineront la répartition de l'espèce à plus long terme, et réaliser cette analyse comparative dix ans après le lâcher.

Nous avons observé par ailleurs une grande variabilité inter-individuelle dans le comportement exploratoire, et de grands déplacements chez les mâles en âge de se reproduire. Il serait important de savoir quelles sont les conséquences de ces

comportements sur la variabilité génétique de la population. Quelques années après la réintroduction, il est relativement aisé de connaître le succès reproducteur de chacune des femelles réintroduites. Mais, alors que des études récentes ont montré les conséquences de renforcements sur la génétique de populations (e.g. Flesch et al., 2020 chez le mouflon d'Amérique), peu d'informations sont disponibles sur la participation des mâles à la fondation d'une nouvelle population chez les espèces polygynes. En utilisant le typage génétique grâce à des biopsies à distance (Biebach & Keller, 2009) ou la récolte de crottes, nous pourrions évaluer dans quelle mesure chaque mâle a participé à la fondation de la population, ce qui permettrait d'adapter les stratégies concernant le nombre optimal de mâles à relâcher par exemple.

Stratégies d'occupation de l'espace et conséquences sur la valeur sélective

Nous avons d'une part essayé de comprendre le comportement spatial juste après une réintroduction en utilisant des populations anciennes comme témoin. D'autre part, nous avons étudié les facteurs internes et externes influençant la survie et la reproduction, et ainsi contribué à une meilleure connaissance de la dynamique de population de ces espèces. Mais un des enjeux de l'écologie est de mieux comprendre les interactions entre le mouvement des animaux et la dynamique de population (Morales et al., 2010). Une des limites pour établir le lien entre la distribution spatiale des individus et leurs performances réside dans la différence d'échelle temporelle à laquelle les études spatiales (données GPS sur 1 à 2 ans) et démographiques (données CMR sur plusieurs années) sont réalisées (Gaillard et al., 2010). Les données de suivi à long terme de bouquetins marqués pourraient permettre de répondre en partie à ces problématiques.

Les bouquetins montrent un comportement de migration altitudinale saisonnière pour bénéficier en particulier d'une ressource alimentaire de la meilleure qualité possible (Grignolio et al., 2004; Viana et al., 2018), qui peut être assimilée à une migration de courte-distance (Hsiung et al., 2018). Dans les populations installées, que ce soit dans les Écrins (Marchand, 2015), ou en Vanoise (*données personnelles non publiées*), différentes stratégies d'occupation de l'espace coexistent, notamment chez les femelles, avec certains individus sédentaires et certains migrateurs (voir Encadré 7 page 93 et 94, femelles 'Bambinette' et 'Syta'), comme cela a été décrit chez d'autres ongulés (Crampe et al., 2007; Cagnacci et al., 2011; Kropil, Smolko, & Garaj, 2014;

Allen et al., 2016). Même sans animaux équipés de GPS, il est possible de connaître la stratégie spatiale (sédentaire ou migratrice) des femelles car elles reproduisent chaque année les mêmes déplacements. Les modèles de CMR utilisés pour étudier les paramètres de survie et de reproduction pourraient alors nous permettre d'évaluer les bénéfices de chaque stratégie. Plus concrètement, est-il coûteux pour une femelle (en terme de reproduction et/ou de survie) de migrer loin pour mettre bas, ou cela lui procure-t-il des avantages en terme de valeur sélective ? Ces différentes stratégies sont-elles à l'origine d'hétérogénéité dans la survie et la reproduction avec des conséquences sur la dynamique des populations ? Il serait également intéressant de connaître plus précisément la disponibilité et la prévisibilité des ressources en été. Il s'agit en effet de la saison-clé pour un capital breeder comme le bouquetin, lui permettant de reconstituer ses réserves corporelles. Cela nous permettrait de mieux comprendre si la stratégie migratrice correspond à la recherche d'habitat plus favorable. Nous souhaitons poursuivre nos recherches dans cette direction.

5.4. Implications pour la gestion conservatoire

Les deux espèces de bouquetin étudiées dans cette thèse bénéficient d'une « Stratégie de restauration des Bouquetins en France (2000-2015) » dont le Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire a demandé une évaluation en 2017 (non réalisée à ce jour). Elles bénéficient également d'une « Charte de réintroduction » publiée en 2009 et qui liste des recommandations et actions à mener dans le cadre d'une réintroduction pour ces espèces. Pour le bouquetin ibérique, un « Plan de restauration du Bouquetin dans les Pyrénées françaises (2012-2020) » est encore en cours. Pour ces deux espèces, des opérations de réintroduction sont à l'étude ou programmées, avec comme objectif la création de nouveaux noyaux de population ou la diversification génétique de noyaux existants. Nos travaux apportent des éléments pour améliorer la gestion conservatoire de ces espèces.

Amélioration des techniques de translocation

Les méthodes de réintroduction sont en général plutôt une affaire d'experts, très bons connaisseurs de l'espèce, et il existe peu d'études scientifiques (notamment avant le lâcher) qui ont évalué les techniques utilisées. Ce travail de thèse donne des

préconisations pour affiner les méthodes et pourrait aussi être un point de départ pour utiliser la « gestion adaptative ».

Nous préconisons de réaliser des lâchers uniquement au printemps (mars-avril). C'est d'ailleurs ce qui est conseillé par la charte de réintroduction, qui le justifie par rapport à la période de mise bas : réintroduire juste avant celle-ci permet de lâcher des femelles gestantes et de limiter la séparation forcée d'une mère et de son cabri. Nous démontrons que cette période est aussi la meilleure pour limiter la dispersion post-lâcher et ainsi garder un maximum d'individus sur le site.

Dans le cas de la création d'un noyau de population, nous conseillons de fractionner les lâchers en plusieurs opérations étalées sur deux, voire trois ans. Ceci permet d'éviter « l'éclatement » des individus, en bénéficiant de l'effet « aimant » des individus déjà présents sur le site. Il serait préférable de commencer par les femelles, ces dernières s'éloignant moins du point de lâcher que les mâles. L'âge des mâles est également un facteur important : il est préférable de lâcher des jeunes mâles (5-6 ans maximum) qui disperseront moins que des mâles âgés.

Même si cela ne fait pas l'objet d'une de nos publications, il est important de souligner que les bouquetins ibériques en provenance de la sierra de Guadarrama ont subi une mortalité très élevée quand ils ont été lâchés en automne (octobre-novembre, voir Encadré 2 page 28). Grâce à l'autopsie de certains individus retrouvés morts, nous avons pû l'expliquer par une très faible condition corporelle des individus capturés en Espagne, associée parfois à une trop longue quarantaine, ne leur ayant pas permis de résister aux conditions de leur premier hiver pyrénéen. Les lâchers au printemps présentent donc un autre avantage indéniable, celui de favoriser la survie.

Amélioration des suivis post-lâcher

Les translocations peuvent affecter le comportement des individus sous l'effet de la réaction de stress occasionnée par les opérations de capture, de transport et la découverte d'un espace inconnu. Durant les premiers mois suivant le lâcher, le comportement exploratoire accroît les risques de dispersion et de mortalité des individus. L'apport de la technologie GPS constitue un atout essentiel sur un terrain accidenté où les observations visuelles et les localisations télémétriques à l'aide des colliers VHF sont difficiles. Ceci permet de connaître rapidement les zones fréquentées, de palier d'éventuels problèmes liés à des interactions avec la faune

domestique ou d'autres activités humaines, mais aussi de mieux cibler de futures zones de lâcher. Les individus se déplaçant beaucoup, nous recommandons aux gestionnaires d'équiper l'ensemble des animaux de colliers GPS et de les programmer pour avoir *a minima* une localisation toutes les deux heures, ce qui permettra de mieux appréhender l'utilisation de l'habitat. La charte de réintroduction indique que « la première année de suivi est capitale pour évaluer l'utilisation de l'espace par les animaux réintroduits et définir les lieux de surveillance ultérieure ». Nous montrons que cette période est trop courte pour permettre aux bouquetins d'acquérir une connaissance de leur nouvel habitat. Nous suggérons de prévoir un suivi d'une durée minimale de trois ans après la réintroduction pour pouvoir déterminer les premiers patrons d'utilisation de l'espace de la nouvelle population. Cette durée pourrait même ne pas être suffisante en ce qui concerne les mâles. Un suivi de longue durée de ces derniers pose toutefois deux problèmes techniques - la durée de fonctionnement des GPS et la croissance corporelle importante (taille de tour de cou) des mâles - qu'il faudra résoudre, soit par l'amélioration du matériel, soit par des recaptures pour changer l'équipement GPS des individus.

En ce qui concerne le suivi de la démographie, la charte de réintroduction prévoit « un suivi sur 3 ans minimum, afin d'évaluer l'adaptation de la colonie à son nouveau milieu, avec comme paramètres de référence l'accroissement annuel de la population (30%), la reproduction (0,8 à 1 cabri/femelle de 2 ans et plus/an) et des naissances gémellaires ». Ces critères se basent sur des études comparatives de la reproduction entre différentes populations réintroduites et anciennes (Gauthier & Villaret, 1990). Il a été démontré que de meilleures conditions environnementales dans les populations réintroduites entraînent un taux de reproduction plus élevé (Toïgo et al., 2002), or les taux de reproduction dans les population pyrénéennes n'ont pas atteint 0,8 durant les trois premières années (voir Encadré 2 page 28), comme cela a été le cas dans d'autres populations de bouquetin des Alpes réintroduites dans les Alpes (voir Gauthier & Villaret, 1990) et plus récemment en 2011 dans le massif de la Chartreuse (*Groupe National Bouquetins, données non publiées*). La charte précise que « si ces performances ne sont pas atteintes, ceci pourrait traduire une inadéquation du site d'accueil ». Notre étude de la reproduction de la population du Parc national de la Vanoise, qui sert par ailleurs de population source pour des opérations alpines, nous incite à relativiser les critères donnés par la charte de réintroduction. En effet, la reproduction des femelles dans un nouveau milieu pourrait

aussi dépendre de l'histoire de la population d'origine (densité, passage de maladies) qui entraîne une hétérogénéité et des stratégies différentes de reproduction. Nous ne connaissons pas le comportement reproducteur des « mauvaises femelles » (25% des individus), mais nous pouvons imaginer qu'elles auront une probabilité inférieure de mettre bas, même dans un milieu très favorable. Nous préconisons donc de faire le bilan de la reproduction 5 ans après les premières naissances sur les sites de lâcher et de plutôt calculer le taux de reproduction des femelles de plus de deux ans nées sur le site. Même si nous ne disposons pas de données précises sur la reproduction du bouquetin ibérique dans des populations réintroduites, l'entrée en reproduction est possible dès 14-16 mois (Granados et al., 2001), comme chez le bouquetin des Alpes (Gauthier & Villaret, 1990). Quand il n'y a pas de contrainte liée à la ressource alimentaire, il nous paraît raisonnable d'avoir comme objectif un taux de reproduction de 0,8 chez ces deux espèces.

Quoi qu'il en soit, le suivi post-lâcher doit permettre de pratiquer une « gestion adaptative » (McCarthy, Armstrong, & Runge, 2012). Ce type de gestion est un processus de décision itératif qui permet d'adapter au mieux les décisions. Elle ne consiste pas simplement à modifier la gestion en réponse à des erreurs ou à des changements de circonstances. C'est un cycle dans lequel les gestionnaires et les autres acteurs impliqués (1) définissent le problème (2) développent des modèles alternatifs pour prévoir des options de gestion (3) décident d'une option de gestion et des mesures de suivi basées sur les résultats attendus (4) mettent en place les stratégies choisies (5) effectuent le suivi des actions et/ou non-actions de gestion (6) analysent les données de suivi pour mettre à jour les connaissances générales sur les effets des différentes stratégies de gestion (7) revoient et réévaluent les questions de gestion à la lumière de ces nouvelles connaissances.

Intérêt des suivis à long terme

Les gestionnaires d'espaces et/ou d'espèces protégées utilisent de plus en plus les systèmes de localisation GPS qui ont permis des avancées fulgurantes dans la compréhension de la biologie de la faune, et principalement des mécanismes d'utilisation de l'espace (Cagnacci et al., 2010; Kays et al., 2015). Ceci est dû en partie aux systèmes de financement des programmes de suivi qui couvrent des temps courts (2 à 5 ans), avec des possibilités de forts investissements en matériel. Ceci semble

inciter les gestionnaires à utiliser ces nouvelles techniques au détriment des suivis à long terme.

Nos études menées sur la dynamique des populations sur le long terme ont pourtant permis d'acquérir des informations indispensables à la compréhension de mécanismes complexes du fonctionnement démographique des populations. Le cadre méthodologique reposait sur des observations opportunistes d'individus marqués (CMR) réalisés tout au long de l'année, ce qui nous a permis d'étudier des effets saisonniers. Nous affirmons l'intérêt de conserver ce type de méthodes de suivi peu onéreuses, d'autant plus que, comme il est démontré pour le suivi de la reproduction des femelles, les analyses statistiques s'améliorent et permettent de mieux prendre en compte les incertitudes liées à l'observation. A cet égard, il est important que les gestionnaires incluent dans leur protocole un indice de fiabilité dans la détermination du statut reproducteur des femelles (par exemple : « suitée certain » / « suitée probable »).

Un point d'amélioration de ces suivis pour la gestion des populations serait de mettre en place des Indicateurs de Changements Ecologiques (ICE) permettant de connaître les états d'équilibre des populations avec leur environnement (Morellet et al., 2007). Chez les mâles, la mesure de la croissance annuelle des cornes pourrait par exemple constituer un bon indicateur des conditions environnementales auxquelles ils sont confrontés (Carvalho et al., 2017), et présenterait l'avantage de pouvoir être réalisée à distance à partir de photographies dans les populations où il n'y a pas de captures (Bergeron, 2007). Les indicateurs de la pression alimentaire que les individus exercent sur le milieu seront plus compliqués à établir dans des populations parfois en forte concurrence avec les troupeaux domestiques ou d'autres espèces sauvages.

Le statut de protection des espèces de bouquetins en France

Les deux espèces de bouquetin présentes en France ont un statut d'espèce protégée. Le bouquetin ibérique n'est de retour sur le territoire, dans le massif des Pyrénées, que depuis le début de sa réintroduction en 2014. Notons que passé la crête frontière, en Espagne, il a un statut d'espèce chassable. Les animaux effectuant des migrations entre les deux pays, du côté de la Catalogne notamment, il est important d'échanger avec les gestionnaires espagnols pour définir une stratégie commune.

La situation du bouquetin des Alpes est différente et la question du changement de statut d'espèce protégée en espèce chassable est régulièrement posée en France depuis que les populations se sont développées. Les effectifs sont estimés à 7775 [5955-12286] individus en France et sont globalement stables (Brambilla et al., 2020). Mais nos travaux ont montré qu'il pouvait y avoir de fortes chutes d'effectifs dans les populations anciennes de Vanoise, comme cela a été le cas, pour d'autres raisons, dans le Gran Paradiso voisin (Mignatti et al., 2012). Or, il est primordial de conserver ces deux populations sources qui concentrent à elles deux le maximum de diversité génétique dans cette espèce qui a connu de forts goulets d'étranglement (Maudet et al., 2002), avec un nombre important de populations réintroduites, qui elles présentent une faible diversité génétique et une consanguinité élevée (Grossen et al., 2017).

Nous avons montré la complexité des stratégies de reproduction, ainsi que les impacts des variations climatiques dans une population ancienne. Cela nous amène à nous questionner sur le devenir démographique des populations encore « jeunes » (moins de 50 ans d'existence). Ont-elles atteint un « équilibre démographique » ? Comment évolueront leurs effectifs dans les prochaines dizaines d'années ? Il nous paraît donc important de conserver le statut d'espèce protégée au bouquetin des Alpes. Cela permettra d'abord de préserver un potentiel génétique maximal, mais aussi de suivre la façon dont les différentes populations (par leur position géographique, leur altitude, leurs habitats) réagissent aux changements globaux. Les enjeux de gestion pesant sur les populations de bouquetins sont multiples. Certaines maladies comme la gale sarcoptique (*Sarcoptes sciabei*) ont un fort impact sur des populations de bouquetins ibériques en Espagne (Leon-Vizcaino et al., 1999; Serrano, Granados, & Pérez, 2007), mais aussi de bouquetins des Alpes en Italie (Rossi et al., 2019). La concurrence avec la faune domestique constitue un autre enjeu majeur, en repoussant les caprinés sauvages vers des habitats à moindre ressource alimentaire, avec des conséquences négatives sur leur abondance (Acevedo, Cassinello, & Gortazar, 2007).

Enfin, si l'autorisation de la chasse est un jour décidée, il conviendra de prendre en compte les impacts éventuels de cette chasse au trophée sur le potentiel phénotypique et le potentiel évolutif de l'espèce (Carvalho et al., 2018), pour éviter les effets négatifs sur les populations comme la diminution de la taille des cornes telle qu'elle a été observée chez d'autres espèces (Douhard et al., 2016).



6

Epilogue

Cette thèse ne se résume pas seulement à un travail de recherche, à des analyses de données et autre rédaction d'articles dans le domaine de la Conservation de la Nature consacrant le temps d'un étudiant motivé par la thématique. Pour ma part, s'y ajoutaient les missions liées à la coordination du suivi et à la poursuite du programme de réintroduction du bouquetin ibérique pour le compte du Parc national des Pyrénées. L'organisation des lâchers avec les équipes espagnoles et françaises, la gestion des colliers GPS, les recaptures, les missions en Espagne, la veille sanitaire, la communication autour du programme, ainsi que les discussions avec les chasseurs, les éleveurs, les élus, les administrations, entre autres tâches, auront constitué mon quotidien et ma « mise en situation professionnelle » à plein temps.

Cependant, ce travail de recherche peut aussi être considérée de deux autres manières. D'abord, en tant qu'immersion d'un agent de terrain des Parcs nationaux (18 ans sur les sentes alpines de Vanoise), passionné par les deux espèces de bouquetins, dans le monde de la recherche. Le lien à l'animal, aux espaces protégées qui en assurent la gestion, est forcément sculpté par cette expérience. La façon de considérer son sujet d'étude, la manière dont celui-ci interroge « son » chercheur s'en voient forcément bouleversées (Despret, 2016).

Mais elle suppose aussi l'immersion d'un scientifique dans le quotidien d'un Parc national français, ce qui est une opportunité de s'interroger sur la place de la Science dans ces établissements. Voici quelques enseignements tirés de cette expérience.

Pourquoi étudier le Bouquetin ?

La patrimonialisation du Bouquetin des Alpes est très forte, avec des justifications mouvantes, évoluant au fil de son histoire (Mauz, 2012). D'un intérêt cynégétique de prestige, il devint une espèce emblématique de la conservation de la nature en France. Sa protection est d'ailleurs à l'origine de la création du Parc national de la Vanoise (PNV) qui en a fait son emblème à sa création. La première médaille des gardes du PNV, dessinée par Samivel, représentait un bouquetin, comme celle de leurs voisins du Parc national du Gran Paradiso. Par la suite, pour les autres Parcs nationaux alpins (Ecrins et Mercantour), les opérations de réintroductions ont été fortement valorisées comme des actions essentielles en faveur de la conservation des espèces. Plus tard, la nécessaire prise en compte de la biodiversité dans son ensemble, ainsi qu'un

changement de l'orientation des Parcs nationaux avec la nouvelle Loi de 2006, a fait évoluer la situation. L'étude de sa biologie, longtemps menée par le PNV à travers l'animation du 'Groupe National Bouquetins' a été en partie délaissée au profit d'autres programmes et missions. De son côté, le Parc national des Pyrénées, en initiant le programme de réintroduction du Bouquetin ibérique (Crampe et al., 2012) a prolongé l'histoire d'un lien entre deux symboles français de la protection de la nature que sont les parcs nationaux et cette espèce emblématique. Dans le cadre d'une collaboration avec Adam Searl, doctorant géographe environnemental et culturel à l'Université de Cambridge (UK), et afin d'ouvrir mon horizon vers les sciences sociales, nous avons commencé à travailler à l'analyse des raisons du succès de ces réintroductions ; ce projet d'article a dû être reporté à cause de la crise sanitaire de 2020.

« Le bouquetin » (terme utilisé ici pour les deux espèces de bouquetins présentes en France) est une espèce qui interroge notre relation à l'animal sauvage. D'abord parce qu'elle est assez facile à approcher, notamment les mâles, pour qui a la chance de les croiser. Certains, qui par méconnaissance définissent l'animal sauvage par sa fuite, trouveront ainsi anormal que ces espèces aient perdu leur caractère « sauvage », alors qu'il ne s'agit que d'un système de protection différent, qui consiste à se percher dans un barre rocheuse en cas de danger (Couturier, 1962). D'autres auront peur de leur taille imposante, craignant une attaque, les comparant à un taureau chargeant dans un pré. Par ailleurs, cette espèce interroge également par le fait qu'elle est protégée. Je ne compte plus le nombre de fois où, dans les discussions avec le grand public, des éleveurs ou des chasseurs, est venue la question « Mais il sert à quoi le bouquetin ?». Cette question est de première importance pour qui prétend œuvrer à la conservation de la nature. D'aucuns y trouveront un intérêt touristique, un intérêt cynégétique futur, un moyen de communiquer et de faire du « buzz » sur le web. Ceux qui pensent qu'il est là seulement pour que nous puissions nous émerveiller, nous amener à réfléchir, à philosopher auront mille fois raison. Et si cette espèce ne « servait à rien » pour l'humain ? L'éthique de la conservation fait appel à un large éventail de valeurs, de la valeur intrinsèque de la nature, ou évocentrique, aux valeurs anthropocentriques, qui contribuent ou entravent la réalisation des objectifs de conservation (Milot, Béchet, & Maris, 2020). Dans une perspective évocentrée (et non anthropocentrée) de la biodiversité, la reconnaissance d'une valeur intrinsèque au vivant non humain, une prise en compte de son

cheminement évolutif, au-delà de sa simple valeur en termes de services écosystémiques, est primordiale (Sarrazin & Lecomte, 2016; Robert et al., 2017).

Même si des craintes sont apparues par rapport à cette espèce, essentiellement liées aux interactions avec les troupeaux domestiques (compétition alimentaire, crainte de transmission de pathogènes), elle reste fédératrice, tant localement que pour le grand public. Il n'est qu'à constater la très large médiatisation des opérations de réintroductions pour s'en rendre compte, articles de presse tant à échelle locale que nationale (voir par exemple l'article dans 'Le Monde' 18-19 octobre 2020, *Le bouquetin pyrénéen réintroduit avec succès*), ou reportages télévisés. La présence des élus locaux, voire nationaux, aux différentes opérations de lâcher et le soutien des financeurs institutionnels et privés attestent du large intérêt porté à ces programmes de réintroduction. Le travail avec les classes des écoles locales est un autre révélateur de l'attachement à ces chèvres sauvages. Ce lien affectif a comme intérêt premier de pouvoir aborder avec des interlocuteurs très variés des notions de biologie de l'espèce mais aussi des questions plus complexes d'écologie. Il permet ainsi d'élargir le discours sur la protection des espèces menacées, et sur l'impact de l'homme sur la nature. D'autres thématiques comme la dégradation des habitats, le réchauffement climatique, ou la nécessaire protection de la biodiversité ordinaire deviennent ainsi plus facile à aborder.

Enfin, le Bouquetin est à l'interface entre enjeux de conservation de la nature et impact de l'homme. Les interactions directes, par la chasse et les activités récréatives (Lavorel et al., 2020), ou encore l'importance de la surveillance sanitaire dans un concept 'One Health' (Destoumieux-Garzón et al., 2018), associé à son état de conservation encore précaire (Brambilla et al., 2020) font qu'il est encore nécessaire d'étudier ses populations.

De la Science dans les Parcs nationaux ?

La biologie de la conservation a une place importante dans les organismes de recherche et les universités. Cette science est largement reconnue car elle alerte sur les enjeux planétaires de la dégradation de la biodiversité. Singulièrement, si les parcs nationaux ont pour objectif de préserver la biodiversité, ceux localisés en zone de montagne sont des lieux où les interactions entre activités humaines et diversité biologique s'expriment pleinement. La faune sauvage, aux effectifs favorisés par leur

statut de protection, cohabite avec un pastoralisme omniprésent. Ces territoires sont concernés en premier lieu par les changements globaux en lien notamment avec l'évolution du climat, mais aussi par les aménagements et les interactions entre faunes domestique et sauvage. On pourrait ainsi s'attendre à ce que de tels traits tissent un terrain privilégié pour les biologistes de la conservation. Or, depuis le tournant néo-managérial, les services de l'Etat privilégient des méthodes élaborées au sein du monde de l'entreprise (Bézès, 2009), sous le libellé « New Deal Management ». Dans les parcs nationaux, il est maintenant d'avantage question de « gestion », « d'optimisation de moyens », de « gouvernance de la biodiversité », que de « connaissance ». La valorisation de connaissances naturalistes ou la production d'études scientifiques n'est pas une priorité. Les Parcs nationaux, qui ne sont certes pas des organismes de recherche, comptent dans leurs rangs très peu de personnes avec des compétences de cet ordre, aptes à concevoir et mettre en œuvre des études, établir des protocoles, analyser des données, ou rédiger des publications. Si les longues séries temporelles de données dont les parcs disposent sont parfois fragilisées par des protocoles insuffisamment définis, celles-ci ont pourtant permis des avancées notables dans la connaissance. Nos publications issues de l'étude du Bouquetin des Alpes en Vanoise l'illustrent parfaitement.

Des scientifiques sont certes présents au sein des Conseils Scientifiques des parcs nationaux, mais leurs avis sont souvent considérés sous le seul volet réglementaire. Les recommandations argumentées concernant des options de gestion laissent souvent le pas à des considérations socio-politiques ou économiques. Bien que ces dernières soient importantes à considérer, elles ne devraient cependant pas faire oublier que les décisions doivent s'appuyer sur des fondements biologiques aptes à affermir les plans de conservation des habitats et des espèces (Harding et al., 2001).

Pour sortir de l'affrontement entre, d'une part une approche trop souvent théorique et administrative des gestionnaires d'espaces naturels, et d'autre part les postures ou croyances des « usagers de la nature », il faut repenser la place de la science dans les parcs nationaux. Dans cette optique, il faudrait favoriser l'action de scientifiques situés à l'interface entre recherche et gestion (cf. Besnard, 2013). Ceux-ci pourraient mieux partager leur temps entre l'étude scientifique, les échanges avec les acteurs et les partenaires de terrain, permettant une meilleure prise en compte des contraintes liées à la récolte et à l'analyse des données, à leur valorisation. Mieux considérer cette interface science/gestion pourrait dynamiser la mise en œuvre de

mesures contribuant à ce qui doit demeurer un objectif majeur, la conservation de la nature.

De mon point de vue, le scientifique, s'il est objectif, s'il ne se considère pas comme « sachant », s'il écoute son interlocuteur et s'il inclut une approche sensible et philosophique permettant d'échanger autour de la complexité du monde vivant, aide à dépassionner le débat, à initier un dialogue, et à avancer vers une écologie opérationnelle riche d'avenir.



Photo : PNV-Patrick Folliet

Médaille des premiers gardes-moniteurs du Parc national de la Vanoise



Références bibliographiques

[Introduction]

[Discussion générale]

Acevedo, P., & Cassinello, J. (2009). Biology, ecology and status of Iberian ibex *Capra pyrenaica*: a critical review and research prospectus. *Mammal Review* **39**, 17–32.

Acevedo, P., Cassinello, J., & Gortazar, C. (2007). The Iberian ibex is under an expansion trend but displaced to suboptimal habitats by the presence of extensive goat livestock in central Spain. *Biodiversity and Conservation* **16**, 3361–3376.

Alados, C. L. (1986). Spatial structure in groups of Spanish ibex (*Capra pyrenaica*). *Biology of behaviour* **11**, 176–185.

Allen, A. M., Månsson, J., Sand, H., Malmsten, J., Ericsson, G., & Singh, N. J. (2016). Scaling up movements: from individual space use to population patterns. *Ecosphere* **7**, e01524.

Apollonio, M., Brivio, F., Rossi, I., Bassano, B., & Grignolio, S. (2013). Consequences of snowy winters on male mating strategies and reproduction in a mountain ungulate. *Behavioural Processes* **98**, 44–50.

Armstrong, D. P., & Reynolds, M. H. (2012). Modelling reintroduced populations: the state of the art and future directions. In *Reintroduction biology: integrating science and management*. pp. 165–222. Ewen, J.G., Armstrong, D.P, Parker, K.A. & Seddon, P.J. (Eds.), Wiley-Blackwell, Oxford.

Armstrong, D. P., & Seddon, P. J. (2008). Directions in reintroduction biology. *Trends in Ecology & Evolution* **23**, 20–25.

Banks, P. B., Norrdahl, K., & Korpimäki, E. (2002). Mobility decisions and the predation risks of reintroduction. *Biological Conservation* **103**, 133–138.

Barnard, P., & Thuiller, W. (2008). Introduction. Global change and biodiversity: future challenges. *Biology Letters* **4**, 553–555.

Barraquand, F., & Benhamou, S. (2008). Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology* **89**.

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

Bergeron, P. (2007). Parallel lasers for remote measurements of morphological traits. *The Journal of Wildlife Management* **71**, 289–292.

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

Berger-Tal, O., Blumstein, D. T., Carroll, S., Fisher, R. N., Mesnick, S. L., Owen, M. A., Saltz, D., St. Claire, C. C., & Swaisgood, R. R. (2016). A systematic survey of the integration of animal behavior into conservation. *Conservation Biology* **30**, 744–753.

Berger-Tal, O., & Saltz, D. (2014). Using the movement patterns of reintroduced animals to improve reintroduction success. *Current Zoology* **60**, 515–526.

Besnard, A. (2013). D'une nécessaire interface entre biostatistiques et conservation de la nature (Mémoire d'habilitation à diriger des recherches). Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.

Bézès, P. (2009). Réinventer l'Etat: les réformes de l'administration françaises (1962-2008). Presses Universitaires de France. Paris.

Biebach, I., & Keller, L. F. (2009). A strong genetic footprint of the re-introduction history of Alpine ibex (Capra ibex ibex). *Molecular Ecology* **18**, 5046–5058.

Bjørnstad, O. N., & Hansen, T. F. (1994). Individual variation and population dynamics. *Oikos* **69**, 167–171.

Blanchet, S., Clobert, J., & Danchin, É. (2010). The role of public information in ecology and conservation: an emphasis on inadvertent social information. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1**, 149–168.

Bleisch, A. D., Keller, B. J., Bonnot, T. W., Hansen, L. P., & Millspaugh, J. J. (2017). Initial movements of re-introduced Elk in the Missouri Ozarks. *The American Midland Naturalist* **178**, 1–16.

Bleu, J., Herfindal, I., Loison, A., Kwak, A. G., Garel, M., Toïgo, C., Rempfler, T., Filli, F., & Saether, B.-. E. (2015). Age-specific survival and annual variation in survival of female chamois differ between populations. *Oecologia* 1–8.

Block, W. M., & Brennan, L. A. (1993). The habitat concept in ornithology. In D. M. Power (Ed.), *Current Ornithology: Volume 11*. pp. 35–91. Boston, MA: Springer US.

Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M., Loe, L. E., Blanchard, P., Pettorelli, N., Owen-Smith, N., Du Toit, J., & Duncan,

P. (2009). Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in ecological Research* **41**, 313–357.

Bonte Dries, Van Dyck Hans, Bullock James M., Coulon Aurélie, Delgado Maria, Gibbs Melanie, Lehouck Valerie, Matthysen Erik, Mustin Karin, Saastamoinen Marjo, Schtickzelle Nicolas, Stevens Virginie M., Vandewoestijne Sofie, Baguette Michel, Barton Kamil, Benton Tim G., Chaput-Bardy Audrey, Clobert Jean, Dytham Calvin, Hovestadt Thomas, Meier Christoph M., Palmer Steve C. F., Turlure Camille, & Travis Justin M. J. (2011). Costs of dispersal. *Biological Reviews* **87**, 290–312.

Bradley, D. W., Molles, L. E., Valderrama, S. V., King, S., & Waas, J. R. (2012). Factors affecting post-release dispersal, mortality, and territory settlement of endangered kokako translocated from two distinct song neighborhoods. *Biological Conservation* **147**, 79–86.

Brambilla, A., Von Hardenberg, A., Nelli, L., & Bassano, B. (2020). Distribution, status, and recent population dynamics of Alpine ibex Capra ibex in Europe. *Mammal Review* **50**, 267–277.

Bubac, C. M., Johnson, A. C., Fox, J. A., & Cullingham, C. I. (2019). Conservation translocations and post-release monitoring: identifying trends in failures, biases, and challenges from around the World. *Biological Conservation* **238**, 108239.

Bunnefeld, N., Börger, L., Moorter, B., Rolandsen, C. M., Dettki, H., Solberg, E. J., & Ericsson, G. (2011). A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *J Anim Ecol* **80**.

Büntgen, U., Liebhold, A., Jenny, H., Mysterud, A., Egli, S., Nievergelt, D., Stenseth, N. C., & Bollmann, K. (2014). European springtime temperature synchronises ibex horn growth across the eastern Swiss Alps. *Ecology Letters* **17**, 303–313.

Burt, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* **24**, 346–352.

Butt, N., Chauvenet, A. L. M., Adams, V. M., Beger, M., Gallagher, R. V., Shanahan, D. F., Ward, M., Watson, J. E. M., & Possingham, H. P. (2020). Importance of species translocations under rapid climate change. *Conserv Biol* **online version**.

Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R. A., & Boyce, M. S. (2010). Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges.

Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences **365**.

Cagnacci, F., Focardi, S., Heurich, M., Stache, A., Hewison, A. J. M., Morellet, N., Kjellander, P., Linnell, J. D. C., Mysterud, A., Neteler, M., Delucchi, L., Ossi, F., & Urbano, F. (2011). Partial migration in roe deer: migratory and resident tactics are end points of a behavioural gradient determined by ecological factors. *Oikos* **120**, 1790–1802.

Carbillet, J., Rey, B., Lavabre, T., Chaval, Y., Merlet, J., Débias, F., Régis, C., Pardonnet, S., Duhayer, J., Gaillard, J.-M., Hewison, A. J. M., Lemaître, J.-F., Pellerin, M., Rannou, B., Verheyden, H., & Gilot-Fromont, E. (2019). The neutrophil to lymphocyte ratio indexes individual variation in the behavioural stress response of wild roe deer across fluctuating environmental conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **73**, 144.

Carvalho, J., Eizaguirre, O., Pérez, J. M., Mentaberre, G., Lavín, S., Fandos, P., Olmo, J. R., Olivé-Boix, X., Torres, R. T., Fonseca, C., Pettorelli, N., & Serrano, E. (2017). Evidence for phenotypic plasticity but not for compensatory horn growth in male Iberian ibex. *Mammalian Biology* **87**, 101–106.

Carvalho, J., Fandos, P., Festa-Bianchet, M., Büentgen, U., Fonseca, C., & Serrano, E. (2018). Sustainable trophy hunting of Iberian ibex. *Galemys* **30**, 1–4.

Caswell, H. (1978). A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* **14**, 215–230.

Choquet, R. (2018). Markov-modulated Poisson processes as a new framework for analysing capture–recapture data. *Methods in Ecology and Evolution* **9**, 929–935.

Clapp, J. G., Beck, J. L., & Gerow, K. G. (2014). Post-release acclimation of translocated low-elevation, non-migratory bighorn sheep. *Wildlife Society Bulletin* **38**, 657–663.

Clarke, C. M. H. (1986). Chamois movements and habitat use in the Avoca River area. *New Zealand Journal of Zoology* **13**, 175–198.

Clarke, R. H., Boulton, R. L., & Clarke, M. F. (2002). Translocation of the socially complex Black-eared miner Manorina melanotis: a trial using hard and soft release techniques. *Pacific Conservation Biology* **8**, 223–234.

Cordes, L. S., Blumstein, D. T., Armitage, K. B., CaraDonna, P. J., Childs, D. Z., Gerber, B. D., Martin, J. G. A., Oli, M. K., & Ozgul, A. (2020). Contrasting effects of climate change on seasonal survival of a hibernating mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **117**, 18119.

Côté, S. D., & Festa-Bianchet, M. (2001). Reproductive success in female montain goats: the influence of age and social rank. *Animal Behaviour* **62**, 173–181.

Coulson, T., Catchpole, E. A., Albon, S. D., Morgan, B. J. T., Pemberton, J. M., Clutton-Brock, T. H., Crawley, M. J., & Grenfell, B. T. (2001). Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* **292**, 1528–1531.

Couturier, M. A. J. (1962). Le bouquetin des Alpes. Grenoble: Imp. Allier.

Crampe, J.-P., Bon, R., Gerard, J. F., Serrano, E., Caens, P., Florence, E., & Gonzalez, G. (2007). Site fidelity, migratory behaviour, and spatial organization of female isards (Rupicapra pyrenaica) in the Pyrenees National Park, France. *Canadian journal of zoology* **85**, 16–25.

Crampe, J.-P., Sourp, E., Rieu, L., & Lapenu, P. (2012). Réintroduction du bouquetin ibérique dans le Parc national des Pyrénées. Tarbes: Parc national des Pyrénées.

Davis, J. M., & Stamps, J. A. (2004). The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 411–416.

Davis, M. L., Stephens, P. A., & Kjellander, P. (2016). Beyond climate envelope projections: Roe deer survival and environmental change. *The Journal of Wildlife Management* **80**, 452–464.

de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., & Caswell, H. (1986). Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **67**, 1427–1431.

Debeffe, L., Morellet, N., Bonnot, N., Gaillard, J.-M., Cargnelutti, B., Verheyden-Tixier, H., Vanpé, C., Coulon, A., Clobert, J., Bon, R., & Hewison, A. J. M. (2014). The link between behavioural type and natal dispersal propensity reveals a dispersal syndrome in a large herbivore. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **281**, 20140873.

Descamps, S., Gilchrist, H. G., Bety, J., Buttler, E. I., & Forbes, M. R. (2009). Costs of reproduction in a long-lived bird: large clutch size is associated with low

survival in the presence of a highly virulent disease. *Biology Letters* **5**, 278–281.

Despret, V. (2016). Penser comme un rat. Editions Quae. Versailles.

Destoumieux-Garzón, D., Mavingui, P., Boetsch, G., Boissier, J., Darriet, F., Duboz, P., Fritsch, C., Giraudoux, P., Le Roux, F., Morand, S., Paillard, C., Pontier, D., Sueur, C., & Voituron, Y. (2018). The One Health concept: 10 years old and a long road ahead. *Front. Vet. Sci.* **5**.

Dickens, M. J., Delehanty, D. J., & Romero, L. M. (2010). Stress: an inevitable component of animal translocation. *Biological Conservation* **143**, 1329–1341.

Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science* **345**, 401–406.

Dolev, A., Saltz, D., Bar-David, S., & Yom-Tov, Y. (2002). Impact of repeated releases on space-use patterns of Persian fallow deer. *Journal of Wildlife Management* **66**, 737–746.

Douhard, M., Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., Gaillard, J.-M., & Bonenfant, C. (2016). Changes in horn size of Stone's sheep over four decades correlate with trophy hunting pressure. *Ecological Applications* **26**, 309–321.

Eberhardt, L. L. (1985). Assessing the dynamics of wild populations. *The Journal of Wildlife Management* **49**, 997–1012.

Ewen, J. G., Armstrong, D. P., Parker, K. A., & Seddon, P. J. (Eds.). (2012). Reintroduction biology: integrating science and management. Wiley-Blackwell. Oxford.

Fagan, W. F., Lewis, M. A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U. E., Tang, W., Papastamatiou, Y. P., Forester, J., & Mueller, T. (2013). Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters* **16**, 1316–1329.

Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., & Jorgenson, J. T. (1998). Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *American Naturalist* **152**, 367–379.

Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2000). An assessment of the published results of animal relocations. *Biological Conservation* **96**, 1–11.

Flesch, E. P., Graves, T. A., Thomson, J. M., Proffitt, K. M., White, P. J., Stephenson, T. R., & Garrott, R. A. (2020). Evaluating wildlife translocations using

genomics: a bighorn sheep case study. *Ecology and Evolution* **10**, 13687–13704.

Fonseca, C., Migueis, D., Fernandes, T., Carvalho, H., Loureiro, A., Carvalho, J., & Torres, R. T. (2017). The return of the Iberian wild goat Capra pyrenaica to Portugal: from reintroduction to recolonization. *Journal for Nature Conservation* **38**, 56–61.

Franks, V. R., Andrews, C. E., Ewen, J. G., McCready, M., Parker, K. A., & Thorogood, R. (2020). Changes in social groups across reintroductions and effects on post-release survival. *Animal Conservation* **23**, 443–454.

Fryxell, J. M., Hazell, M., Börger, L., Dalziel, B. D., Haydon, D. T., Morales, J. M., McIntosh, T., & Rosatte, R. C. (2008). Multiple movement modes by large herbivores at multiple spatiotemporal scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**, 19114–19119.

Fullman, T. J., Joly, K., & Ackerman, A. (2017). Effects of environmental features and sport hunting on caribou migration in northwestern Alaska. *Movement Ecology* **5**, 4.

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., & Yoccoz, N. G. (1998). Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 58–63.

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N. G., Loison, A., & Toïgo, C. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**, 367–393.

Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M., & van Moorter, B. (2010). Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**, 2255–2265.

Gaillard, J.-M., Mark Hewison, A. J., Klein, F., Plard, F., Douhard, M., Davison, R., & Bonenfant, C. (2013). How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer. *Ecology Letters* **16**, 48–57.

Gaillard, J.-M., & Yoccoz, N. G. (2003). Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* **84**, 3294–3306.

Galef, B. G. (1976). Social transmission of acquired behavior: a discussion of tradition and social learning in vertebrates. In *Advances in the study of*

behavior. Vol. 6, pp. 77–100. Rosenblatt, J.S., Hinde, R.A., Shaw, E. & Beer, C. (Eds), Academic Press, New-York.

Gamelon, M., Gimenez, O., Baubet, E., Coulson, T., Tuljapurkar, S., & Gaillard, J.-M. (2014). Influence of life-history tactics on transient dynamics: a comparative analysis across mammalian populations. *The American Naturalist* **184**, 673–683.

García-Gonzalez, R., & Herrero, J. (1999). El bucardo de los Pirineos: historia de una extinción. *Galemys* **11**, 17–26.

Garnier, A. (2013). Conséquences des pathologies sur la dynamique des populations d'ongulés sauvages : exemple du bouquetin des Alpes dans le parc national de la Vanoise (Diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes). Montpellier.

Garnier, A., Besnard, A., Cadoz, M., Revelli, P., Game, Y., Delorme, M., Poumarat, F., & Gauthier, D. (2009). High mortality associated with a pneumonia-like syndrome severely affects Vanoise Alpine ibex population: first demographic and aetiological assessment. In *V°World Conference on moutain ungulates* . p. 308. Granada.

Gauthier, D., & Villaret, J. C. (1990). La réintroduction en France du bouquetin des Alpes. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **Supplément 5**, 97–120.

Giraldeau, L. (1997). The ecology of information use. In *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. pp. 42–68. Krebs, J.R. & Davies, N.B. (Eds), Wiley-Blackwell, Oxford.

Girard, I., Adrados, C., Bassano, B., & Janeau, G. (2009). Application de la technologie GPS au suivi du déplacement de bouquetins des Alpes (Capra ibex ibex, L.) dans les parcs nationaux de la Vanoise et du Gran Paradiso (Italie). *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise* **XXIV**, 105–126.

Girard, I., Gauthier, D., & Martinot, J. P. (1998). Evolution démographique des populations de bouquetin des Alpes (Capra ibex ibex) présentes dans le Parc national de la Vanoise ou réintroduites à partir de celui-ci. *Game & Wildlife* **15**, 417–431.

Goldenberg, S. Z., Owen, M. A., Brown, J. L., Wittemyer, G., Oo, Z. M., & Leimgruber, P. (2019). Increasing conservation translocation success by building social functionality in released populations. *Global Ecology and Conservation* **18**, e00604.

Granados, J. E., Pérez, J. M., Marquez, F. J., Serrano, E., Soriguer, R. C., & Fandos, P. (2001). La cabra montés (*Capra pyrenaica*, Schinz 1838). *Galemys* **13**, 3–37.

Griffith, B., Scott, J. M., Carpenter, J. W., & Reed, C. (1989). Translocation as a species conservation tool: status and strategy. *Science* **245**, 477–480.

Grignolio, S., Parrini, F., Bassano, B., Luccarini, S., & Apollonio, M. (2003). Habitat selection in adult males of Alpine ibex, *Capra ibex ibex*. *Folia Zoologica* **52**, 113–120.

Grignolio, S., Rossi, I., Bassano, B., Parrini, F., & Apollonio, M. (2004). Seasonal variations of spatial behaviour in female Alpine ibex (Capra ibex ibex) in relation to climatic conditions and age. *Ethology Ecology & Evolution* **16**, 255–264.

Grossen, C., Biebach, I., Angelone-Alasaad, S., Keller, L. F., & Croll, D. (2017). Population genomics analyses of European ibex species show lower diversity and higher inbreeding in reintroduced populations. *Evolutionary Applications* **11**, 123–139.

Hamel, S., Cote, S. D., Gaillard, J.-M., & Festa-Bianchet, M. (2009). Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology* **78**, 143–151.

Hamel, S., Gaillard, J.-M., Douhard, M., Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., & Yoccoz, N. G. (2018). Quantifying individual heterogeneity and its influence on life-history trajectories: different methods for different questions and contexts. *Oikos* **127**, 687–704.

Harding, E. K., Crone, E. E., Elderd, B. D., Hoekstra, J. M., McKerrow, A. J., Perrine, J. D., Regetz, J., Rissler, L. J., Stanley, A. G., Walters, E. L., & Group, N. H. C. P. W. (2001). The scientific foundations of habitat conservation plans: a quantitative assessment. *Conservation Biology* **15**, 488–500.

Hartley, M., & Sainsbury, A. (2017). Methods of disease risk analysis in wildlife translocations for conservation purposes. *EcoHealth* **14**, 16–29.

Hebblewhite, M., & Haydon, D. T. (2010). Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **365**, 2303–2312.

Herman, C. M. (1969). The impact of disease on wildlife populations. *BioScience* **19**, 321–330.

Hirzel, A. H., Posse, B., Oggier, P.-A., Crettenand, Y., Glenz, C., & Arlettaz, R. (2004). Ecological requirements of reintroduced species and the implications for release policy: the case of the bearded vulture. *Journal of Applied Ecology* **41**, 1103–1116.

Hoffmann, M., Duckworth, J. W., Holmes, K., Mallon, D. P., Rodrigues, A. S. L., & Stuart, S. N. (2015). The difference conservation makes to extinction risk of the world's ungulates. *Conservation Biology* **29**, 1303–1313.

Horne, J. S., Garton, E. O., Krone, S. M., & Lewis, J. S. (2007). Analyzing animal movements using Brownian bridges. *ECOLOGY* **88**, 2354–2363.

Hsiung, A. C., Boyle, W. A., Cooper, R. J., & Chandler, R. B. (2018). Altitudinal migration: ecological drivers, knowledge gaps, and conservation implications. *Biological Reviews* **93**, 2049–2070.

Hudson, R. J., & White, R. G. (1985). Bioenergetics of wild herbivores. CRC Press, Boca Raton, London, New York.

IUCN. (2020). The IUCN Red List of Threatened Species™. Version 2020-2.

IUCN/SSC. (2013). Guidelines for reintroductions and other conservation translocations. Version 1.0. Gland: IUCN Species Survival Commission.

Jacobson, A. R., Provenzale, A., Von Hardenberg, A., Bassano, B., & Festa-Bianchet, M. (2004). Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology* **85**, 1598–1610.

Jesmer, B. R., Merkle, J. A., Goheen, J. R., Aikens, E. O., Beck, J. L., Courtemanch, A. B., Hurley, M. A., McWhirter, D. E., Miyasaki, H. M., Monteith, K. L., & Kauffman, M. J. (2018). Is ungulate migration culturally transmitted? Evidence of social learning from translocated animals. *Science* **361**, 1023–1025.

Johnson, C. J., Nielsen, S. E., Merrill, E. H., McDONALD, T. L., & Boyce, M. S. (2006). Resource Selection Functions Based on Use-Availability Data: Theoretical Motivation and Evaluation Methods. *The Journal of Wildlife Management* **70**, 347–357.

Jonas, T., Geiger, F., & Jenny, H. (2008). Mortality pattern of the Alpine chamois: the influence of snow–meteorological factors. *Annals of Glaciology* **49**, 56–62.

Jones, C. G., & Merton, D. V. (2012). A tale of two islands: the rescue and recovery of endemic birds in New Zealand and Mauritius. In *Reintroduction biology: integrating science and management*. pp. 33–72. Ewen, J.G., Armstrong, D.P, Parker, K.A. & Seddon, P.J. (Eds.), Wiley-Blackwell, Oxford.

Jung, T. S. (2017). Extralimital movements of reintroduced bison (Bison bison): implications for potential range expansion and human-wildlife conflict. *European Journal of Wildlife Research* **63**, 35.

Kays, R., Crofoot, M. C., Jetz, W., & Wikelski, M. (2015). Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science 80* **348**.

Komers, P. E., & Curman, G. P. (2000). The effect of demographic characteristics on the success of ungulate re-introductions. *Biological Conservation* **93**, 187–193.

Koolhaas, J. M., de Boer, S. F., Coppens, C. M., & Buwalda, B. (2010). Neuroendocrinology of coping styles: Towards understanding the biology of individual variation. *Frontiers in Neuroendocrinology* **31**, 307–321.

Koons, D. N., Grand, J. B., Zinner, B., & Rockwell, R. F. (2005). Transient population dynamics: relations to life history and initial population state. *Ecological Modelling* **185**, 283–297.

Kropil, R., Smolko, P., & Garaj, P. (2014). Home range and migration patterns of male red deer Cervus elaphus in Western Carpathians. *European Journal of Wildlife Research* **61**, 63–72.

Langenhof, M. R., & Komdeur, J. (2018). Why and how the early-life environment affects development of coping behaviours. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **72**, 34.

Largo, E. (2009). Dynamique comparée des populations de bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex*) et implication pour le suivi de ces populations (Ph.D. thesis). Université Claude Bernard, Lyon.

Lavielle, M. (1999). Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. *Stochastic Processes and their Applications* **83**, 79–102.

Lavielle, M. (2005). Using penalized contrasts for the change-point problem. *Signal Processing* **85**, 1501–1510.

Lavorel, S., Rey, P.-L., Grigulis, K., Zawada, M., & Byczek, C. (2020). Interactions between outdoor recreation and iconic terrestrial vertebrates in two French alpine national parks. *Ecosystem Services* **45**, 101155.

Le Gouar, P., Mihoub, J.-B., & Sarrazin, F. (2012). Dispersal and habitat selection: behavioural and spatial constraints for animal translocations. In *Reintroduction biology: integrating science and management*. pp. 138–164. Ewen, J.G., Armstrong, D.P, Parker, K.A. & Seddon, P.J. (Eds.), Wiley-Blackwell, Oxford.

Le Gouar, P., Robert, A., Choisy, J.-P., Henriquet, S., Lecuyer, P., Tessier, C., & Sarrazin, F. (2008). Roles of survival and dispersal in reintroduction success of griffon vulture (*Gyps fulvus*). *Ecological Applications* **18**, 859–872.

Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J., & Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* **62**, 67–118.

Lebreton, J.-D., & Pradel, R. (2002). Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of applied Statistics* **29**, 353–369.

Lemaître, J.-F., Berger, V., Bonenfant, C., Douhard, M., Gamelon, M., Plard, F., & Gaillard, J.-M. (2015). Early-late life trade-offs and the evolution of ageing in the wild. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **282**, 20150209.

Leon-Vizcaino, L., de Ybanez, M. R. R., Cubero, M. J., Ortiz, J. M., Espinosa, J., Perez, L., Simon, M. A., & Alonso, F. (1999). Sarcoptic mange in Spanish ibex from Spain. *Journal of Wildlife Diseases* **35**, 647–659.

Lescroel, A., Dugger, K. M., Ballard, G., & Ainley, D. G. (2009). Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* **78**, 798–806.

Letty, J., Marchandeau, S., & Aubineau, J. (2007). Problems encountered by individuals in animal translocations: lessons from field studies. *Ecoscience* **14**, 420–431.

Loison, A., Jullien, J. M., & Menaut, P. (1999). Relationship between chamois and isard survival and variation in global and local climate regimes: contrasting examples from the Alps and Pyrenees. *Ecological Bulletins* **47**, 126–136.

Manceau, V., Després, L., Bouvet, J., & Taberlet, P. (1999). Systematics of the genus *capra* inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **13**, 504–510.

Manly, B. F., & Navarro Alberto. (2016). Multivariate statistical methods: a primer. Fourth edition. Chapman&Hall/ CRC. London.

Mao, J. S., Boyce, M. S., Smith, D. W., Singer, F. J., Vales, D. J., Vore, J. M., & Merrill, E. H. (2005). Habitat selection by elk before and after wolf reintroduction in Yellowstone National Park. *The Journal of Wildlife Management* **69**, 1691–1707.

Marchand, P. (2015). Mouvements, occupation de l'espace, sélection de l'habitat et interactions chez les bouquetins des Alpes *Capra ibex* suivis par colliers GPS dans le Parc National des Ecrins (Technical Report). Gap: Parc national des Ecrins.

Marchand, P., Freycon, P., Herbaux, J.-P., Game, Y., Toïgo, C., Gilot-Fromont, E., Rossi, S., & Hars, J. (2017). Sociospatial structure explains marked variation in brucellosis seroprevalence in an Alpine ibex population. *Scientific Reports* **7**, 15592.

Maudet, C., Miller, C., Bassano, B., Breitenmoser-Würsten, C., Gauthier, D., Obexer-Ruff, G., Michallet, J., Taberlet, P., & Luikart, G. (2002). Microsatellite DNA and recent statistical methods in wildlife conservation management: applications in Alpine ibex [*Capra ibex (ibex)*]. *Molecular Ecology* **11**, 421–436.

Mauz, I. (2012). Les justifications mouvantes de la patrimonialisation des espèces «remarquables ». L'exemple du bouquetin des Alpes. *ethnographiques.org*.

Mayor, S. J., Schneider, D. C., Schaefer, J. A., & Mahoney, S. P. (2009). Habitat selection at multiple scales. *Écoscience* **16**, 238–247.

McArthur, C., Banks, P. B., Boonstra, R., & Forbey, J. S. (2014). The dilemma of foraging herbivores: dealing with food and fear. *Oecologia* **176**, 677–689.

McCarthy, M. A., Armstrong, D. P., & Runge, M. C. (2012). Adaptive management of reintroduction. In *Reintroduction biology: integrating science and management*. pp. 256–289. Ewen, J.G., Armstrong, D.P, Parker, K.A. & Seddon, P.J. (Eds.), Wiley-Blackwell, Oxford.

Mella, V. S. A., Ward, A. J. W., Banks, P. B., & McArthur, C. (2015). Personality affects the foraging response of a mammalian herbivore to the dual costs of food and fear. *Oecologia*.

Mignatti, A., Casagrandi, R., Provenzale, A., von Hardenberg, A., & Gatto, M. (2012). Sex- and age-structured models for Alpine ibex Capra ibex ibex population dynamics. *Wildlife Biology* **18**, 318–332.

Miller, K. A., Bell, T. P., & Germano, J. M. (2014). Understanding publication bias in reintroduction biology by assessing translocations of New Zealand's herpetofauna. *Conservation Biology* **28**, 1045–1056.

Milot, E., Béchet, A., & Maris, V. (2020). The dimensions of evolutionary potential in biological conservation. *Evolutionary Applications* **13**, 1363–1379.

Morales, J. M., Moorcroft, P. R., Matthiopoulos, J., Frair, J. L., Kie, J. G., Powell, R. A., Merrill, E. H., & Haydon, D. T. (2010). Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **365**, 2289–2301.

Morellet, N., Gaillard, J.-M., Hewison, A. J. M., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., Klein, F., & Maillard, D. (2007). Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology* **44**, 634–643.

Moyes, K., Morgan, B., Morris, A., Morris, S., Clutton-Brock, T., & Coulson, T. (2011). Individual differences in reproductive costs examined using multi-state methods. *Journal of Animal Ecology* **80**, 456–465.

Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holoyak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**.

Nussear, K. E., Tracy, C. R., Medica, P. A., Wilson, D. S., Marlow, R. W., & Corn, P. S. (2012). Translocation as a conservation tool for Agassiz's desert tortoises: Survivorship, reproduction, and movements. *The Journal of Wildlife Management* **76**, 1341–1353.

Osborne, P. E., & Seddon, P. J. (2012). Selecting suitable habitats for reintroductions: variation, change and the role of species distribution modelling. In *Reintroduction biology: integrating science and management*. pp. 73–104. Ewen, J.G., Armstrong, D.P, Parker, K.A. & Seddon, P.J. (Eds.), Wiley-Blackwell, Oxford.

Ovaskainen, O., & Hanski, I. (2002). Transient dynamics in metapopulation response to perturbation. *Theoretical Population Biology* **61**, 285–295.

Palomo, L. J., & Gisbert, J. (Eds.). (2012). Atlas de los mamíferos terrestres de España. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza. SECEM-SECEMU. Madrid.

Parker, K. A., Dickens, M. J., Clarke, R. H., & Lovegrove, T. G. (2012). The theory and practice of catching, holding, moving and releasing animals. In *Reintroduction biology: integrating science and management*. pp. 105–137. Ewen, J.G., Armstrong, D.P, Parker, K.A. & Seddon, P.J. (Eds.), Wiley-Blackwell, Oxford.

Pellerin, M., Saïd, S., & Gaillard, J.-M. (2008). Roe deer *Capreolus capreolus* home-range sizes estimated from VHF and GPS data. *Wildlife Biology* **14**, 101–110.

Pettorelli, N., Mysterud, A., Yoccoz, N. G., Langvatn, R., & Stenseth, N. C. (2005). Importance of climatological downscaling and plant phenology for red deer in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**, 2357–2364.

Pettorelli, N., Pelletier, F., von Hardenberg, A., Festa-Bianchet, M., & Cote, S. D. (2007). Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: Impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* **88**, 381–390.

Pfeffer, P., & Clouet, M. (1979). Le bouquetin d'Espagne: systématique et projets de réintroduction. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse* 12–17.

Pidancier, N., Jordan, S., Luikart, G., & Taberlet, P. (2006). Evolutionary history of the genus Capra (Mammalia, Artiodactyla): Discordance between mitochondrial DNA and Y-chromosome phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **40**, 739–749.

Piper, W. H. (2011). Making habitat selection more "familiar": a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **65**, 1329–1351.

Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, A. J. M., Delorme, D., Warnant, C., & Bonenfant, C. (2014). Mismatch between birth date and vegetation phenology slows the demography of roe deer. *PLOS Biology* **12**, e1001828.

Pledger, S., Pollock, K. H., & Norris, J. L. (2003). Open capture-recapture models with heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber model. *Biometrics* **59**, 786–794.

Poirier, M.-A., & Festa-Bianchet, M. (2018). Social integration and acclimation of translocated bighorn sheep (Ovis canadensis). *Biological Conservation* **218**, 1–9.

Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., & Hines, J. E. (1990). Statistical inference for Capture-Recapture Experiments. The Wildlife Society.

Post, E., & Forchhammer, M. C. (2008). Climate change reduces reproductive success of an Arctic herbivore through trophic mismatch. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **363**, 2367–2373.

Pradel, R. (2005). Multievent: An extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* **61**, 442–447.

Quéméré, E. (2016). Suivi génétique de la restauration du bouquetin ibérique dans les Pyrénées françaises. Diversité génétique et consanguinité des individus fondateurs (Rapport final). Toulouse: UR305 CEFS- INRAE.

R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available at http://www.R-project.org/.

Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* **82**, 291–318.

Refoyo, P., Olmedo, C., Polo, I., Fandos, P., & Munoz, B. (2015). Demographic trends of a reintroduced Iberian ibex *Capra pyrenaica victoriae* population in central Spain. *Mammalia* **79**, 139–145.

Richard, Q., Toïgo, C., Appolinaire, J., Loison, A., & Garel, M. (2017). From gestation to weaning: combining robust design and multi-event models unveils cost of lactation in a large herbivore. *Journal of Animal Ecology* **86**, 1497–1509.

Robert, A., Colas, B., Guigon, I., Kerbiriou, C., Mihoub, J.-B., Saint-Jalme, M., & Sarrazin, F. (2015). Defining reintroduction success using IUCN criteria for threatened species: a demographic assessment. *Animal Conservation* **18**, 397–406.

Robert, A., Fontaine, C., Veron, S., Monnet, A.-C., Legrand, M., Clavel, J., Chantepie, S., Couvet, D., Ducarme, F., Fontaine, B., Jiguet, F., Viol, I. le, Rolland, J., Sarrazin, F., Teplitsky, C., & Mouchet, M. (2017). Fixism and conservation science. *Conservation Biology* **31**, 781–788.

Robert, A., Paiva, V. H., Bolton, M., Jiguet, F., & Bried, J. (2012). The interaction between reproductive cost and individual quality is mediated by oceanic conditions in a long-lived bird. *Ecology* **93**, 1944–1952.

Robinson, R. A., Meier, C. M., Witvliet, W., Kéry, M., & Schaub, M. (2020). Survival varies seasonally in a migratory bird: Linkages between breeding and non-breeding periods. *Journal of Animal Ecology* **89**, 2111–2121.

Robinson, R. W., Whiting, J. C., Shannon, J. M., Olson, D. D., Flinders, J. T., Smith, T. S., & Bowyer, R. T. (2019). Habitat use and social mixing between groups of resident and augmented bighorn sheep. *Scientific Reports* **9**, 1–12.

Rossi, L., Tizzani, P., Rambozzi, L., Moroni, B., & Meneguz, P. G. (2019). Sanitary emergencies at the wild/domestic caprines interface in Europe. *Animals* **9**, 922.

Ruckstuhl, K., & Neuhaus, P. (2001). Behavioral synchrony in ibex groups: effects of age, sex and habitat. *Behaviour* **138**, 1033–1046.

Ryckman, M. J., Rosatte, R. C., McIntosh, T., Hamr, J., & Jenkins, D. (2010). Postrelease dispersal of reintroduced elk (*Cervus elaphus*) in Ontario, Canada. *Restoration Ecology* **18**, 173–180.

Saether, B. E. (1997). Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: A search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution* **12**, 143–149.

Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* **232**, 8–27.

Sarrazin, F., & Barbault, R. (1996). Reintroduction: challenges and lessons for basic ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 474–478.

Sarrazin, F., & Lecomte, J. (2016). Evolution in the Anthropocene. *Science* **351**, 922–923.

Sarrazin, F., & Legendre, S. (2000). Demographic approach to releasing adults versus young in reintroductions. *Conservation Biology* **14**, 488–500.

Scillitani, L., Darmon, G., Monaco, A., Cocca, G., Sturaro, E., Rossi, L., & Ramanzin, M. (2013). Habitat selection in translocated gregarious ungulate species: an interplay between sociality and ecological requirements. *The Journal of Wildlife Management* **77**, 761–769.

Scillitani, L., Sturaro, E., Menzano, A., Rossi, L., Viale, C., & Ramanzin, M. (2012). Post-release spatial and social behaviour of translocated male Alpine ibexes (*Capra ibex ibex*) in the eastern Italian Alps. *European Journal of Wildlife Research* **58**, 461–472.

Seddon, P. J. (2010). From Reintroduction to Assisted Colonization: Moving along the Conservation Translocation Spectrum. *Restoration Ecology* **18**, 796–802.

Seddon, P. J., Armstrong, D. P., & Maloney, R. F. (2007). Developing the Science of Reintroduction Biology. *Conservation Biology* **21**, 303–312.

Seddon, P. J., Griffiths, C. J., Soorae, P. S., & Armstrong, D. P. (2014). Reversing defaunation: Restoring species in a changing world. *Science* **345**, 406–412.

Seddon, P. J., Soorae, P. S., & Launay, F. (2005). Taxonomic bias in reintroduction projects. *Animal Conservation* **8**, 51–58.

Serrano, E., Granados, J. E., & Pérez, J. M. (2007). Sarcoptic mange and metapodial development in growing male Iberian ibex (*Capra pyrenaica*). *Veterinary Parasitology* **144**, 375–379.

Sih, A. (1980). Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science* **210**, 1041–1043.

Smith, T. E. (1989). The role of bulls in pioneering new habitats in an expanding muskox population on the Seward Peninsula, Alaska. *Canadian Journal of Zoology* **67**, 1096–1101.

Soorae, P. S. (Ed.). (2018). Global reintroduction perspectives, 2018: case studies from around the globe. IUCN-International union for conservation of nature and natural ressources.

Southwood, T. R. E. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* **46**, 337–365.

Spencer, W. D. (2012). Home ranges and the value of spatial information. *Journal of Mammalogy* **93**, 929–947.

Spiegel, O., Leu, S. T., Bull, C. M., & Sih, A. (2017). What's your move? Movement as a link between personality and spatial dynamics in animal populations. *Ecology Letters* **20**, 3–18.

Stamps, J. A., & Swaisgood, R. R. (2007). Someplace like home: experience, habitat selection and conservation biology. *Applied Animal Behaviour Science* **102**, 392–409.

Stearns, S. C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* **51**, 3–47.

Stearns, S. C. (1992). The evolution of life histories. Oxford: Oxford University Press.

Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K.-S., & Lima, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science* **297**, 1292–1296.

Stüwe, M., & Nievergelt, B. (1991). Recovery of alpine ibex from near extinction: the result of effective protection, captive breeding, and reintroductions. *Applied Animal Behaviour Science* **29**, 379–387.

Sutherland, W. J. (2000). The conservation handbook: research, management and policy. London: John Wiley & Sons.

Swingland, I. R., & Greenwood, P. J. (1983). Ecology of animal movement. Clarendon Press.

Switzer, P. V. (1993). Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology* **7**, 533–555.

Tavecchia, G., Viedma, C., Martínez-Abraín, A., Bartolomé, M.-A., Gómez, J. A., & Oro, D. (2009). Maximizing re-introduction success: assessing the immediate cost of release in a threatened waterfowl. *Biological Conservation* **142**, 3005–3012.

Teixeira, C. P., de Azevedo, C. S., Mendl, M., Cipreste, C. F., & Young, R. J. (2007). Revisiting translocation and reintroduction programmes: the importance of considering stress. *Animal Behaviour* **73**, 1–13.

Testa, J. W., & Adams, G. P. (1998). Body condition and adjustments to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy* **79**, 1345–1354.

Toïgo, C., Blanc, D., Michallet, J., & Couilloud, F. (2007). La survie juvénile comme moteur des fluctuations des populations de grands herbivores : l'exemple du bouquetin des Alpes (Rapport scientifique ONCFS). pp. 11–14.

Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Largo, E., Michallet, J., & Maillard, D. (2007). Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic Alpine ibex: evidence for a conservative life-history tactic. *Journal of Animal Ecology* **76**, 679–686.

Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Gauthier, D., Girard, I., Martinot, J. P., & Michallet, J. (2002). Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Ecoscience* **9**, 427–433.

Toïgo, C., Gaillard, J.-M., & Loison, A. (2013). Alpine ibex males grow large horns at no survival cost for most of their lifetime. *Oecologia* **173**, 1261–1269.

Toïgo, C., Gaillard, J.-M., & Michallet, J. (1995). Structure des groupes chez le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) dans le massif de Belledonne- 7 Laux (Isère). *Gibier faune sauvage* **12**, 133–146.

Tron, L., Terrier, G., Colombini, P., & Bret, E. (1994). Déplacements de bouquetins des Alpes au cours des douze premies mois après leur lâcher dans les parcs des Ecrins, du Mercantour et du Vercors. *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise* **XVIII**, 291–320.

UICN France, MNHN, SFEPM, & ONCFS. (2017). La Liste rouge des espèces menacées en France. Mammifères de France métropolitaine. Paris.

Ureña, I., Ersmark, E., Samaniego, J. A., Galindo-Pellicena, M. A., Crégut-Bonnoure, E., Bolívar, H., Gómez-Olivencia, A., Rios-Garaizar, J., Garate, D., Dalén, L., Arsuaga, J. L., & Valdiosera, C. E. (2018). Unraveling the genetic history of the European wild goats. *Quaternary Science Reviews* **185**, 189–198.

Valone, T. J., & Templeton, J. J. (2002). Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **357**, 1549–1557.

Van Moorter, B., Rolandsen, C. M., Basille, M., & Gaillard, J.-M. (2016). Movement is the glue connecting home ranges and habitat selection. *Journal of Animal Ecology* **85**, 21–31.

Viana, D. S., Granados, J. E., Fandos, P., Pérez, J. M., Cano-Manuel, F. J., Burón, D., Fandos, G., Aguado, M. Á. P., Figuerola, J., & Soriguer, R. C. (2018). Linking seasonal home range size with habitat selection and movement in a mountain ungulate. *Movement Ecology* **6**, 1–11.

Vignal, A., Milan, D., SanCristobal, M., & Eggen, A. (2002). A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. *Genetics Selection Evolution* **34**, 275.

Visconti, P., Pressey, R. L., Giorgini, D., Maiorano, L., Bakkenes, M., Boitani, L., Alkemade, R., Falcucci, A., Chiozza, F., & Rondinini, C. (2011). Future hotspots of terrestrial mammal loss. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **366**, 2693–2702.

Von Hardenberg, A., Bassano, B., Arranz, M. P. Z., & Bogliani, G. (2004). Horn growth but not asymmetry heralds the onset of senescence in male Alpine ibex (*Capra ibex*). *Journal of Zoology* **263**, 425–432.

Von Hardenberg, A., Bassano, B., Peracino, A., Jacobson, A. R., Von Hardenberg, J., & Provenzale, A. (2000). Preliminary analysis of the temporal variability of the alpine ibex population in the Gran Paradiso national park. *Journal of Moutain Ecology* **5**, 195–204.

West, R. S., Blumstein, D. T., Letnic, M., & Moseby, K. E. (2018). Searching for an effective pre-release screening tool for translocations: can trap temperament predict behaviour and survival in the wild? *Biodiversity and Conservation* **28**, 229–243.

White, G. C., & Garrott, R. A. (1990). Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, London, UK.

Wilson, A. J., & Nussey, D. H. (2010). What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution* **25**, 207–214.

Wolf, C. M., Griffith, B., Reed, C., & Temple, S. A. (1996). Avian and mammalian translocations: update and reanalysis of 1987 survey data. *Conservation Biology* **10**, 1142–1154.

Worton, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilisation distribution in home-range studies. *Ecology* **70**, 164–168.



Annexes

Annexe 1 : Informations complémentaires au chapitre 3.1 (Article I)

Appendix A. Supplementary data

Number of Iberian ibex (females and males, juveniles and breeders) released in each release area of the French Pyrenees over the 2014-2017 period. Number of individuals taken into account in the analysis is in bold, and is in parentheses when it differs from the number released due to the death of individuals. 'Rank in area' refers to the release order in a given site.

Release N°	Date	Population	Area	Rank in area	Female Juvenile	Female breeder	Male juvenile	Male breeder
1	10-juil-14	Pyrénées National Park	Cauterets	1	0	3	5	1
2	19-juil-14	Pyrénées National Park	Cauterets	2	0	1	2	0
3	30-juil-14	Ariège Regional Park	Cagateille	1	1	5	2	3
4	13-Aug-2014	Ariège Regional Park	Cagateille	2	1	6	3	1
5	10-oct-14	Pyrénées National Park	Cauterets	3	1	0	1	2
6	31-mars-15	Pyrénées National Park	Cauterets	4	1	1	6	2
7	20-Apr-2015	Ariège Regional Park	Cagateille	3	0	2	2	6
8	25-May-2015	Pyrénées National Park	Cauterets	5	1	4	0	0
9	05-juin-15	Ariège Regional Park	Cagateille	4	2	5	4	0
10	26-juin-15	Pyrénées National Park	Cauterets	6	3	9	1	0
11	7-Aug-2015	Ariège Regional Park	Cagateille	5	6	5	1	0
12	21-Aug-2015	Pyrénées National Park	Cauterets	7	1	2	1	0
13	26-sept-15	Pyrénées National Park	Cauterets	8	0	4	0	0
14	29-oct-15	Pyrénées National Park	Cauterets	9	2	4	5	0
15	8-Apr-2016	Pyrénées National Park	Gèdres	1	0	3	2	1
16	26-Apr-2016	Ariège Regional Park	Massat	1	0	5	3	3
17	10-juin-16	Ariège Regional Park	Massat	2	0	1	1	2
18	02-nov-16	Pyrénées National Park	Gèdres	2	5	5	3	1
19	19-juil-17	Ariège Regional Park	Massat	3	2	3	2	2
20	3-Aug-2017	Ariège Regional Park	Cagateille	6	2	7	2	0
21	16-sept-17	Pyrénées National Park	Gèdres	3	3	2	7	0
22	05-oct-17	Pyrénées National Park	Gèdres	4	1	6	2	0
23	20-oct-17	Pyrénées National Park	Gèdres	5	0	2	1	2
24	03-nov-17	Ariège Regional Park	Massat	4	1	2	1	1
				Total	33	87	57	27

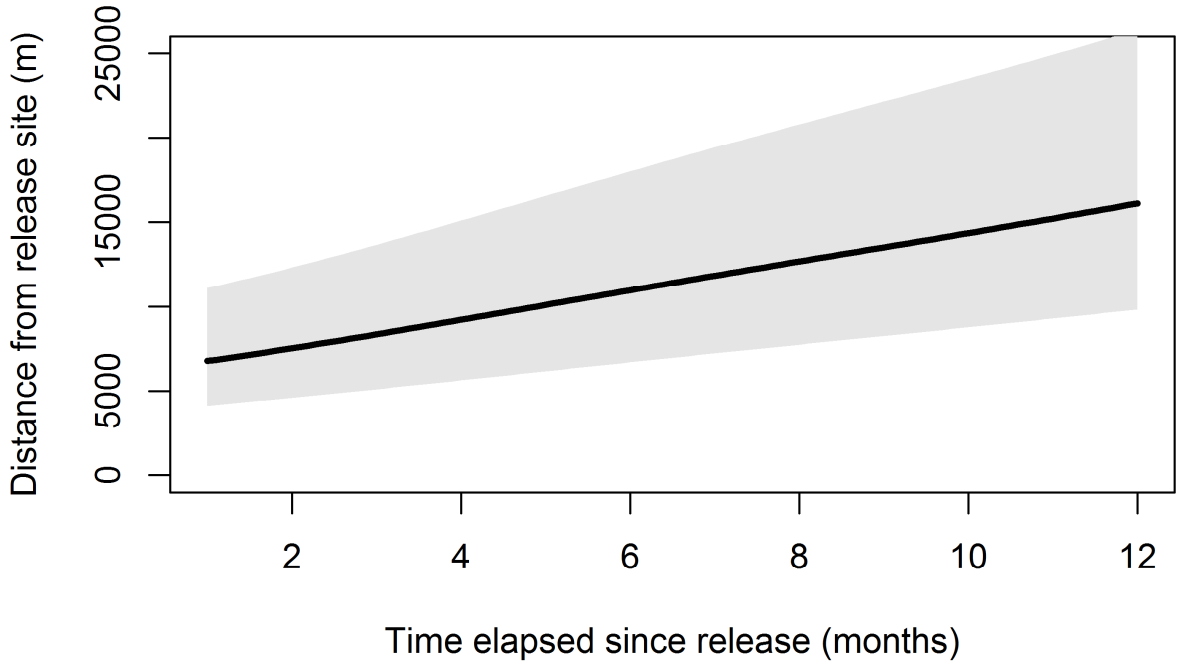
Appendix B. Supplementary data

The 20 best generalized additive mixed models explaining variation in distance from the release site during the first year for translocated Iberian ibex (n=169) using the Akaike information criterion corrected for small sample size (AICc).The following factors were tested: season of location (Season_loc), sex (Sex), age (Age), body condition (BC), season of release (Season_release), release rank (Rank), type of monitoring (Monitor), and two-way interactions (Sex*Age, Sex*BC, Age*BC, Season_release*Sex, Season_release*Age, Season_release*BC). All models also included release area as a fixed factor, a spline of time elapsed since release as a covariable, and group (individuals released at the same place in the same time) and individual identity as nested random factors.

Rank	Models					AICc	ΔAICc	K
	Environmental factors	Intrinsic factors	Release conditions	Social factors	Type of monitoring			
1	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age + Sex*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*BC	+ Rank	-	2843.28	0.00	27
2	**+ Season_loc**	**Sex + Age + BC + Sex*Age**	**+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*BC**	**+ Rank**	**-**	**2843.74**	**0.46**	**26**
3	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age + Sex*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*BC	+ Rank	+ Monitor	2845.14	1.85	28
4	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age + Sex*BC + Age*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*BC	+ Rank	-	2845.18	1.90	28
5	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age + Sex*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*Age + Season_release*BC	+ Rank	-	2845.24	1.96	29
6	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*BC	+ Rank	+ Monitor	2845.55	2.26	27
7	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age+ Age*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*BC	+ Rank	-	2845.65	2.37	27
8	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*Age + Season_release*BC	+ Rank	-	2845.88	2.60	28
9	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age + Sex*BC	+ Season_release + Season_release*BC	+ Rank	-	2845.95	2.66	25
10	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age + Sex*BC	+ Season_release+ Season_release*Age + Season_release*BC	+ Rank	-	2846.36	3.07	27
11	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*BC	+ Rank	-	2847.02	3.74	26
12	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age + Sex*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*Age + Season_release*BC	+ Rank	+ Monitor	2847.02	3.74	30
13	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age + Sex*BC+ Age*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*BC	+ Rank	+ Monitor	2847.05	3.77	29
14	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age + Sex*BC+ Age*BC + Sex*Age*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*BC	+ Rank	-	2847.24	3.95	29
15	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age+ Age*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*Age + Season_release*BC	+ Rank	-	2847.26	3.98	29
16	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age + Sex*BC+ Age*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*Age + Season_release*BC	+ Rank	-	2847.31	4.03	30
17	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age + Sex*BC	+ Season_release + Season_release*BC	+ Rank	+ Monitor	2847.32	4.04	26
18	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*BC+ Age*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*BC	+ Rank	-	2847.39	4.11	27
19	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age+ Age*BC	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*BC	+ Rank	+ Monitor	2847.45	4.17	28
20	+ Season_loc	Sex + Age + BC + Sex*Age	+ Season_release + Season_release*Sex + Season_release*Age + Season_release*BC	+ Rank	+ Monitor	2847.61	4.33	29

Appendix C. Supplementary data

Distance between the barycentre of monthly locations predicted by the most-supported generalised additive mixed model for 169 Iberian ibex, including group (individuals released at the same place in the same time) and individual identity as nested random factors), during the first year after translocation as a function of the number of months elapsed since release, including a smoothing effect with a spline. Others significant factors were controlled as follows: release in spring, Cauterets area, rank 3 (third release in this area) for male breeders located in spring.



Appendix D. Supplementary data

Table. Parameter estimates and Standard error for the best model (see model 2 in Appendix B.) modelling distance from the release site during the first year for translocated Iberian ibex (n=169). The significant factors are: sex, age (juvenile/breeder), body condition, season of location (spring, summer, rut, winter), release rank (1/2/3/4/5&more) and season of release (spring, summer, rut).

Variables	Estimate	SE	t-value	p
(Intercept)	8.51	0.26	32.24	<0,001
Sex (male)	-0.27	0.24	-1.12	0.26
Age-class (breeder)	-0.07	0.19	-0.35	0.73
Body condition	-1.89	0.88	-2.14	0.03
Season of location (summer)	0.48	0.04	12.43	<0,001
Season of location (rut)	0.28	0.04	6.66	<0,001
Season of location (winter)	0.00	0.04	-0.11	0.91
Release Rank (=2)	-0.16	0.20	-0.79	0.43
Release Rank (=3)	-0.41	0.18	-2.23	0.03
Release Rank (=4)	-0.78	0.18	-4.31	<0,001
Release Rank (=5&more)	-0.65	0.18	-3.66	<0,001
Season of release (summer)	-0.20	0.16	-1.24	0.22
Season of release (rut)	-0.48	0.24	-2.04	0.04
Sex(male) x Age-class (breeder)	0.85	0.25	3.37	<0,001
Sex(male) x Season of release (summer)	0.42	0.24	1.74	0.08
Sex(male) x Season of release (rut)	1.04	0.34	3.07	0.002
Body condition x Season of release (summer)	2.91	1.02	2.85	0.004
Body condition x Season of release (rut)	4.36	1.28	3.41	<0,001

Appendix E. Supplementary data

We used a generalized linear mixed model (GLMM) to model the altitude of the barycentre of monthly locations of 169 Iberian ibex, including group (individuals released at the same place in the same time) and individual identity as nested random factors) during the first year after translocation. The following factors were tested: sex (Sex), age (Age), season of location (Season_loc), release area (Area), and two-way interactions (Sex*Age, Sex*Season_loc, *Age*Season_loc, Area*Season_loc).

Table A1. The 10 best GLMMs explaining variation in altitude during the first year after translocation for Iberian ibex (n=169) using the Akaike information criterion corrected for small sample size (AICc).

Rank	Models	AICc	delta	K
1	Area+Season_loc+Area*Season_loc	22726.59	0.00	19
2	Age+Area+Season_loc+Area*Season_loc	22727.32	0.73	20
3	Sex+Area+Season_loc+Area*Season_loc	22727.41	0.82	20
4	Sex+Age+Area+Season_loc+Sex*Season_loc+Age*Season_loc+Area*Season_loc	22727.89	1.30	27
5	Sex+Area+Season_loc+Sex*Season_loc+Area*Season_loc	22728.59	2.00	23
6	Sex+Age+Area+Season_loc+Area*Season_loc	22728.95	2.36	21
7	Sex+Age+Sex*Age+Area+ Season_loc+Sex*Season_loc+Age*Season_loc+Area*Season_loc	22729.59	3.00	28
8	Sex+Age+Area+Season_loc+Sex*Season_loc+Area*Season_loc	22730.16	3.57	24
9	Sex+Age+Sex*Age+Area+Season_loc+Area*Season_loc	22730.70	4.11	22
10	Age+Area+Season_loc+Age*Season_loc+Area*Season_loc	22730.73	4.14	23

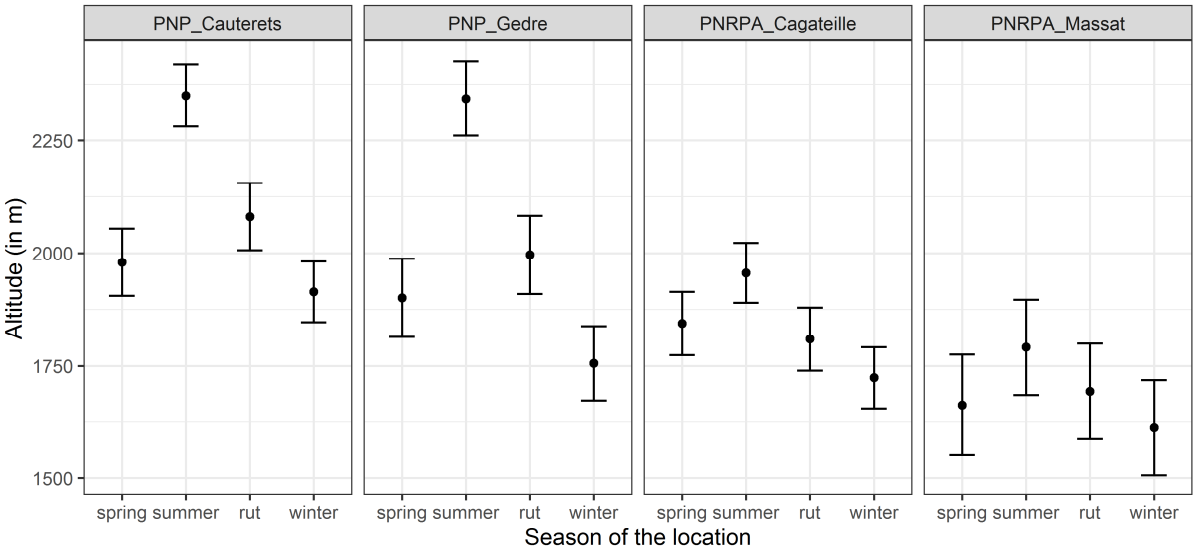


Figure A2. Altitude of the barycentre of monthly locations by release area and season of location predicted by the most-supported generalized additive mixed model for 169 Iberian ibex (including the individual identity as a random effect) during the first year after translocation in Cauterets and Gèdres areas in the Pyrenees National Park (PNP), and Cagateille and Massat areas in the Ariège Regional Park (PNRPA).

Annexe 2 : Informations complémentaires au chapitre 3.2 (Article II)

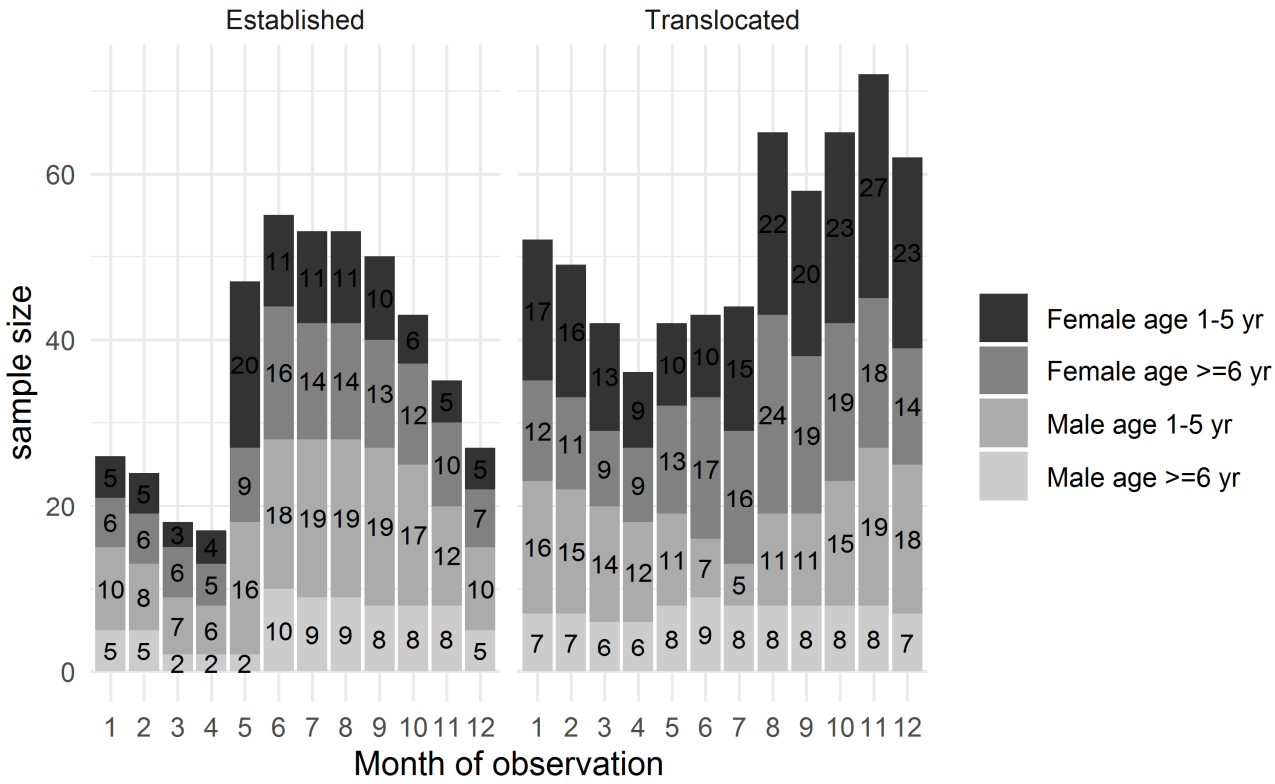
Appendix A: Sample size of Iberian ibex (females and males, 1-5 year-old, >=6 year-old) translocated in each release area of the French Pyrenees over the 2014-2017 period. 'rank in area' refers to the release order in a given site.

Release N°	Date	Population	Area	Rank in area	Female 1-5	Female >=6	Male 1-5	Male >=6
1	10-juil-14	Pyrenees National Park	Cauterets	1	0	3	5	1
2	19-juil-14	Pyrenees National Park	Cauterets	2	0	1	2	0
3	30-juil-14	Ariege Regional Park	Cagateille	1	2	4	3	2
5	10-oct-14	Pyrenees National Park	Cauterets	3	1	0	1	2
6	31-mars-15	Pyrenees National Park	Cauterets	4	1	1	8	0
9	05-juin-15	Ariege Regional Park	Cagateille	4	4	3	4	0
10	26-juin-15	Pyrenees National Park	Cauterets	6	10	2	1	0
13	26-sept-15	Pyrenees National Park	Cauterets	8	1	3	0	0
14	29-oct-15	Pyrenees National Park	Cauterets	9	2	4	5	0
17	10-juin-16	Ariege Regional Park	Massat	2	0	1	1	2
18	02-nov-16	Pyrenees National Park	Gèdres	2	8	2	4	0
19	19-juil-17	Ariege Regional Park	Massat	3	4	1	4	0
21	16-sept-17	Pyrenees National Park	Gèdres	3	3	2	7	0
22	05-oct-17	Pyrenees National Park	Gèdres	4	5	2	2	0
23	20-oct-17	Pyrenees National Park	Gèdres	5	1	1	1	2
24	03-nov-17	Ariege Regional Park	Massat	4	2	1	2	0
4	13-Aug-2014	Ariege Regional Park	Cagateille	2	2	5	3	1
7	20-Apr-2015	Ariege Regional Park	Cagateille	3	0	2	7	1
12	21-Aug-2015	Pyrenees National Park	Cauterets	7	1	2	1	0
8	25-May-2015	Pyrenees National Park	Cauterets	5	4	1	0	0
16	26-Apr-2016	Ariege Regional Park	Massat	1	1	4	3	3
20	3-Aug-2017	Ariege Regional Park	Cagateille	6	4	5	2	0
11	7-Aug-2015	Ariege Regional Park	Cagateille	5	10	1	1	0
15	8-Apr-2016	Pyrenees National Park	Gèdres	1	2	1	3	0
				Total	68	52	70	14

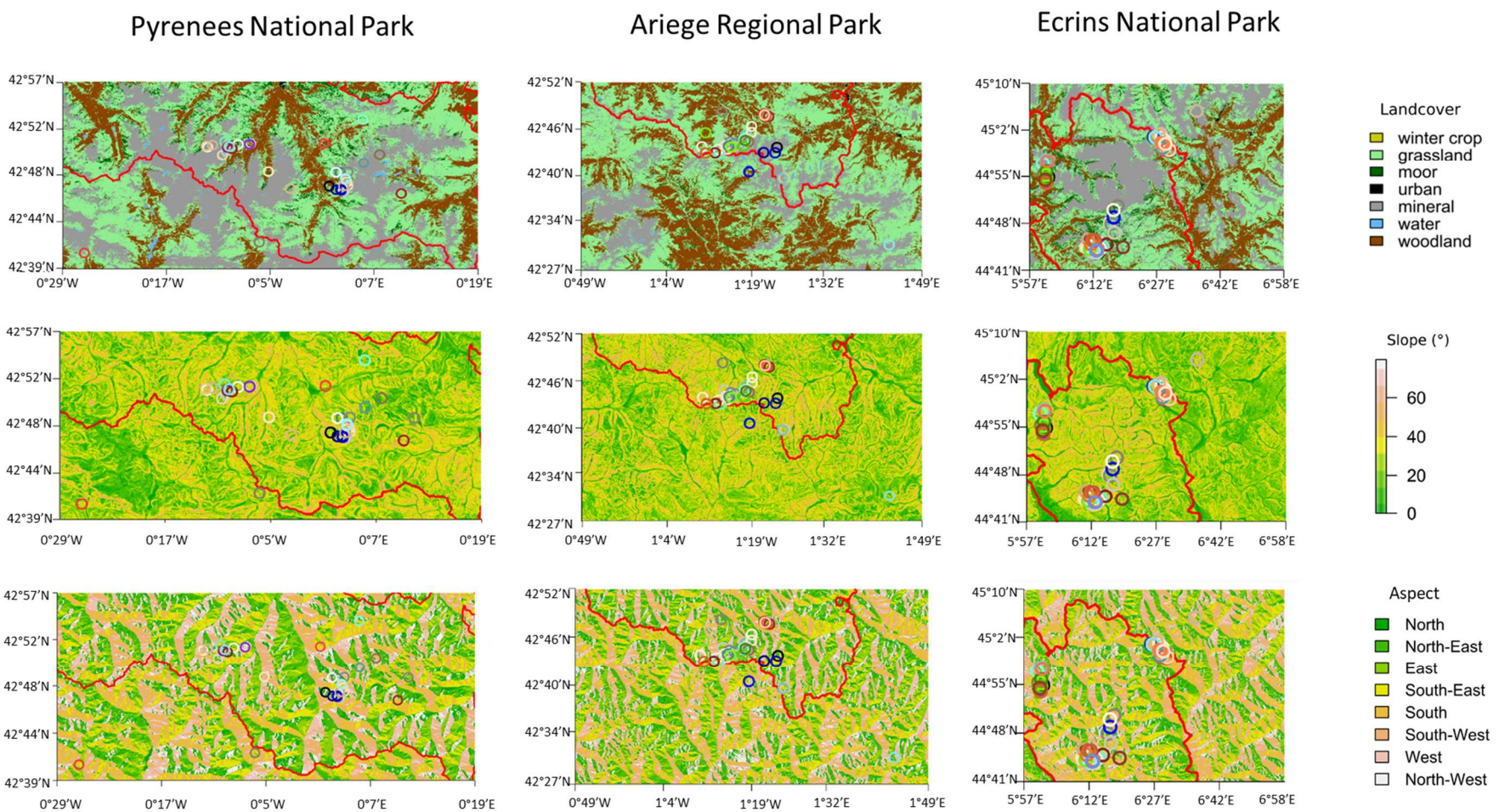
Appendix B: Sample size of Iberian ibex and Alpine ibex monitored to model spatial and habitat fidelity. Distribution per sex and age class (1-5 year-old, >=6 year-old)

Type of Population	Population	Females		Males	
		1-5	>=6	1-5	>=6
Established	Cerces	6	5	9	5
Established	Champsaur	17	3	15	11
Established	Oisans	3	2	9	7
Translocated	Cauterets	17	6	2	0
Translocated	Gèdres	13	7	13	2
Translocated	Cagateille	14	19	12	4
Translocated	Massat	7	7	5	5

Appendix C: Number of individuals-month observations used to model spatial and habitat fidelity: distribution per month of observation, type of population (translocated Iberian ibex in the Pyrenees, ancient population of Alpine ibex), sex and age class (1-5 year-old, >=6 year-old).



Appendix D: Land cover, slope and exposure layers for each study area (Pyrenees National Park, Ariege Regional Park, Ecrins National Park) combined to build a final habitat map to model Habitat fidelity 87 translocated Iberian ibex, 60 females and 27 males, and 60 Alpine ibex, 31 females and 29 males of an ancient population. Red line represents limits of each Park. Circles represent barycenter of individual's locations



Appendix E: Candidate generalized additive mixed model to investigate variation in spatial fidelity in 87 translocated Iberian ibex and 60 Alpine ibex, with individual identity and population as random effects on the intercept. The following factors were evaluated: type of population (type_pop= established; translocated), sex, age class (age= 1-5 year-old; >= 6 year-old), release rank (rel_rank= established; translocated-rank 1-3; translocated-rank >=4), and two-way interactions (*). Models including different smoothing splines of month of observation and duration since translocation/capture effect with population-specific, sex-specific and age-specific effect. See *Model selection* in Materials & Methods.

All models included type of population (established / translocated) and its two-way interaction with sex and age-class as fixed factors

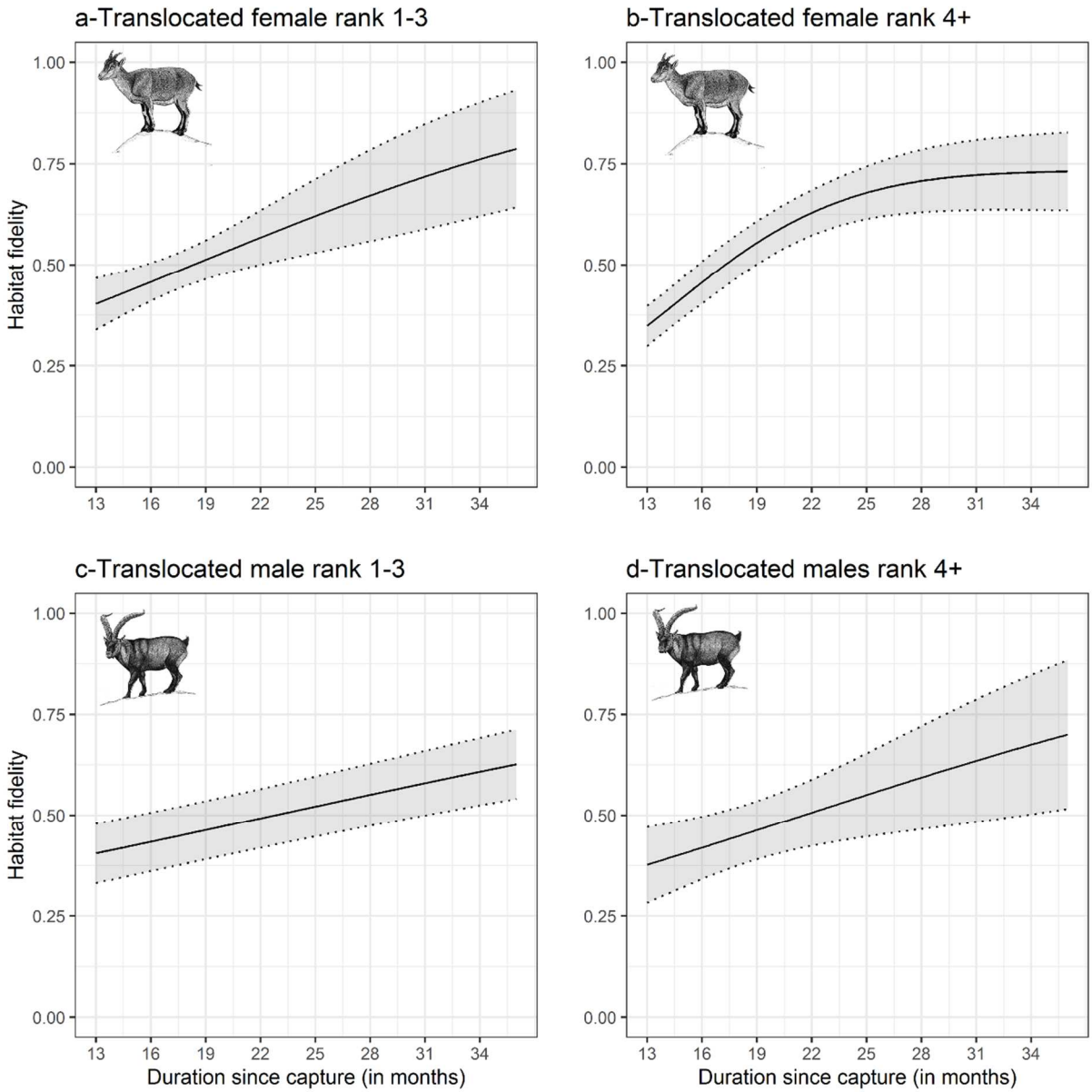
Rank	Spline on duration since capture/translocation by=	Spline on month of observation by=	np	AICc	ΔAICc
1	**type_pop * sex**	**type_pop * sex**	**131**	**-1573.41**	**-**
2	type_pop * age	type_pop * sex	133	-1573.27	0.14
3	type_pop	type_pop * sex	130	-1570.83	2.58
4	rel_rank * age	type_pop * sex	137	-1569.25	4.16
5	rel_rank	type_pop * sex	133	-1565.41	8.00
6	rel_rank * sex	type_pop * sex	137	-1563.89	9.52
7	*no factor*	type_pop * sex	130	-1557.21	16.20
8	type_pop	type_pop	118	-1535.21	38.20
9	type_pop * age	type_pop	122	-1534.44	38.97
10	rel_rank * age	type_pop	125	-1529.43	43.98
11	rel_rank	type_pop	122	-1529.19	44.22
12	type_pop * sex	type_pop	125	-1526.40	47.01
13	rel_rank * sex	type_pop	129	-1522.82	50.59
14	*no factor*	type_pop	119	-1516.88	56.53
15	rel_rank * age	type_pop * age	128	-1513.93	59.48
16	type_pop * age	type_pop * age	127	-1512.09	61.33
17	rel_rank	type_pop * age	128	-1501.94	71.48
18	type_pop	type_pop * age	130	-1500.89	72.53
19	type_pop * sex	type_pop * age	133	-1494.42	78.99
20	rel_rank * sex	type_pop * age	137	-1492.23	81.18
21	*no factor*	type_pop * age	126	-1491.14	82.27
22	type_pop	*no factor*	117	-1487.30	86.11
23	rel_rank * age	*no factor*	129	-1484.62	88.79
24	type_pop * age	*no factor*	124	-1482.95	90.46
25	type_pop * sex	*no factor*	122	-1481.79	91.62
26	rel_rank	*no factor*	121	-1480.16	93.26
27	rel_rank * sex	*no factor*	127	-1470.03	103.38
28	type_pop * age	*constant*	119	-1468.76	104.65
29	rel_rank * age	*constant*	123	-1463.91	109.50
30	*constant*	type_pop * sex	122	-1458.91	114.50
31	type_pop	*constant*	110	-1450.52	122.89
32	rel_rank	*constant*	113	-1446.68	126.73
33	rel_rank * sex	*constant*	120	-1446.29	127.12
34	type_pop * sex	*constant*	118	-1443.87	129.54
35	*no factor*	*no factor*	114	-1438.33	135.08
36	*constant*	type_pop	115	-1425.82	147.59
37	*constant*	type_pop * age	120	-1410.99	162.42
38	*constant*	*no factor*	109	-1366.01	207.40
39	*no factor*	*constant*	102	-1341.66	231.75
40	*constant*	*constant*	102	-1319.55	253.86

Appendix F: Candidate generalized additive mixed model to investigate variation in habitat fidelity in 87 translocated Iberian ibex and 60 Alpine ibex, with individual identity and population as random effects on the intercept. The following factors were evaluated: type of population (type_pop= established; translocated), sex, age class (age= 1-5 year-old; >= 6 year-old), release rank (rel_rank= established; translocated-rank 1-3; translocated-rank >=4), and two-way interactions (*). Models including different smoothing splines of month of observation and duration since translocation/capture effect with population-specific, sex-specific and age-specific effect. See *Model selection* in Materials & Methods.

All models included type of population (established / translocated) and its two-way interaction with sex and age-class as fixed factors

Rank	Spline on duration since capture/translocation by=	Spline on month of observation by=	np	AICc	ΔAICc
1	rel_rank * age	type_pop * sex	139	-915.59	-
2	**rel_rank**	**type_pop * sex**	**127**	**-914.73**	**0.87**
3	rel_rank * sex	type_pop * sex	130	-914.27	1.32
4	**type_pop * sex**	**type_pop * sex**	**127**	**-913.76**	**1.83**
5	type_pop * age	type_pop * sex	134	-911.08	4.52
6	type_pop	type_pop * sex	125	-903.08	12.51
7	type_pop * sex	type_pop	118	-892.05	23.54
8	type_pop * age	type_pop	125	-888.97	26.62
9	rel_rank	type_pop	120	-886.67	28.92
10	rel_rank * sex	type_pop	123	-885.08	30.51
11	type_pop	type_pop	116	-884.41	31.18
12	rel_rank * age	type_pop * age	122	-882.30	33.29
13	rel_rank * age	type_pop	129	-882.27	33.32
14	type_pop * sex	*no factor*	116	-878.14	37.45
15	type_pop * age	type_pop * age	123	-877.86	37.74
16	type_pop * age	*no factor*	124	-877.43	38.17
17	*no factor*	type_pop * sex	125	-875.96	39.63
18	rel_rank	type_pop * age	128	-874.24	41.35
19	rel_rank * sex	*no factor*	120	-873.05	42.54
20	type_pop	type_pop * age	128	-872.88	42.72
21	rel_rank * age	*no factor*	129	-872.13	43.46
22	rel_rank	*no factor*	119	-870.40	45.20
23	type_pop	*no factor*	116	-869.55	46.04
24	type_pop * sex	type_pop * age	133	-867.85	47.75
25	rel_rank * sex	type_pop * age	123	-867.69	47.90
26	*no factor*	type_pop	116	-857.29	58.31
27	rel_rank	*constant*	112	-843.53	72.06
28	type_pop * sex	*constant*	114	-841.70	73.89
29	*no factor*	type_pop * age	124	-841.03	74.57
30	rel_rank * age	*constant*	124	-838.16	77.43
31	type_pop * age	*constant*	120	-837.81	77.78
32	rel_rank * sex	*constant*	119	-835.87	79.72
33	type_pop	*constant*	111	-833.35	82.24
34	*no factor*	*no factor*	114	-824.00	91.60
35	*constant*	type_pop * sex	118	-802.17	113.42
36	*constant*	type_pop	111	-782.38	133.22
37	*constant*	type_pop * age	118	-778.26	137.34
38	*constant*	*no factor*	108	-767.89	147.70
39	*no factor*	*constant*	102	-764.65	150.94
40	*constant*	*constant*	101	-734.82	180.77

Appendix G: Variation in habitat fidelity (between monthly space use over year n and year n-1) in ibex from the 13th month after their translocation, for each release rank and sex. Lines and dotted lines represent predictions and associated 95% confidence interval, respectively (from the model 3 in Appendix F)



1 Annexe 3 : Informations complémentaires au chapitre 4.1 (Article III)

APPENDIX 1.

We used multi-event CMR modeling to estimate state- and season-dependent survival among 71 females between 1 June 1997 and 31 May 2011. For each year of monitoring, four re-sighting periods were defined, which correspond to summer (June 1 to August 31) – when births occur, autumn (September 1 to November 30), winter (December 1 to February 28), and spring (March 1 to May 31). For each season of a given year, females were classified into two possible states, Alive or Dead. For a given re-sighting season, each individual could be observed alive, dead, or noted as unseen. The selected model (model 6) indicated that female survival does not differ according to season (see models 8, 13 and 14). Neither did female survival differ before and after the period of disease (see model 7).

Table. Model selection for the analyses of female survival and re-sighting probability.
The following factors were tested: Age of the female [A3= three age-classes: prime-aged adults (2–7 years); old adults (8–12 years), senescent adults (>12 years)], Presence of epizootic [E= Epizootic period (from spring 2007 to summer 2008), BE= period before epizootic, AE= period after epizootic, OE= period outside epizootic (i.e. before and after)], Seasons [4S= four seasons (SP=spring; SU=summer; AU=autumn; WI=winter)].

Rank	Female survival	Event	NP	QAICc	ΔQAICc
i- Re-sighting probability					
1	.	**4S**	10	**1567.19**	-
2	.	Year	31	1584.08	16.89
3	.	.	4	1589.37	22.18
4	.	E+OE	6	1591.68	24.49
5	.	BE+E+AE	8	1594.61	27.42
ii- Adult survival					
6	**A3*[E+OE]**	4S	15	**1506.91**	-
7	A3*[BE+E+AE]	4S	18	1509.72	2.81
8	A3*[E+OE]*[WI&SP+SU&AU]	4S	21	1510.25	3.34
9	A3*[E+OE*4S]	4S	24	1515.11	8.20
10	A3*Year	4S	54	1543.23	36.32
11	A3	4S	12	1545.34	38.43
12	A3*4S	4S	21	1546.65	39.74
13	A3*[WI&SP+SU&AU]	4S	15	1547.90	40.99
14	A3*[WI+SP&SU&AU]	4S	15	1548.82	41.91

APPENDIX 2. Model selection for the analysis of female survival, kid survival, transition between reproductive states and re-sighting probability. The following factors were tested: Heterogeneity [H], Age of the female [A2= two age classes: mature adults (4–12 years), senescent adults (>12 years)], Breeding success [GB= effect of giving birth, KS= effect of kid survival, RK= effect of raising a kid], Consequences of the epizootic [E= epizootic (from spring 2007 to summer 2008), BE= period before epizootic, AE= period after epizootic, OE= period outside epizootic (i.e. before and after)], Seasons [4S= four seasons (spring, summer, autumn, winter), 3S= three seasons (summer, autumn, winter). *See also text.*

Rank	IS	Female survival	Kid survival	Reproductive status	Event	NP	QAICc	ΔQAICc
a- Female survival								
1	H	**RK*A2*[E+OE]**	H*[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	66	**4260.33**	-
2	H	A2*[E+OE]	H*[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	62	4263.25	2.92
3	H	RK*[E+OE]	H*[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	61	4264.22	3.89
4	H	GB*A2*[E+OE]	H*[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	66	4264.90	4.57
5	H	[A2+RK]*[E+OE]	H*[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	64	4264.93	4.60
6	H	[A2+GB]*[E+OE]	H*[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	64	4266.97	6.64
7	H	H*RK*A2*[E+OE]	H*[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	71	4267.15	6.82
8	H	GB*KS*[E+OE]	H*[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	63	4268.22	7.89
9	H	GB*[E+OE]	H*[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	61	4269.15	8.82
10	H	[E+OE]	H*[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	59	4271.37	11.04
11	H	H*[E+OE]	H*[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	61	4272.55	12.21
b- Kid survival								
12	H	RK*A2*[E+OE]	**[BE+E+AE]**	H*GB*KS	RK*4S	61	**4257.79**	-
13	H	RK*A2*[E+OE]	**[E+OE]**	H*GB*KS	RK*4S	60	**4258.50**	0.71
14	H	RK*A2*[E+OE]	H*[E+OE]	H*GB*KS	RK*4S	62	4259.78	1.99
15	H	RK*A2*[E+OE]	[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	62	4260.17	2.38
16	H	RK*A2*[E+OE]	H*[E+OE*3S]	H*GB*KS	RK*4S	66	4260.33	2.54
17	H	RK*A2*[E+OE]	H*[BE+E+AE]	H*GB*KS	RK*4S	64	4260.64	2.85
18	H	RK*A2*[E+OE]	A2*[E+OE]	H*GB*KS	RK*4S	62	4261.32	3.53
c- Probability of having a kid during the next breeding season								
13	H	RK*A2*[E+OE]	[E+OE]	**H*RK**	RK*4S	58	**4254.16**	-
19	H	RK*A2*[E+OE]	[E+OE]	**H*GB**	RK*4S	58	**4254.92**	0.76
20	H	RK*A2*[E+OE]	[E+OE]	H*RK*[BE+E&AE]	RK*4S	62	4255.80	1.64
21	H	RK*A2*[E+OE]	[E+OE]	H*GB*KS	RK*4S	60	4258.50	4.34
22	H	RK*A2*[E+OE]	[E+OE]	H*RK*[E+OE]	RK*4S	62	4259.94	5.78
23	H	RK*A2*[E+OE]	[E+OE]	H*RK*[BE+E+AE]	RK*4S	66	4263.34	9.18
24	H	RK*A2*[E+OE]	[E+OE]	A2*RK	RK*4S	58	4286.83	32.67
25	H	RK*A2*[E+OE]	[E+OE]	H*A2*RK	RK*4S	62	4290.07	
d- Re-sighting probability								
13	H	RK*A2*[E+OE]	[E+OE]	H*RK	**RK*4S**	58	**4254.16**	-
26	H	RK*A2*[E+OE]	[E+OE]	H*RK	GB*KS*4S	71*	4269.01	14.85

APPENDIX 3. Matrices used in E-Surge to model the CMR data of female ibex; '+' ("good") and '-' ("poor") represent the quality of the female. 'S' is the reproductive state if the focal female produced a kid and raised it successfully; 'L' is the reproductive state if the focal female produced a kid but lost it; 'N' is the reproductive state if the focal female did not produce a kid; 'D' is the reproductive state if the focal female died. See Table 2 for the exact definition of events.

Initial state

S-	S+	L-	L+	N-	N+
π1	π2	-	-	π3	*

with π= proportion of females in each initial state

Transition between two successive reproductive states

Step 1

Female survival

	S-	S+	L-	L+	N-	N+	D
S -	Φ1	-	-	-	-	-	*
S+	-	Φ2	-	-	-	-	*
L -	-	-	Φ3	-	-	-	*
L+	-	-	-	Φ4	-	-	*
N -	-	-	-	-	Φ5	-	*
N+	-	-	-	-	-	Φ6	*
D	-	-	-	-	-	-	*

with Φ = female survival probability

Step 2

Transitions during a breeding year = Kid survival

	S-	S+	L-	L+	N-	N+	D
S -	Φ+	-	*	-	-	-	-
S+	-	Φ-	-	*	-	-	-
L -	-	-	*	-	-	-	-
L+	-	-	-	*	-	-	-
N -	-	-	-	-	*	-	-
N+	-	-	-	-	-	*	-
D	-	-	-	-	-	-	*

with Φ+= Survival of kids produced by '+' ("good") females
and Φ- = Survival of kids produced by '–' ("poor") females

Transitions between spring and summer= Reproductive status

	S-	S+	L-	L+	N-	N+	D
S -	δ1	-	-	-	*	-	-
S+	-	δ2	-	-	-	*	-
L -	δ3	-	-	-	*	-	-
L+	-	δ4	-	-	-	*	-
N -	δ5	-	-	-	*	-	-
N+	-	δ6	-	-	-	*	-
D	-	-	-	-	-	-	*

with δ= probability of a female producing a kid during the next breeding season

Events

	0	1 =unknown	2 =without kid	3 =probably without kid	4 =possibly with a kid	5 =probably with a kid	6 =with a kid
S -	*	a1	-	c1	d1	e1	f1
S+	*	a1	-	c1	d1	e1	f1
L -	*	a2	b1	c2	d2	e2	-
L+	*	a2	b1	c2	d2	e2	-
N -	*	a3	b2	c3	d3	e3	-
N+	*	a3	b2	c3	d3	e3	-
D	*	-	-	-	-	-	-

with a, b, c, d, e, f = event probability corresponding to each reproductive state

APPENDIX 4. Event- and season-specific detection probabilities for successful (a) and unsuccessful (b) ibex females. Unsuccessful females either did not produce a kid or produced a kid and lost it.

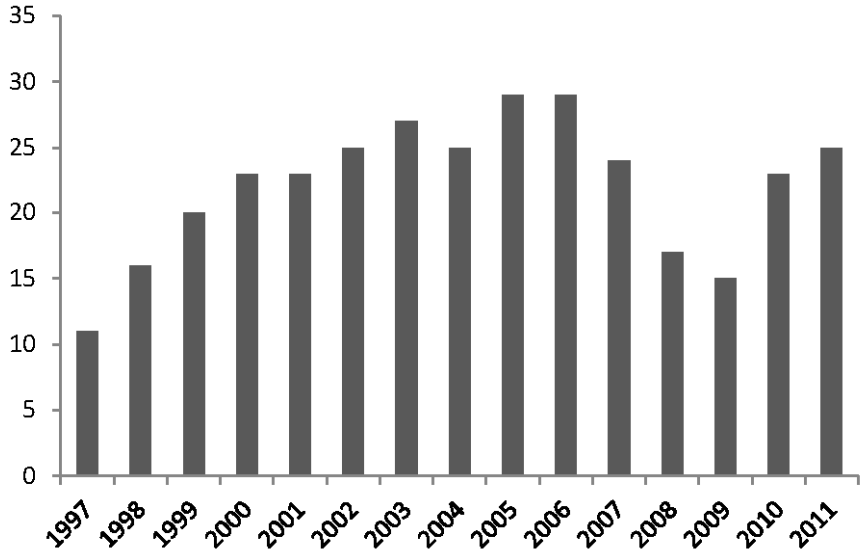
a- Successful females: state S

Event ⇒ **Seasons** ⇓	1 =unknown	2 =without kid	3 =probably without kid	4 =possibly with a kid	5 =probably with a kid	6 =with a kid
Summer	0.16 [0.10-0.25]	--	0.01 [0.00-0.07]	0.11 [0.07-0.18]	0.10 [0.06-0.16]	0.56 [0.47-0.65]
Autumn	0.09 [0.05-0.16]	--	0.00 [0.00-0.00]	0.24 [0.17-0.32]	0.15 [0.10-0.22]	0.43 [0.35-0.51]
Winter	0.07 [0.03-0.16]	--	0.00 [0.00-0.00]	0.24 [0.17-0.33]	0.19 [0.13-0.27]	0.42 [0.34-0.52]
Spring	0.28 [0.19-0.39]	--	0.07 [0.03-0.15]	0.22 [0.14-0.31]	0.13 [0.08-0.21]	0.22 [0.14-0.31]

b- Unsuccessful females: state N or state L

Event ⇒ **Seasons** ⇓	1 =unknown	2 =without kid	3 =probably without kid	4 =possibly with a kid	5 =probably with a kid	6 =with a kid
Summer	0.24 [0.16-0.33]	0.41 [0.32-0.50]	0.20 [0.14-0.28]	0.05 [0.02-0.11]	0.00 [0.00-0.00]	--
Autumn	0.38 [0.31-0.46]	0.20 [0.15-0.27]	0.17 [0.12-0.23]	0.01 [0.00-0.09]	0.00 [0.00-0.00]	--
Winter	0.47 [0.40-0.55]	0.15 [0.10-0.21]	0.08 [0.05-0.14]	0.02 [0.00-0.07]	0.00 [0.00-0.00]	--
Spring	0.53 [0.45-0.60]	0.17 [0.12-0.23]	0.08 [0.05-0.14]	0.02 [0.01-0.06]	0.00 [0.00-0.00]	--

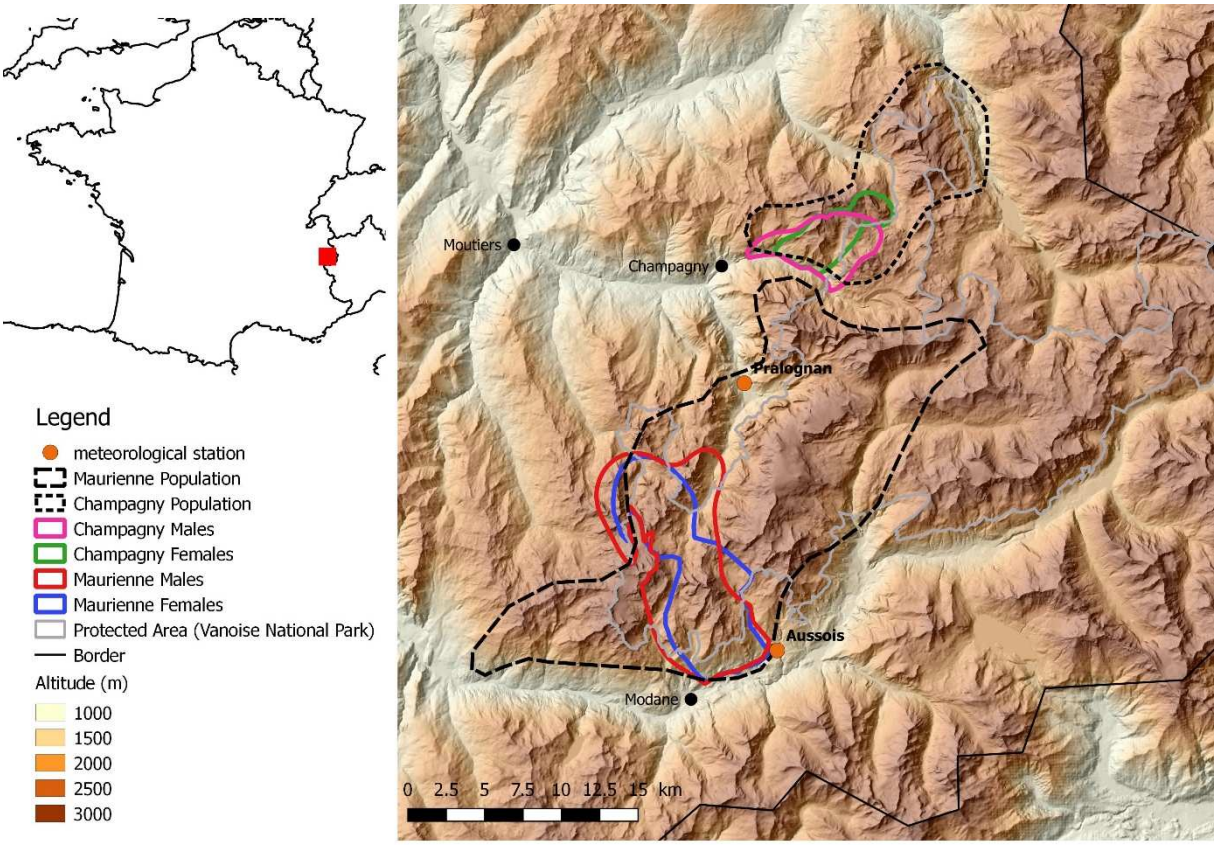
APPENDIX 5. Number of marked ibex females monitored in the Vanoise National park over the 1997-2011 period.



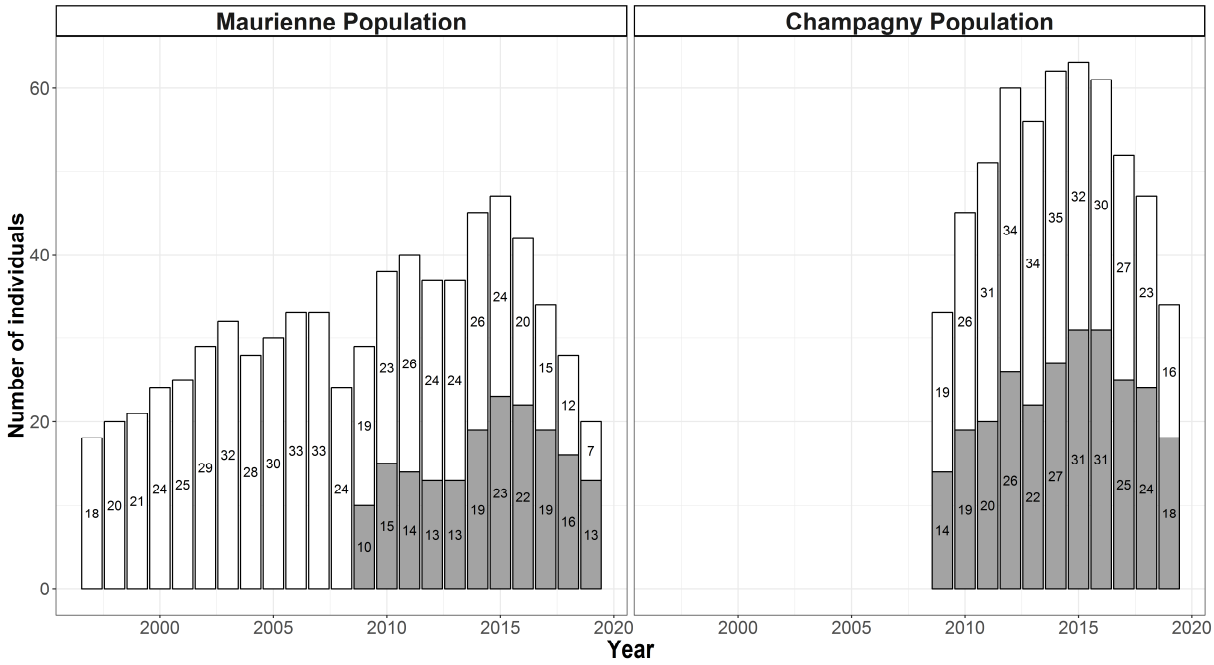
7

Annexe 4 : Informations complémentaires au chapitre 4.2 (Article IV)

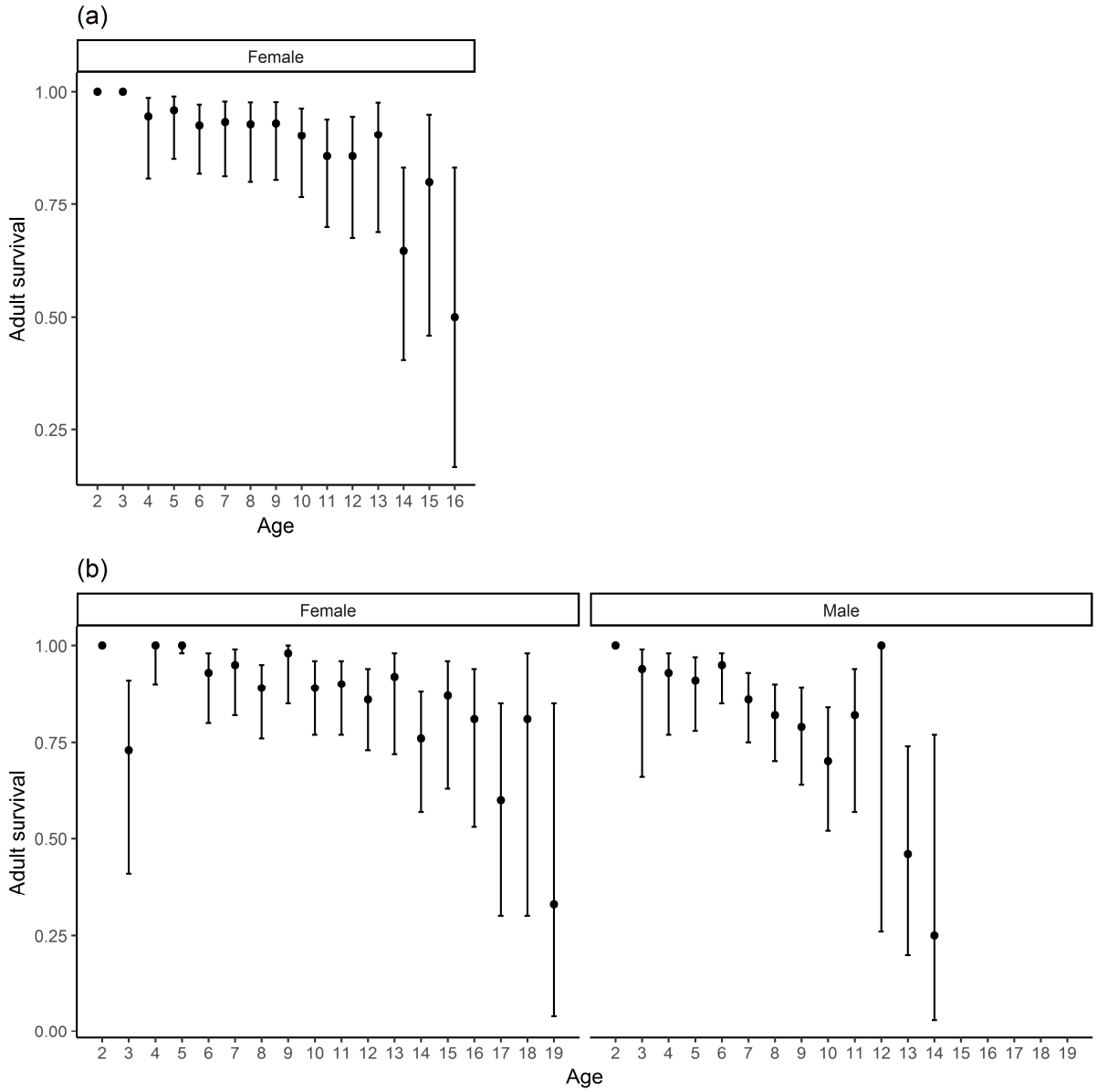
Appendix 1: Study area map showing the two studied populations, the position of the meteorological stations, and the area used (Kernel 90%) by marked females (blue for Maurienne and green for Champagny) and marked males (red for Maurienne and pink for Champagny).



Appendix 2: Number of individuals recorded each year (Females in white, Males in grey) in each population.



Appendix 3: Age-specific annual survival of Alpine ibex, with 95% confidence intervals for the Vanoise population (France) for (a) 79 females in Maurienne population from 1997 to 2019 (excluding survival probability during 2007-2008 epizootic), and (b) 78 females and 92 males in Maurienne and Champagny populations from 2009 to 2019, estimated with full-age dependent models. Re-sighting probability was set as time dependent and dead-recovery probability as constant



Appendix 4. Model selection for the analyses of female adult survival and re-sighting probability, and a constant dead-recovery probability, Maurienne population.

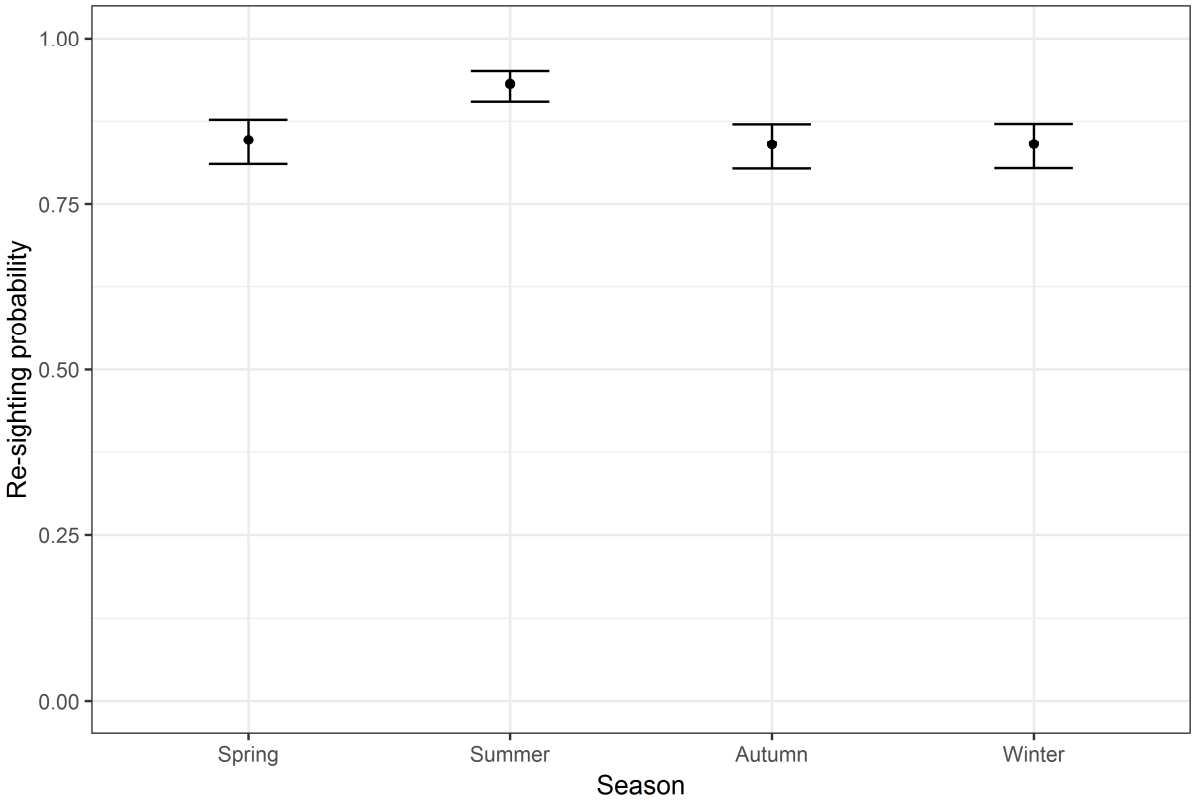
The following factors were tested: Age of the female [C1= prime-aged adults (2–7 years); C2= old adults (8–12 years), C3=senescent adults (>12 years)], Presence of epizootic [E= Epizootic period (from spring 2007 to summer 2008), BE= period before epizootic, AE= period after epizootic, OE=period outside epizootic (i.e. before and after)], Seasons [4S= four seasons (sum=summer June 1 to August 31; aut=autumn September 1 to November 30; win=winter December 1 to February 28; spr=spring March 1 to May 31)], OEyear=annual effect outside epizootic, win&spr= period from the beginning of winter to the end of spring]. The following environmental conditions were tested with models including yearly variation in summer period survival (yearS) or yearly variation in winter period survival (yearW): total snow depth in winter (Snowwin), average temperature (T), total precipitation (P) in winter (win), spring (spr), summer (sum) [e.g. Tsum=average temperature in summer], and compared with models with constant survival in summer period (S_cst) or winter survival (W_cst). Dead recovery probability was modelled as constant in all models.

see also METHODS

Rank	Survival	Re-sighting	NP	QAICc	ΔQAICc
Re-sighting probability					
1	**t**	**4S**	**69**	**2091.41**	**-**
2	t	BE+E+AE	68	2108.58	17.17
3	t	E+OE	67	2110.19	18.78
4	t	.	66	2111.73	20.32
Adult survival					
i- Reference model (step1)					
5	**[C1+C2+C3].[E+OE]**	4S	**12**	**2059.01**	0.00
6	[C1+C2+C3].[AE+E+PE]	4S	16	2059.52	0.51
7	E+OE	4S	8	2080.22	21.21
8	C1+C2+C3	4S	9	2101.75	42.74

9	.	4S	7	2124.69	65.68
ii- Intra-annual variation (step2)					
a- year average					
10	[C1+C2+C3].[E+OE]+[[C1&C2&C3].sumOE]	4S	13	2069.32	10.31
11	[C1+C2+C3].[E+OE]+[[C1&C2&C3].winOE&sprOE]	4S	13	2070.05	11.04
12	[C1+C2+C3].[E+OE]+[[C1&C2&C3].winOE]	4S	13	2070.09	11.08
13	[C1+C2+C3].[E+OE]+[[C1&C2&C3].sprOE]	4S	13	2070.16	11.15
b- with inter-annual variation					
14	[C1+C2+C3].[E+OE]+[C1&C2&C3].OEyear	4S	32	2075.22	-
15	[C1+C2+C3].[E+OE]+[[C1&C2&C3].[OEyear+sumOE]]	4S	33	2076.50	1.28
16	[C1+C2+C3].[E+OE]+[[C1&C2&C3].[OEyear+winOE]]	4S	33	2077.08	1.86
17	[C1+C2+C3].[E+OE]+[[C1&C2&C3].[OEyear+winOE&sprOE]]	4S	33	2077.16	1.94
18	[C1+C2+C3].[E+OE]+[[C1&C2&C3].[OEyear+sprOE]]	4S	33	2077.30	2.08
iii-environmental conditions impact (step3)					
a- summer period survival					
19	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearW+S_cst	4S	33	2073.63	0.00
20	**[C1+C2+C3].[E+OE]+yearW+yearS.NDVIjune**	4S	33	2068.24	**-5.39**
21	**[C1+C2+C3].[E+OE]+yearW+yearS.Pspr**	4S	33	2069.23	**-4.40**
22	**[C1+C2+C3].[E+OE]+yearW+yearS.INDVI**	4S	33	2070.36	**-3.28**
23	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearW+yearS.Psum	4S	33	2071.35	-2.28
24	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearW+yearS.Tspr	4S	33	2071.96	-1.67
25	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearW+yearS.SNDVI	4S	33	2073.00	-0.63
26	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearW+yearS.Tsum	4S	33	2073.96	0.32
27	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearW+yearS.Twin	4S	33	2074.33	0.70
28	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearW+yearS.Pwin	4S	33	2074.56	0.93
29	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearW+yearSSnowwin	4S	33	2074.67	1.03
30	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearW+yearS	4S	52	2090.34	16.71
b- winter period survival					
31	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearS+W_cst	4S	33	2086.51	0.00
32	**[C1+C2+C3].[E+OE]+yearS+yearW.Pwin**	4S	**34**	**2076.69**	**-9.81**
33	**[C1+C2+C3].[E+OE]+yearS+yearW.Tspr**	4S	**34**	**2081.04**	**-5.47**
34	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearS+yearW.Snowwin	4S	34	2086.71	0.20
35	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearS+yearW.NDVIjune	4S	34	2086.98	0.47
36	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearS+yearW.INDVI	4S	34	2087.06	0.55
37	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearS+yearW.Psum	4S	34	2088.30	1.79
38	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearS+yearW.Tsum	4S	34	2088.42	1.91
39	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearS+yearW.SNDVI	4S	34	2088.43	1.93
40	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearS+yearW.Pspr	4S	34	2088.48	1.97
41	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearS+yearW.Twin	4S	34	2088.55	2.04
42	[C1+C2+C3].[E+OE]+yearS+yearW	4S	51	2089.00	2.49

Appendix 5. Season-specific re-sighting probabilities for the analyses of Maurienne adult female survival from June 1st 1997 to November 30th 2019.



Appendix 6: Model selection for the analyses of ibex adult survival and re-sighting probability, and a constant dead-recovery probability.

The following factors were tested: Age [C1 = prime-aged adults (2–7 years); C2 = old adults (8–12 years), C3 = senescent adults (>12 years)], Sex [sex (mal=Male, fem=Female)], Population [pop (mau=Maurienne, cha=Champagny), Seasons [4S = four seasons (sum = summer June 1 to August 31; aut = autumn September 1 to November 30; win = winter December 1 to February 28; spr = spring March 1 to May 31)], year = yearly variation, effect, win&spr = period from the beginning of winter to the end of spring]. The following environmental conditions were tested with models including yearly variation in summer period survival (yearS) or yearly variation in winter period survival (yearW): total snow depth in winter (Snowwin), average temperature (T), total precipitation (P) in winter (win), spring (spr), summer (sum) [e.g. Tsum = average temperature in summer], and compared with models with constant survival in summer period (S_cst) or winter survival (W_cst). Dead recovery probability was modelled as constant in all models.

see also METHODS

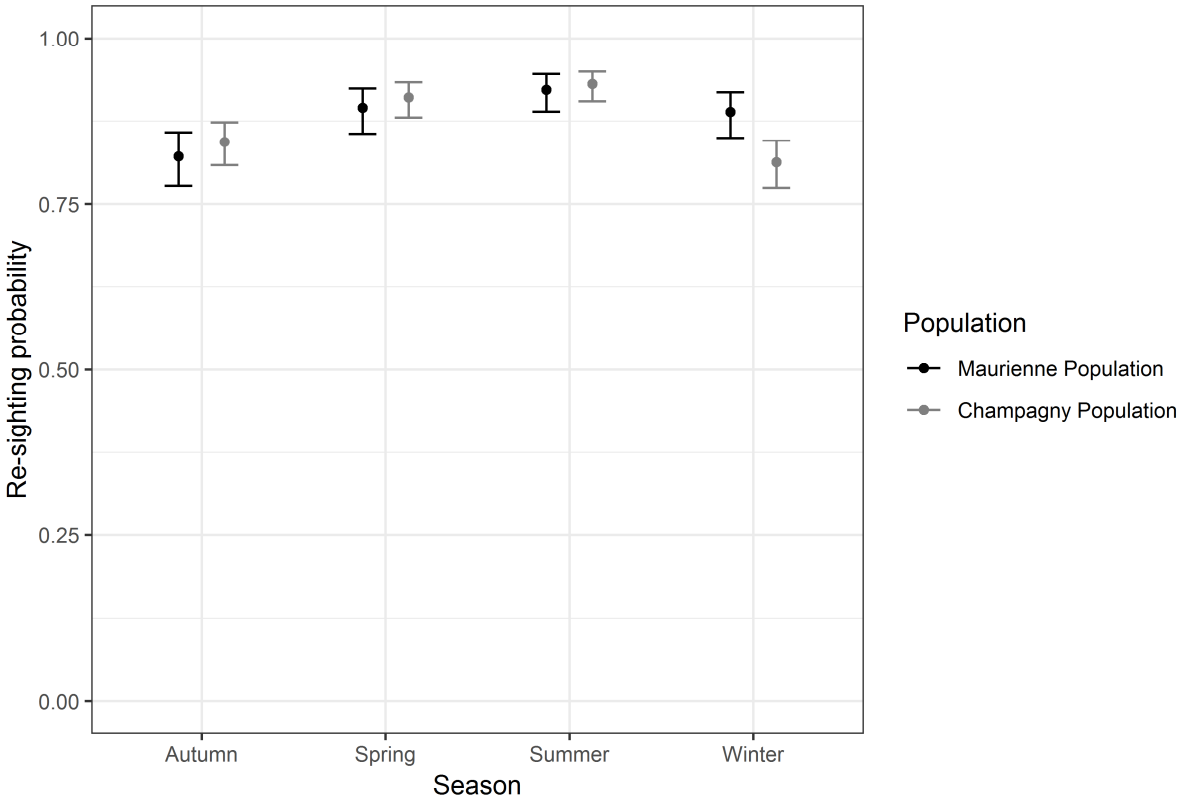
Rank	Survival	Re-sighting	NP	QAICc	ΔQAICc
Re-sighting probability					
1	**pop.sexe+t**	**4S.pop**	**55**	**3575.32**	**-**
2	pop.sexe+t	4S	51	3577.50	2.18
3	pop.sexe+t	4S.sexe	55	3579.87	4.55
4	pop.sexe+t	4S.pop.sexe	63	3580.32	5.00
5	pop.sexe+t	.	48	3617.92	42.60
6	pop.sexe+t	sexe	49	3619.21	43.89

7	pop.sexe+t	pop	49	3619.76	44.44
8	pop.sexe+t	pop.sexe	51	3622.84	47.52
Adult survival					
i- Reference model (step1)					
9	**[C1+C2+C3].sexe**	4S.pop	**16**	**3536.03**	**-**
10	C1+C2+C3	4S.pop	13	3550.45	14.42
11	[C1+C2+C3].pop	4S.pop	16	3554.43	18.40
12	sexe	4S.pop	12	3572.07	36.05
13	.	4S.pop	11	3573.38	37.35
14	pop	4S.pop	12	3575.34	39.31
ii- Intra-annual variation (step2)					
a- year average					
15	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].sum	4S.pop	17	3537.03	1.01
16	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].spr	4S.pop	17	3537.62	1.60
17	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].win	4S.pop	17	3537.79	1.77
18	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].win&spr	4S.pop	17	3538.03	2.00
b- with inter-annual variation					
19	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].year]	4S.pop	26	3539.89	-
20	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].[year+spr]]	4S.pop	27	3541.05	1.16
21	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].[year+sum]]	4S.pop	27	3541.19	1.30
22	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].[year+win]]	4S.pop	27	3541.65	1.76
23	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].[year+win&spr]]	4S.pop	27	3541.80	1.91
iii- environmental conditions impact on male survival (step3)					
a- summer period survival					
24	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].[mal.yearW+malmau.S_cst+malcha.S_cst]]	4S.pop	28	3539.59	**0.00**
25	**[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearW+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].S_cst+[malmau.yearS*Twin&malcha.yearS*Twin]]]**	**4S.pop**	**29**	**3535.30**	**-4.29**
26	**[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearW+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].S_cst+[malmau.yearS*NDVI&malcha.yearS*INDVI]]]**	**4S.pop**	**29**	**3537.10**	**-2.49**

27	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearW+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].S_cst+[malmau.yearS*NDVIjune&malcha.yearS*NDVIjune]]]	4S.pop	29	3537.49	-2.10
28	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearW+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].S_cst+[malmau.yearS*SNDVI&malcha.yearS*SNDVI]]]	4S.pop	29	3537.72	-1.87
29	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearW+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].S_cst+[malmau.yearS*Psum&malcha.yearS*Psum]]]	4S.pop	29	3539.56	-0.03
30	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearW+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].S_cst+[malmau.yearS*Pspr&malcha.yearS*Pspr]]]	4S.pop	29	3540.17	0.58
31	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearW+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].S_cst+[malmau.yearS*Tspr&malcha.yearS*Tspr]]]	4S.pop	29	3540.71	1.12
32	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearW+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].S_cst+[malmau.yearS*Tsum&malcha.yearS*Tsum]]]	4S.pop	29	3541.53	1.94
33	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearW+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].S_cst+[malmau.yearS*Pwin&malcha.yearS*Pwin]]]	4S.pop	29	3541.60	2.01
34	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearW+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].S_cst+[malmau.yearS*Snowwin&malcha.yearS*Snowwin]]]	4S.pop	29	3541.60	2.01
35	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].[mal.yearW+malmau.yearS+malcha.yearS]]	4S.pop	48	3558.78	19.19
b- winter period survival					
36	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].[mal.yearS+malmod.W_cst+malcha.W_cst]]	4S.pop	28	3539.62	-
37	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearS+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].W_cst+[malmau.yearW*Pwin&malcha.yearW*Pwin]]]	4S.pop	29	3539.56	-0.06
38	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearS+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].W_cst+[malmau.yearW*Tspr&malcha.yearW*Tspr]]]	4S.pop	29	3539.60	-0.02
39	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearS+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].W_cst+[malmau.yearW*Snowwin&malcha.yearW*Snowwin]]]	4S.pop	29	3540.10	0.48
40	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearS+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].W_cst+[malmau.yearW*NDVIjune&malcha.yearW*NDVIjune]]]	4S.pop	29	3540.13	0.51
41	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearS+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].W_cst+[malmau.yearW*Psum&malcha.yearW*Psum]]]	4S.pop	29	3541.03	1.41
42	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearS+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].W_cst+[malmau.yearW*Twin&malcha.yearW*Twin]]]	4S.pop	29	3541.14	1.52
43	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearS+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].W_cst+[malmau.yearW*Pspr&malcha.yearW*Pspr]]]	4S.pop	29	3541.34	1.72
44	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearS+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].W_cst+[malmau.yearW*Tsum&malcha.yearW*Tsum]]]	4S.pop	29	3541.60	1.98
45	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearS+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].W_cst+[malmau.yearW*SNDVI&malcha.yearW*SNDVI]]]	4S.pop	29	3541.63	2.01
46	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].mal.yearS+[[C1&C2&C3].[[malmau+malcha].W_cst+[malmau.yearW*INDVI&malcha.yearW*INDVI]]]	4S.pop	29	3541.66	2.04
47	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].[mal.yearS+malmod.yearW+malcha.yearW]]	4S.pop	46	3549.43	9.81
iv- environmental conditions *impact on female survival (step3)*					
a- summer period survival					
48	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].[fem.yearW+femmod.S_cst+femcha.S_cst]]	4S.pop	28	3538.72	0.00
49	**[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearW+[[C1&C2&C3].[[femmau+femcha].S_cst+[femmau.yearS*Pspr&femcha.yearS*Pspr]]]**	**4S.pop**	**29**	**3536.42**	**-2.30**
50	**[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearW+[[C1&C2&C3].[[femmau+femcha].S_cst+[femmau.yearS*SNDVI&femcha.yearS*SNDVI]]]**	**4S.pop**	**29**	**3536.57**	**-2.15**
51	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearW+[[C1&C2&C3].[[femmau+femcha].S_cst+[femmau.yearS*Tspr&femcha.yearS*Tspr]]]	4S.pop	29	3539.44	0.72

52	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearW+[[C1&C2&C3].[[femmau+femcha].S_cst+[femmau.yearS*Pwin&femcha.yearS*Pwin]]]	4S.pop	29	3539.70	0.98
53	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearW+[[C1&C2&C3].[[femmau+femcha].S_cst+[femmau.yearS*Snowwin&femcha.yearS*Snowwin]]]	4S.pop	29	3540.33	1.61
54	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearW+[[C1&C2&C3].[[femmau+femcha].S_cst+[femmau.yearS*Twin&femcha.yearS*Twin]]]	4S.pop	29	3540.56	1.84
55	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearW+[[C1&C2&C3].[[femmau+femcha].S_cst+[femmau.yearS*NDVI&femcha.yearS*INDVI]]]	4S.pop	29	3540.62	1.90
56	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearW+[[C1&C2&C3].[[femmau+femcha].S_cst+[femmau.yearS*NDVIjune&femcha.yearS*NDVIjune]]]	4S.pop	29	3540.66	1.94
57	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearW+[[C1&C2&C3].[[femmau+femcha].S_cst+[femmau.yearS*Tsum&femcha.yearS*Tsum]]]	4S.pop	29	3540.73	2.01
58	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearW+[[C1&C2&C3].[[femmau+femcha].S_cst+[femmau.yearS*Psum&femcha.yearS*Psum]]]	4S.pop	29	3540.75	2.03
59	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].[fem.yearW+femmod.yearS+femcha.yearS]]	4S.pop	48	3554.24	15.52
b- winter period survival					
60	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].[fem.yearS+femmod.W_cst+femcha.W_cst]]	4S.pop	28	3545.49	0.00
61	**[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearS+[[C1&C2&C3].[[femmod+femcha].W_cst+[femmod.yearW*Tspr&femcha.yearW*Tspr]]]**	**4S.pop**	**29**	**3539.78**	**-5.71**
62	**[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearS+[[C1&C2&C3].[[femmod+femcha].W_cst+[femmod.yearW*Pwin&femcha.yearW*Pwin]]]**	**4S.pop**	**29**	**3542.54**	**-2.95**
63	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearS+[[C1&C2&C3].[[femmod+femcha].W_cst+[femmod.yearW*Snowwin&femcha.yearW*Snowwin]]]	4S.pop	29	3545.57	0.08
64	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearS+[[C1&C2&C3].[[femmod+femcha].W_cst+[femmod.yearW*Twin&femcha.yearW*Twin]]]	4S.pop	29	3545.69	0.20
65	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearS+[[C1&C2&C3].[[femmod+femcha].W_cst+[femmod.yearW*Psum&femcha.yearW*Psum]]]	4S.pop	29	3546.33	0.84
66	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearS+[[C1&C2&C3].[[femmod+femcha].W_cst+[femmod.yearW*INDVI&femcha.yearW*INDVI]]]	4S.pop	29	3546.70	1.21
67	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearS+[[C1&C2&C3].[[femmod+femcha].W_cst+[femmod.yearW*Tsum&femcha.yearW*Tsum]]]	4S.pop	29	3546.89	1.40
68	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearS+[[C1&C2&C3].[[femmod+femcha].W_cst+[femmod.yearW*NDVIjune&femcha.yearW*NDVIjune]]]	4S.pop	29	3546.96	1.47
69	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearS+[[C1&C2&C3].[[femmod+femcha].W_cst+[femmod.yearW*SNDVI&femcha.yearW*SNDVI]]]	4S.pop	29	3547.18	1.69
70	[C1+C2+C3].sexe+[C1&C2&C3].fem.yearS+[[C1&C2&C3].[[femmod+femcha].W_cst+[femmod.yearW*Pspr&femcha.yearW*Pspr]]]	4S.pop	29	3547.26	1.77
71	[C1+C2+C3].sexe+[[C1&C2&C3].[fem.yearS+femmod.yearW+femcha.yearW]]	4S.pop	46	3552.27	6.78

Appendix 7. Season-specific re-sighting probabilities for the analyses of Maurienne and Champagny female adult survival from March 1st 2009 to November 30st 2019.



Annexe 5 : Taille des domaines vitaux

Table1 : Estimation de la taille des domains vitaux saisonniers pour des bouquetins Alpins issus des populations établies du Parc national des Écrins, et des bouquetins ibériques des populations réintroduites dans les Pyrénées suivis par GPS. Méthode des Kernel à 95% (Worton, 1989).

				kernel 95% (km2)			
Type de population	Sexe	Mois	N	moy	med	min	max
Populations établies	Femelle	hiver	32	10.48	2.28	0.69	213.25
	Femelle	printemps	32	33.17	16.12	1.58	148.90
	Femelle	été	32	11.48	5.80	1.62	99.90
	Femelle	rut	32	25.18	9.42	0.91	149.50
	Mâle	hiver	29	35.71	4.84	1.42	739.62
	Mâle	printemps	31	31.43	31.37	10.32	72.14
	Mâle	été	32	20.82	8.73	1.91	126.59
	Mâle	rut	31	75.04	32.66	3.48	1029.45
Populations réintroduites	Femelle	hiver	61	3.12	1.74	0.05	23.72
	Femelle	printemps	61	17.95	7.96	0.13	86.89
	Femelle	été	61	34.77	14.79	0.37	379.73
	Femelle	rut	61	27.05	14.42	0.09	633.75
	Femelle	hiver	28	10.91	2.33	0.26	99.41
	Femelle	printemps	28	71.86	34.94	3.31	421.38
	Femelle	été	28	99.11	46.74	1.84	845.99
	Femelle	rut	28	80.33	44.97	2.28	398.21

Table2 : Estimation de la taille des domains vitaux mensuels pour des bouquetins Alpins des populations établies du Parc national des Écrins, et des bouquetins ibériques des populations réintroduites dans les Pyrénées. Méthode des Kernel à 95% (Worton, 1989) et des Kernel « Ponts Browniens » (ou Kernel Brownian Bridge, KBB 95) (Horne et al., 2007).

				kernel 95% (km2)				KBB 95% (km2)			
Type de population	Sexe	Mois	N	moy	med	min	max	moy	med	min	max
	Femelle	janvier	33	1.65	1.03	0.06	9.21	2.02	0.94	0.08	17.86
	Femelle	février	33	5.66	1.52	0.15	147.40	3.64	0.96	0.16	52.99
	Femelle	mars	33	3.23	1.70	0.29	37.09	2.50	1.43	0.30	14.19
	Femelle	avril	32	7.05	2.42	0.18	74.69	3.61	2.02	0.17	16.32
	Femelle	mai	33	29.36	4.88	1.13	165.07	5.13	3.09	1.10	33.71
	Femelle	juin	33	14.36	4.04	0.38	175.22	5.89	2.09	0.39	72.30
	Femelle	juillet	33	6.62	3.84	0.78	31.34	4.78	2.78	0.70	32.38
	Femelle	août	33	7.97	4.80	0.73	107.74	5.29	3.41	0.86	25.60
	Femelle	septembre	33	9.52	4.44	1.12	144.26	5.32	2.69	0.74	34.04
	Femelle	octobre	33	16.21	5.23	0.89	162.88	4.63	2.54	0.63	35.33
	Femelle	novembre	33	11.57	4.58	0.18	126.88	3.89	2.07	0.15	15.12
Populations établies	Femelle	décembre	33	3.60	1.59	0.13	29.60	2.23	0.83	0.18	16.90
	Mâle	janvier	34	4.28	1.43	0.06	59.82	3.43	0.84	0.09	81.67
	Mâle	février	32	2.47	0.84	0.02	44.14	2.23	0.47	0.05	38.59
	Mâle	mars	31	2.92	1.51	0.07	23.92	1.73	0.78	0.09	18.03
	Mâle	avril	31	19.99	2.74	0.41	583.32	2.88	2.13	0.24	16.53
	Mâle	mai	41	11.86	6.37	1.23	158.05	4.48	3.63	1.11	22.36
	Mâle	juin	50	35.16	19.22	2.24	665.04	8.80	7.44	1.47	32.16
	Mâle	juillet	51	52.40	9.40	1.10	695.47	9.30	6.25	0.91	51.00
	Mâle	août	47	8.74	3.98	0.54	220.04	3.86	2.99	0.46	21.73
	Mâle	septembre	45	11.24	3.29	0.25	171.70	3.62	2.36	0.24	42.24
	Mâle	octobre	43	11.43	3.84	0.42	139.38	2.88	2.19	0.29	15.14
	Mâle	novembre	41	57.89	18.33	0.55	669.81	9.28	4.10	0.40	64.19
	Mâle	décembre	38	33.53	3.82	0.23	1004.95	5.27	2.56	0.26	32.71
	Femelle	janvier	74	2.69	1.33	0.04	26.10	1.75	0.84	0.07	42.99
	Femelle	février	68	0.98	0.47	0.02	8.83	0.66	0.32	0.05	6.86
	Femelle	mars	64	1.45	0.49	0.02	11.04	0.84	0.32	0.05	14.74
	Femelle	avril	66	2.06	1.06	0.04	13.91	1.10	0.64	0.06	6.55
	Femelle	mai	65	6.63	3.00	0.07	94.91	2.73	1.89	0.09	19.05
	Femelle	juin	67	16.03	5.49	0.08	135.75	5.57	3.30	0.12	27.50
	Femelle	juillet	69	15.48	4.84	0.02	390.70	5.42	3.54	0.05	49.54
	Femelle	août	76	10.62	4.09	0.03	147.57	4.79	3.14	0.06	28.43
	Femelle	septembre	75	16.43	5.52	0.05	220.67	5.69	3.72	0.12	38.93
	Femelle	octobre	77	14.13	5.97	0.02	282.71	4.67	2.81	0.05	33.02
	Femelle	novembre	79	12.58	3.50	0.04	231.81	3.71	2.06	0.07	40.67
Populations réintroduites	Femelle	décembre	76	9.76	1.66	0.04	551.87	1.89	1.12	0.06	27.26
	Mâle	janvier	37	4.82	1.29	0.03	134.16	2.14	0.97	0.06	37.04
	Mâle	février	32	1.10	0.61	0.02	9.86	1.44	0.32	0.05	26.38
	Mâle	mars	31	2.56	0.79	0.04	21.13	1.20	0.64	0.07	6.85
	Mâle	avril	31	7.67	2.14	0.24	122.98	2.27	1.50	0.23	17.26
	Mâle	mai	32	26.98	5.53	0.12	478.48	6.49	3.43	0.15	38.41
	Mâle	juin	32	73.13	21.70	0.14	979.78	13.40	9.49	0.15	122.78
	Mâle	juillet	31	44.83	13.80	0.20	545.12	9.52	7.16	0.26	48.78
	Mâle	août	34	43.92	4.96	0.04	1439.93	7.75	4.12	0.07	72.31
	Mâle	septembre	35	46.56	6.10	0.12	1716.89	6.14	3.93	0.14	68.74
	Mâle	octobre	37	37.46	23.53	0.38	312.64	9.85	7.59	0.30	71.29
	Mâle	novembre	40	33.44	9.38	0.06	279.51	9.70	3.50	0.09	63.02
	Mâle	décembre	40	16.80	1.38	0.05	559.01	4.30	0.86	0.07	79.93

Résumé : Dans le contexte actuel de changements globaux, la chute de biodiversité s'accroît à une vitesse considérable. Les translocations de conservation sont devenues un outil important pour restaurer des populations animales ou végétales menacées d'extinction ou éteintes. Parmi elles, les réintroductions consistent à rétablir une espèce dans son aire de répartition originelle ou à renforcer des populations existantes. Améliorer les connaissances sur la biologie des populations issues de ces réintroductions contribue non seulement à l'écologie fondamentale, mais permet aussi d'évaluer les actions de conservation et d'orienter les stratégies. Nous avons choisi d'étudier deux aspects de la biologie des espèces de bouquetins présentes en France en nous intéressant d'une part à l'écologie comportementale d'individus de bouquetins ibériques (*Capra pyrenaica*) juste après leur réintroduction dans les Pyrénées d'où l'espèce avait complètement disparu, et d'autre part à la dynamique de populations anciennes de bouquetins des Alpes (*Capra ibex*). L'analyse de la dispersion post-lâcher a montré que les mâles en âge de se reproduire sont ceux qui explorent le plus loin, que la présence de congénères sur le site de lâcher diminue la dispersion des individus, et qu'il est important d'effectuer les réintroductions au printemps. La comparaison de la fidélité spatiale d'individus dans les premiers temps après leur réintroduction avec celle d'individus de populations anciennes a permis de mettre en évidence une émergence plus rapide de cette fidélité chez les femelles, alors que les mâles se stabilisent plus lentement. Dans les populations anciennes, la fidélité spatiale a une saisonnalité marquée, révélant comment la familiarité des individus avec leur habitat en été leur permet d'utiliser au mieux les ressources pendant cette période-clé. Grâce à des suivis individuels d'animaux marqués durant une vingtaine d'années, nous avons identifié les facteurs influençant le recrutement et la survie saisonnière de populations anciennes. Nous montrons que les coûts de la reproduction sur la reproduction suivante sont faibles quand on prend en compte l'hétérogénéité individuelle des femelles, mais que des conditions environnementales extrêmes entrainent des coûts élevés sur leur survie, et contribuent probablement à conserver une diversité de stratégies de reproduction dans la population. Aucune des saisons ne concentre la mortalité annuelle. Cependant, les variables climatiques affectent directement la survie saisonnière des deux sexes dans toutes les classes d'âge, même si les mâles semblent mieux amortir les mauvaises conditions hivernales. Les conditions printanières, à travers la phénologie de la végétation, ont aussi un effet indirect sur les variations des survies saisonnières. Les changements de conditions environnementales, et notamment climatiques, pourraient donc avoir des conséquences importantes sur les variations de taille des populations. Les acteurs de la conservation pourront s'appuyer sur nos résultats et propositions pour améliorer la gestion de ces espèces.

Abstract: In the current context of global change, the loss of biodiversity is increasing at a considerable rate. Conservation translocations have become an important tool for restoring endangered or extinct animal and plant populations. Among them, reintroductions consist of restoring a species to its original range or strengthening existing populations. Improving knowledge of the biology of populations resulting from these reintroductions not only contributes to fundamental ecology, but also make it possible to evaluate conservation actions and guide strategies. We chose to study two aspects of the biology of ibex species present in France by focusing on the behavioural ecology of individuals of Iberian ibex (Capra pyrenaica) just after their reintroduction in the Pyrenees where the species had completely disappeared, and on the dynamics of ancient populations of Alpine ibex (Capra ibex). The analysis of post-release dispersal showed that males of breeding age are the ones who explored furthest, that the presence of congeners at the release site reduces the dispersal of individuals, and that it is important to carry out reintroductions in spring. Comparison of spatial fidelity of individuals in the early stages after reintroduction with that of individuals from ancient populations has shown that this fidelity emerges more rapidly in females, whereas males stabilize more slowly. In ancient populations, spatial fidelity has a marked seasonality, revealing how the familiarity of individuals with their habitat during summer enables them to make the best use of resources during this key period. Through individual monitoring of marked animals over a period of twenty years, we have identified the factors influencing the recruitment and seasonal survival in ancient populations. We show that the costs of reproduction on subsequent reproduction were low when the individual heterogeneity of females is taken into account, but that extreme environmental conditions entail high costs on their survival, and probably contribute to maintaining a diversity of reproductive strategies in a population. None of the seasons concentrate annual mortality. However, climatic conditions directly affect the seasonal survival of both sexes in all age classes, although males seemed to cope better with poor winter conditions. Spring conditions, through vegetation phenology, also had an indirect effect on variations in seasonal survival. Changes in environmental conditions, particularly climatic conditions, could therefore have significant consequences on variation in population size. Conservationists will be able to draw on our results and proposals to improve management of these species.