

S.F. Stringham et A.B. Bubenik

**CONDITION PHYSIQUE ET TAUX DE SURVIE
DU CHAMOIS, *Rupicapra rupicapra* L.
EN FONCTION DES CLASSES D'ÂGE ET DE SEXE
DE LA POPULATION**

Conséquence pour l'élaboration des plans de chasse aux Ongulés.

Exposé aux Journées d'information chamois, à Oberammergau, 17-19 octobre 1974.
Traduit de l'anglais par C. GINDRE, Office National de la Chasse, juin 1975.

RESUME :

Au cours d'une période de quatre ans (1970-1973), le rapport des classes d'âge et de sexe dans une population de chamois a été fondamentalement modifié. A partir de cette population où la classe des mâles mûrs était fortement déficitaire, on est parvenu à un équilibre presque optimal avec des mâles plus jeunes et des femelles. Simultanément la moyenne du poids du corps, de la tête et du cœur des boucs adultes de première qualité a augmenté de 16 %. L'amélioration portant sur les vieux boucs (« senior ») a été presque aussi bonne. Les boucs « adolescents * » accusaient également une amélioration sensible. Les changements de poids parmi les mâles plus jeunes et parmi les femelles n'étaient pas constants d'un paramètre au suivant ; de même ils n'étaient pas statistiquement significatifs. On pense que cet ensemble de modifications par rapport au manque de variations de la taille du corps est une conséquence du réajustement de l'infrastructure de la population (classes de maturité et de sexe) du fait du raccourcissement de la période du rut et de la diminution du stress ** provoqué par les affrontements et d'autre part par le prélèvement effectué de façon à simuler et à remplacer les pressions de la sélection naturelle.

I — INTRODUCTION :

On sait bien que les influences humaines sur les écosystèmes ont en général un effet destructeur. Mais dans aucun cas précis les effets spécifiques — quantitatifs et qualitatifs — de cette perturbation ne sont évidents. Nous avons altérés les écosystèmes depuis des centaines d'années, dans certains cas depuis des milliers d'années. Les biocénoses ont changé : certaines sont devenues des déserts, un grand nombre est gravement menacé. Mais les relations de cause à effet sont masquées par la complexité énorme du phénomène biologique, et les nombreuses autres influences ajoutées à ce qu'ont fait les hommes doivent être

Note de traduction :

* L'auteur emploie le mot « half strong » qui correspond au « Halbstark » (demi fort) de l'allemand, plutôt que le terme « teenager » (adolescent).

** L'auteur emploie le mot « distress » (détresse physiologique, misère profonde) de préférence au mot « stress » (action brutale sur un organisme). En français nous pouvons donner au terme « stress » un sens large (situation d'adversité).

prises en considération. En réalité, pour seulement distinguer les changements dangereux des changements insignifiants afin d'empêcher une catastrophe, on a souvent besoin d'une étude rigoureuse.

Quand on tente de débrouiller la trame des facteurs naturels et artificiels qui agressent une population d'Ongulés, on doit toujours réfléchir sur ce que le taux de mortalité — dû à une cause particulière ou un ensemble de causes — serait dans les conditions primitives, avant de conclure que leurs *effets* sont « naturels ». Le *coup de grâce* (*) qu'il s'agisse d'un prédateur ou d'une avalanche, n'est que la dernière étape d'une série d'agressions intervenant tout au long de la vie et menant à la mort de l'Ongulé. Le dérangement par les gens peut rabattre les chamois, par exemple vers des secteurs où le danger d'avalanches est plus grand, ou la disponibilité plus pauvre que dans les localités préférées. La nourriture insuffisante abaisse la résistance face à des facteurs comme le froid et les parasites. De même, les parasites particuliers qui infestent les Ongulés peuvent ne pas être des membres « naturels » de l'écosystème, mais des parasites exotiques introduits par le bétail — situation qui prévaut dans notre propre territoire d'étude. Ainsi, c'est avec précaution que l'on doit employer des phrases comme « mort de cause naturelle » ou « régulateur naturel ». au sens le plus strict, « régulation naturelle » signifie régulation non seulement de la taille de la population totale mais également de la qualité — évaluée en termes de souplesse adaptative de la population et d'équilibre écologique.

Les deux influences humaines importantes sur les populations d'Ongulés sont : 1) chasse des Ongulés eux-mêmes et, 2) extermination de leurs principaux prédateurs. Dans une certaine mesure, la chasse compense l'absence de prédation. Mais la quantité d'individus tirés dans chaque classe d'âge et de sexe n'est pas nécessairement équivalente à ce qui aurait été la proie des prédateurs. D'après BUBENIK (en particulier, 1971) l'infrastructure des populations soumises à une forte pression de chasse tend à être très différente de celle qui est « régulée naturellement ». Dans les conditions naturelles, la plus forte mortalité chez les Ongulés tend à atteindre les très jeunes et les très vieux. Les animaux faibles, malades, blessés ou malformés sont rapidement éliminés par la « confrontation » constante avec les prédateurs. Au contraire, dans les populations dont les grands prédateurs ont été limités voire même exterminés, le degré de sélection peut être notablement diminué, en dépit de l'action constante d'autres « régulateurs naturels » tels que les microbes pathogènes, le climat et la lutte sociale. Les individus défavorisés ont tendance à survivre plus longtemps, et un plus grand nombre d'entre eux se reproduisent, ce qui abaisse la qualité sociale et génétique moyenne au sein de la population. Les microbes pathogènes ont une plus grande possibilité de se répandre. Ces tendances délétères sont accentuées par des pratiques de chasse médiocres qui concentrent le prélèvement sur les mâles mûrs en pleine force de l'âge, ayant beaucoup de viande et de graisse, et de beaux trophées — les animaux d'avenir de la population et ceux qui gouvernent, dominant les mâles adolescents. En d'autres termes, la pression de la sélection naturelle se trouve, dans une large mesure, *inversée*. Heureusement, vers la fin de la Seconde Guerre mondiale les gardes-chasse en de nombreux points d'Europe en sont arrivés à reconnaître la nécessité de sélectionner les Ongulés sauvages pour réduire l'extension des maladies et améliorer le cheptel reproducteur, plutôt que de tirer sans discernement les animaux porteurs des plus beaux trophées. Mais leurs efforts n'ont au mieux été qu'une approximation très grossière de la

(*) En français dans le texte original de STRINGHAM et BUBENIK.

pression de la sélection naturelle. En premier lieu, la sélection a été axée essentiellement sur la production des trophées. L'élevage des animaux domestiques tendant à accentuer certaines caractéristiques a souvent produit des types incapables de survivre dans la nature. Ainsi, de la même façon, la sélection axée sur l'augmentation de la qualité des cornes ou des bois — selon des critères artificiels et non biologiques — peut à la longue être défavorable aux animaux. Alors que la sélection en vue de conserver les individus les plus sains, les mieux adaptés, tend à produire de bons trophées, l'inverse n'est pas nécessairement vrai. La sélection axée sur les trophées est préférable à pas de sélection du tout, mais elle n'est pas du tout adéquate. En outre, l'aptitude des gardes-chasse à distinguer même les animaux les plus faibles de ceux dont la condition physique est modérément bonne, est discutable. En fait, ce n'est que sur la base d'études écologiques et éthologiques récentes qu'une connaissance suffisante *commence* à permettre la mise en évidence des agressions croissantes — parasites, destruction de l'écosystème, lutte sociale, etc. —, avant que leurs effets ne puissent plus être inversés ou compensés. La découverte de tels symptômes, et de méthodes de détermination de l'âge sur le terrain, pour permettre la simulation et le remplacement de la sélection naturelle, sont les principaux buts de notre étude.

En plus des conséquences exposées ci-dessus, le prélèvement sur les seuls mâles mûrs peut gravement augmenter l'intensité de la lutte sociale. L'idée est largement répandue parmi les éthologistes qu'une des fonctions importantes de la hiérarchie est d'assurer un certain ordre dans la société animale, de telle sorte que les relations d'affrontement s'expriment mais que les véritables combats et surtout les luttes à mort soient rares. Le comportement territorial assure également cette fonction. On reconnaît également que la suppression des individus de haut rang ou territoriaux rompt « l'équilibre » compétitif, en particulier en ce qui concerne les subordonnés ou les non territoriaux. La lutte qui en découle peut être serrée jusqu'au rétablissement de la hiérarchie ou du système territorial. En outre, selon BUBENIK (1971), les jeunes mâles ont tendance à dépenser beaucoup plus d'énergie que les adultes dans leur comportement de lutte — comme par exemple dans les poursuites, les chocs et le combat. Par exemple, pour établir ou maintenir un certain rang ils sont tout prêts à combattre là où les adultes se contenteraient de menacer. Dans une population où il y a suffisamment de mâles mûrs pour dominer les adolescents et tempérer leur agressivité, la lutte sociale tend à être plus efficace. Mais quand les mâles mûrs sont surexploités, la lutte peut devenir très dangereuse pour les individus et coûteuse pour la société. Plus un mâle est vieux, c'est-à-dire en général plus il a été sélectionné, et plus il a de valeur pour la population en tant que fournisseur de gènes. Ainsi il est avantageux de ne pas tirer les mâles mûrs jusqu'à l'âge de la vieillesse tant qu'ils reproduisent ou s'insèrent dans la hiérarchie ou le système territorial et donc servent encore à pondérer l'agressivité des adolescents. Nous avons besoin d'un nombre suffisant de jeunes pour remplacer les sujets mûrs qui vieillissent ou meurent. Mais une proportion trop grande de mâles adolescents diminue, plus qu'elle n'augmente, les aptitudes de la population. Ainsi BUBENIK a émis l'idée que la concentration de la chasse, au cours de l'histoire, sur les mâles mûrs (de haut rang et territoriaux) a entraîné une désorganisation sociale *chronique* dans les populations d'Ongulés à travers l'Europe et l'Amérique du Nord. Les coûts énergétiques excessifs, les blessures, la rupture des processus sociaux adaptatifs et les autres conséquences ont sérieusement augmenté le taux de mortalité parmi les mâles mûrs — mortalité qui s'ajoute à ce que nous tirons. Ces effets socio-pathologiques des déséquilibres chroniques des classes de maturité peuvent être constatés tout au long de l'année ; mais ils sont plus

accentués au cours des périodes de formation de la hiérarchie et d'établissement du territoire et au moment du rut.

Autre facteur à considérer : si le nombre des femelles génitrices par rapport aux mâles reproducteurs est trop grand, nombreuses seront celles qui ne seront pas fécondées au premier œstrus mais elles pourront ovuler à plusieurs reprises jusqu'à finir par être fécondées. L'obligation de s'engager de nouveau dans des manifestations de rut pour un second et un troisième œstrus peut doubler le coût énergétique de la reproduction pour les mâles qui y participent. Comme les mâles en rut ne mangent pas, ce sont les réserves de graisses qui sont réquisitionnées. C'est surtout lors des hivers rigoureux que cette perte excessive de la graisse peut être fatale.

Troisièmement, un chevreau conçu au cours d'un second œstrus ou d'un œstrus ultérieur naît en conséquence plus tard l'été ou l'automne suivant (dans certains cas octobre), et peut être trop petit et immature pour survivre à l'hiver suivant.

Ensemble, ces diverses conséquences des déséquilibres des classes de sexe et de maturité peuvent sérieusement réduire la possibilité de survie des Ongulés. GEIST (communication personnelle) a abouti à de semblables conclusions pour le mouton des montagnes (*Ovis sp.*).

Pour en savoir plus sur ce phénomène comme base d'aménagement des Ongulés, BUBENIK a commencé une étude sur le chamois (*Rupicapra r.*), le cerf (*Cervus elaphus*) et le chevreuil (*Capreolus c.*). Le « Programme Achenkirch », qui a commencé en 1970 et doit se poursuivre jusqu'en 1979, est basé dans la vallée de l'Achental, à environ 30 km au N.-E. d'Innsbruck, Tyrol, Autriche. Ici ne sont rapportés que nos résultats sur le chamois, de 1970 à 1973. Il ne s'agit que d'une présentation des premiers résultats portant sur une partie seulement des paramètres étudiés. Nous publierons ultérieurement les résultats obtenus pour l'ensemble des paramètres jusqu'en 1974.

Afin d'interpréter les données sur les altérations de l'infrastructure sociale et les changements qu'elle détermine dans les mensurations corporelles, selon la théorie de BUBENIK ou des hypothèses intermédiaires, il est nécessaire de comprendre l'organisation sociale du Chamois. Celle-ci a été décrite en détail par KRÄMER (1969). Qu'il suffise de mentionner ici que dans notre zone de recherche la plupart des boucs sont territoriaux au cours de l'été, et que la plupart des territoires sont gardés par un groupe de sujets mûrs et/ou d'adolescents, parmi lesquels existe une hiérarchie. En général, ces territoires ne sont pas maintenus pendant le rut.

II — METHODOLOGIE :

1) Prélèvement pour simuler et remplacer la sélection naturelle.

Avant le début de notre programme d'étude, les pratiques d'aménagement à Achental se basaient traditionnellement sur la production de trophées. Cependant, depuis 1970 le choix des chamois, cerfs et chevreuils à tirer a été basé autant que possible sur des considérations biologiques. Ce n'est qu'après élimination de tous les chamois reconnus par les gardes-chasse comme physiquement faibles, que notre sélection a porté sur les animaux ayant des cornes de qualité médiocre. On n'a pas fait un effort particulier pour éliminer les chamois dont les mauvaises cornes étaient dues à une blessure, parce que ce caractère ne serait

pas transmis à la descendance. En outre, ce défaut ne constitue pas un handicap social ou écologique. On tire les meilleurs boucs et chèvres seulement quand ils sont trop vieux pour reproduire ou pour jouer une autre fonction sociale, ou quand leur condition physique commence à se détériorer.

Le programme de prélèvement de BUBENIK vise également au maintien biologique des rapports des classes d'âge et maturité, et de sexe dans chaque population. Comme cela a été défini en détail dans l'exposé précédent de BUBENIK et de SCHWAB, BUBENIK distingue cinq stades de maturation sexuelle chez le chamois : chevreaux, pré-adolescents, adolescents, mûrs et seniors. Les *chevreaux* sont les chamois ayant jusqu'à un an, c'est-à-dire tous ceux qui accompagnent leur mère. Les *pré-adolescents* sont en général devenus indépendants de leur mère ; mais ils n'ont pas encore achevé complètement leur puberté. Dans la population étudiée presque tous les étiérlous et les mâles de deux ans tombent dans cette classe. Les *adolescents* ont terminé leur puberté, mais ne sont pas tout à fait mûrs sexuellement — de même leur aspect, physiologie ou comportement. Ils sont excessivement agressifs et sont beaucoup moins enclins que les sujets mûrs à des rencontres d'affrontement rituel. Les *sujets mûrs* sont les mâles et femelles adultes arrivés au stade de la reproduction optimale. Les *seniors* viennent après les sujets mûrs et cessent éventuellement de reproduire et de participer aux affrontements pour le territoire ou le rang social. Bien que BUBENIK ait considéré que la sénescence commence à l'âge de dix ans pour les mâles, vraisemblablement tous continuent à se reproduire au moins jusqu'à l'âge de treize ans : la transition du chamois mûr au senior se fait de façon relativement lente et il n'y a pas une limite nette. Une discussion d'ensemble sur les critères morphologiques, physiologiques et comportementaux qui distinguent chaque classe de maturité seront présentés dans l'ouvrage à paraître de BUBENIK sur la nutrition et le bien-être social chez les Ongulés. Pour l'instant il suffit de noter que les termes « pubère » (Teen *) et « mûr » correspondent à peu près exactement à ceux de « adolescent » et « adulte ». Mais il faut noter l'ambiguïté de ces derniers termes. Bien que chaque classe de maturité soit caractérisée par une tranche spécifique d'âges, le lecteur est supposé avoir à l'esprit que les relations entre les classes d'âge et de maturité utilisées dans ce texte sont valables pour notre population d'Achensee Nord-Ouest et diffèrent certainement dans les autres populations de chamois ; dans certaines populations la maturation est plus rapide, dans d'autres elle est peut-être plus lente.

Comme on ne dispose d'aucune donnée valable sur les rapports des classes de sexe et de maturité dans les populations originelles de chamois, BUBENIK a estimé les rapports optimaux d'après la littérature et d'après ses propres observations de populations de chamois sur lesquelles s'exerce une forte pression de chasse, et dont l'infrastructure est dérangée, et des populations de cerf d'Europe, chevreuil et autres Ongulés soit régulées naturellement soit soumises à une forte pression de chasse. Au fur et à mesure que les effets de l'abattage sélectif seront connus et au fur et à mesure que nos recherches sur les paramètres physiologiques donneront des résultats, nous préciserons nos notions sur les rapports optimaux. Nous donnons dans le tableau 1 nos estimations actuelles. Ces valeurs particulières ne doivent pas être considérées comme idéales *en soi* ; il y a cer-

* Note de traduction : l'auteur s'appuyant sur la terminologie employée en sociologie humaine, et conformément à LORENZ K., 1974, distingue les « Pre Teens » (pré-adolescents), les « Teens » (adolescents) et les « Matures » (animaux mûrs). Il préfère le terme de « Teen » à celui de « Adolescent » et celui de « Mature » à celui de « Adult ». Mais nous ne pouvons traduire ces nuances en français.

taînement une gamme de valeurs que l'on peut tolérer pour chaque rapport. Au mieux elles doivent être vues comme des approximations autour de la moyenne pour chaque catégorie. En s'efforçant de préciser ces valeurs moyennes chaque année, nous avons une forte chance de maintenir chaque rapport dans sa limite acceptable, malgré les imperfections inhérentes au dénombrement et au prélèvement sélectif et en dépit des effets imprévisibles du climat et des autres facteurs. Le rapport de sexe optimal est estimé à 85-100 mâles : 100 femelles quand toutes les classes de maturité sont considérées ensemble, et à environ 75-85 mâles : 100 femelles pour les chamois actifs/fertiles.

TABLEAU 1
VALEURS MOYENNES APPROCHÉES POUR LES LIMITES OPTIMALES
DES RAPPORTS DE CLASSE DE MATURITÉ CHEZ LE CHAMOIS

Classe et âge	% par rapport à l'ensemble des ♂♂	% par rapport aux ♂♂ de 1 an ou plus	Classe et âge	% par rapport à l'ensemble des ♀♀	% par rapport aux ♀♀ de 1 an ou plus
Chevreaux < 1 an	18		Chevreaux 1 an	15	
Préadolescents 1-2 ans	23	28	Préadolescents 1 an	11	13
Adolescents 3-4 ans	16	20	Adolescents 2-3 ans	16	19
Sujets mûrs			Sujets mûrs		
5-9 ans	33	40	4-11 ans	46	54
Seniors ≥ 10 ans	10	12	Seniors ≥ 12 ans	12	14

2) Le territoire d'étude et la population de chamois.

Comme quelques chamois ont été trouvés sur le versant Est de la vallée d'Achental on a quelques données sur cette partie du secteur étudié. Cependant, la discussion portera sur le versant Ouest, que nous désignerons par « Achental Ouest » et sur les régions voisines en Autriche : Seekarspitz, Seeberg, Gern et Bächental Est ; de même que Hünnerberg-Dürrenberg en Allemagne. Ces 6 territoires rassemblés forment ce que l'on appelle la zone d'Achensee Nord-Ouest (Fig. 1).

Pour paraphraser la définition d'une « population » de ALTMANN (1967) : c'est un groupe d'animaux d'une même espèce qui ont tous une probabilité relativement élevée de se croiser et qui ont le même code de communication. La « limite » de la population est atteinte quand le degré d'intégration génétique et de communication tombe brutalement. Les limites de Achensee Nord-Ouest ont été choisies parce que, d'après les comptes rendus des gardes locaux, elles constituent des barrières naturelles et artificielles suffisamment grandes — versants de montagnes, gorges, vallées, plans d'eau, routes et villages — pour que le passage de chamois de l'autre côté soit minime. Par contre, il y a un échange considérable entre les territoires dans Achensee Nord-Ouest, et donc tous les

chamois de ce secteur doivent appartenir à un même ensemble sur le plan de la génétique et de la communication. Tous doivent être considérés comme les membres d'une même population. Comme cette définition repose sur des critères sociaux, on utilisera le terme « population sociale », au « population-s ».

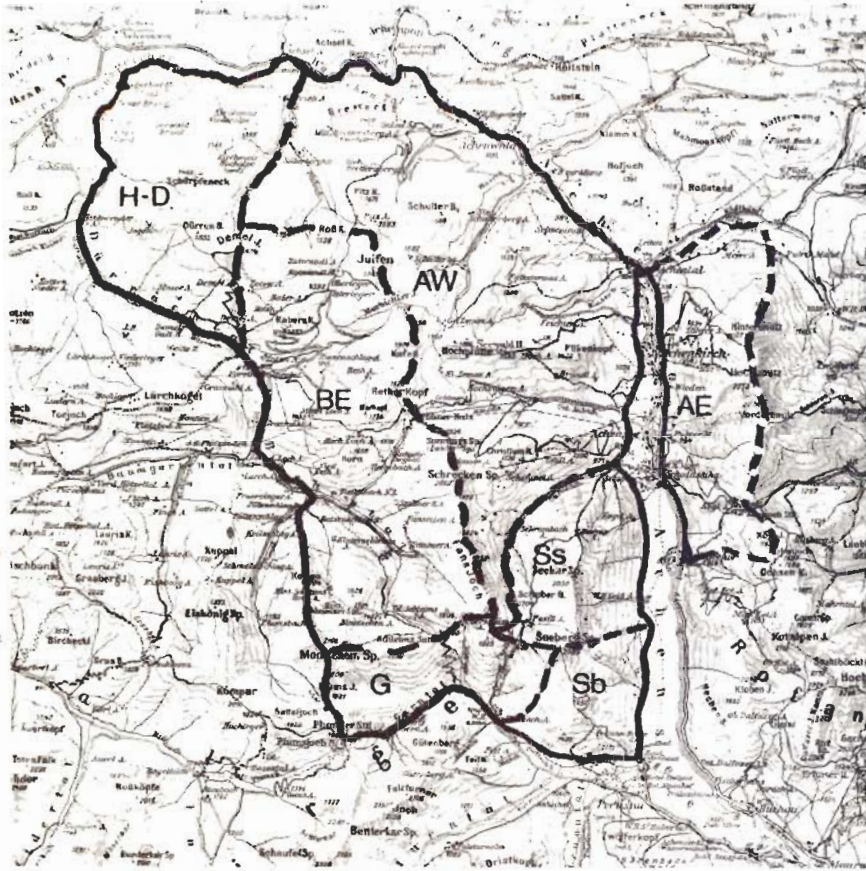


Figure 1. — Carte du territoire d'ACHENSEE Nord-Ouest :

AE = Achental Est, AW = Achental Ouest, SA = Seekarspitz, SB = Seeberg, G = Gern,
BE = Bächental Est, HD = Hünnerberg-Dürrenberg.

(Voir carte touristique n° 32 FREYTAG-BERNDT.)

Selon les gardes, l'occupation du sol par le chamois dans notre région semble favorable. Les animaux qui se trouvent dans un secteur donné au début de l'été — époque à laquelle sont faits les dénombrements — restent là presque constamment jusqu'à l'automne ou l'hiver, saison où une courte migration peut intervenir. Par exemple, de nombreux chamois passent l'été à Achental Ouest et vont à Bächental Est pour l'hiver, probablement parce que ce versant reçoit plus de soleil, et se trouve à l'abri de la neige, des avalanches et du vent. Les mouvements à travers les limites au cours de l'été se produisent en deux circons-

tances, et concernent surtout les chamois qui vivent au-dessus de la limite de la forêt : 1) au cours des grands orages, ils se rassemblent souvent sur un versant abrité du vent ; 2) au cours des journées particulièrement chaudes, les chèvres et les jeunes recherchent les pentes à l'ombre et lors des journées très froides elles les évitent. Les mouvements les plus amples dans et à l'extérieur d'Achental Ouest se font à travers la crête de Bächental Est. Il y a aussi des mouvements saisonniers et d'autres à court terme qui dépendent du temps, vers le Sud en direction de Seekarspitz, et des mouvements saisonniers au Nord-Ouest à travers la gorge d'Hünnerbach.

En partie à cause de l'occupation saisonnière du sol sur un territoire donné et en partie parce que les gardes ne tirent normalement que les chamois qui se trouvent sur leur propre terrain, ils parlent en termes de « population d'Achental Ouest » ou de « population de Bächental Est », par exemple. Les recensements et les plans de prélèvement qui en découlent tiennent compte de cela. Notre discussion peut prendre une forme abrégée. Comme le critère pour inclure dans ou exclure d'une « population » donnée est la localité, on emploiera le terme de « population géographique », ou « population-g », pour éviter la confusion avec ce que nous avons appelé « population-s ». (Pour Achensee Nord-Ouest dans son ensemble les chamois obéissent aux critères social et géographique et donc on emploiera le terme de « population s/g ». La population-g des chamois en Autriche se subdivise en nombreuses population-s locales, dont certaines s'étendent jusqu'aux pays voisins.

III — RESULTATS :

L'infrastructure de la population : classes de maturité et âge, et de sexe.

Le tableau 2 montre l'infrastructure des classes de maturité du chamois d'Achental Ouest de 1970 à 1974, pour l'ensemble des boucs et des chèvres. Y sont présentés les nombres absolus de chamois dénombrés dans chaque classe, aussi bien que le pourcentage de la population-g total, à l'exception de la classe des chevreaux. Les chevreaux n'ont pas été pris en considération dans ce dernier calcul car les données de dénombrement basées sur eux sont particulièrement sujettes à caution. Les chiffres des rapports des classes de maturité et sexe sont basés sur notre recensement de 1974, et pour 1970-1973 sur l'enregistrement des tirs et des cas de « mort naturelle ».

La proportion des chèvres mûres a augmenté d'environ 30 % de 1970 à 1974. L'âge moyen (calcul excluant les chevreaux) a augmenté de 4,4 ans à 4,8 ans. Cette tendance a été même plus forte chez les boucs. La proportion des pré-adolescents et des adolescents mâles a été *grosso modo* réduite de moitié, alors que celle des boucs mûrs a été doublée — augmentation de l'âge moyen de 3,6 ans à 5,2 ans. On notera que tandis qu'il y a encore trop peu de boucs seniors, nous avons un excédent temporaire d'animaux mûrs pour compenser éventuellement le déficit en seniors.

Considérons maintenant les sex ratios. La signification de cette sorte d'information dépend du phénomène que l'on cherche à comprendre. Pour de nombreuses questions de dynamique de population, le rapport de sexe pour la population totale, ou le total non compris les chevreaux (en particulier quand le dénombrement des chevreaux est faible) est le plus important. Mais pour déterminer la valeur de l'hypothèse de BUBENIK nous considérons plutôt les rapports locaux parmi les classes de reproduction au cours de la saison du rut. Selon

TABLEAU 2

STRUCTURE DES CLASSES DE MATURITÉ DU CHAMOIS DE ACHENTAL OUEST :
VALEURS ABSOLUES ET POURCENTAGES D'INDIVIDUS DE CHAQUE CLASSE
(NON COMPRIS LES CHEVREAUX)

Classe et âge	% idéal de sujets de 1 an ou plus	Nombre estimé et proportion (%) de sujets ≥ 1 an				
		1970	1971	1972	1973	1974
♂						
Chevreaux		25	47	21	33	28 *
Préadolescents 1-2 ans	(28)	55 (36)	35 (22)	54 (33)	40 (25)	33 (20)
Adolescents 3-4 ans	(20)	61 (40)	75 (48)	38 (23)	30 (19)	35 (22)
Sujets mûrs		33	45	72	88	87
5-9 ans	(40)	(22)	(29)	(43)	(54)	(54)
Seniors ≥ 10 ans	(12)	3 (2)	1 (1)	2 (1)	4 (2)	7 (4)
Total		177	203	197	195	190
Total, chevreaux non compris **	(100)	152 (100)	156 (100)	166 (100)	162 (100)	162 (100)
♀						
Chevreaux		26	36	26	36	28
Préadolescents 1 an	(13)	19 (12)	24 (15)	26 (17)	15 (11)	25 (19)
Adolescents 2-3 ans	(19)	63 (40)	53 (32)	40 (27)	44 (32)	25 (19)
Sujets mûrs		71	81	78	78	78
4-11 ans	(54)	(46)	(50)	(53)	(57)	(58)
Seniors ≥ 12 ans	(14)	3 (2)	5 (3)	4 (3)	0 (0)	6 (4)
Total		182	199	174	173	159
Total, chevreaux non compris **	(100)	156 (100)	163 (100)	148 (100)	137 (100)	134 (100)

* Comme il n'a pas été possible de déterminer le sexe des chevreaux au cours du dénombrement, on a supposé pour faire ce tableau que le sex-ratio était de 1 : 1.

** Total des chamois présents moins les chevreaux.

BUBENIK, quand une population-g est bien équilibrée, la reproduction se limite virtuellement aux sujets mûrs et aux seniors qui sont encore sexuellement actifs. Parmi les chamois que nous avons tirés, tous les boucs seniors de treize ans avaient encore une spermatogénèse en pleine activité. Mais les 2/3 des chèvres seniors avaient des ovaires pathologiques et étaient probablement infertiles. En supposant que ces chiffres sont vraisemblablement représentatifs de notre classe senior en général, on a calculé les rapports optimaux en conséquence. Dans une population-g *équilibrée*, le sex ratio pour l'ensemble des classes serait de 85-100 mâles : 100 femelles. Pour les géniteurs ce sex ratio serait de 73-86 mâles : 100 femelles. Dans une population-g *non équilibrée*, d'un autre côté, les adolescents peuvent aussi reproduire. Ainsi, les données sur les sex ratios ont été présentées également sous cette forme (tableau 3).

TABLEAU 3
SEX RATIOS A ACHENTAL OUEST 1970-1974

Classes	Nombre de ♂♂ : 100 ♀♀					
	Idéal	1970	1971	1972	1973	1974
Population totale	85-100	97	102	107	113	120
Chevreaux exclus	82-96	97	96	112	118	121
Adolescents, sujets mûrs et seniors aptes à reproduire	76-89	72	89	94	100	123
Sujets dans la force de l'âge + seniors aptes à reproduire	73-86	50	55	94	118	118

Pour la période avant 1970 nous n'avons aucune donnée sur les rapports de sexe ou sur l'infrastructure des classes de maturité de notre population-g. Auparavant le prélèvement a été concentré traditionnellement sur les mâles à trophée et les vieilles femelles et ce de façon encore plus exclusive que dans le cas de Bächental. Les chiffres du recensement (très incomplets) faits pour Bächental de 1955 à 1969 indiquent que le sex ratio avoisinait 73 mâles : 100 femelles pour la population entière, non compris les chevreaux (64-80 mâles : 100 femelles). Ainsi le sex ratio à Achental Ouest peut avoir été encore plus bas. A la suite du terrible hiver 1969 qui a décimé les populations de chamois dans toute la zone de l'unité de Karwendel, le sex ratio (non compris les chevreaux) à Achental Ouest était 97 mâles : 100 femelles ; mais il y avait un fort déficit en boucs mûrs, par rapport aux jeunes mâles (tableau 2) et aux chèvres mûres fertiles (tableau 3). Ce déficit s'est prolongé au cours de l'été 1971. En 1972 le sex ratio optimum pour les sujets mûrs a été atteint au cours de l'été. En 1973 et 1974 il semble qu'il y ait eu un excédent à Achental Ouest au cours de cette saison. Au contraire, les chiffres de dénombrement comparables pour Bächental Est accusent un déficit en mâles mûrs même jusqu'en 1974 (46 mâles : 100 femelles). Cependant, il est douteux que cette grande différence locale dans les proportions des boucs mûrs ait été maintenue au cours du rut. Nous avons appris que certains boucs ayant des territoires d'été

à Achental Ouest et certaines de nos chèvres se sont déplacés vers Bächental Est en automne. De tels déplacements saisonniers des centres d'activité répartissent probablement les mâles et les femelles dans un rapport de sexe beaucoup plus juste sur le secteur d'ensemble en automne et en hiver qu'en été. Ainsi, il est intéressant de noter que quand le sex ratio moyen est calculé pour les deux secteurs ensemble, le rapport des mâles mûrs sur les femelles mûres fertiles s'est trouvé optimal depuis 1972. En outre, les rapports des classes de maturité pour le secteur d'ensemble ont été raisonnablement bons en 1972 et tout à fait bons en 1974, spécialement pour les mâles.

Les données de dénombrement pour les autres territoires dans le secteur autrichien d'Achensee Nord-Ouest sont moins sûres, mais méritent cependant d'être étudiées. Il semble que nous ayons eu un sex ratio satisfaisant parmi les sujets mûrs depuis 1972 (première année pour laquelle nous avons des données sur les classes) ; en fait il y a eu un excès de mâles mûrs (99 mâles : 100 femelles) en 1974. Les données pour le territoire de Hünnerberg-Dürrnberg en Allemagne sont très partielles. On a estimé à 40 % de la population le nombre des animaux morts au cours de l'hiver 1969-1970 ; la taille de la population a diminué d'environ 45 en 1970 à 61 en 1975. Là aussi, le sex ratio (non compris les chevreaux et éterlous) a été d'environ 1 : 1.

2) La densité de population.

Si l'on revient au tableau 2 : les calculs indiquent qu'à Achental Ouest le nombre total des boucs, non compris les chevreaux, est resté virtuellement constant depuis 1970, bien que le nombre total des chèvres ait diminué, à cause de notre pression de chasse accrue sur les animaux de ce sexe. Le nombre total des boucs et chèvres à Achental Ouest est resté très constant. Quand on combine les données de Bächental Est avec celles de Achental Ouest, il s'avère que le nombre des femelles comme celui des mâles est resté constant depuis 1971. Il n'y a pas non plus d'indication que la densité des chamois dans le secteur autrichien d'Achensee Nord-Ouest ait changé de façon significative au cours de quelques années passées (1972 : 941 chamois ; 1974 : 906 chamois). Bien que la densité semble être restée tout à fait constante à Achental Ouest (7/100 ha) entre 1970 et 1974, cette période peut avoir été précédée par une disparition globale importante au cours du terrible hiver 1969-1970. Nous n'avons pas de données sur la mortalité hivernale dans Achental Ouest. Mais on a estimé que 25 % des chamois de Bächental (Est + Ouest) sont morts ; on a trouvé au printemps suivant 42 chevreaux, 24 chèvres, et 42 boucs. Comme la densité des chamois de Bächental Ouest était au moins redevenue moitié aussi élevée qu'à Bächental Est et sur notre territoire, et comme le climat (épaisseur de la neige et température de l'air) à Bächental a tendance à être plus rude qu'à Achental, il ne fait pas de doute que plus de 25 % des individus de notre propre population-g sont morts cet hiver-là. Ces constatations suggèrent que la densité de population avant l'hiver 1969-1970 n'a pas dû excéder 10/100 ha (cependant, voir ci-dessous). Quand on rapproche les données d'Achental Ouest et celles de Bächental Est, la densité a été de 8/100 ha depuis 1972.

La discussion qui précède a été fondée sur nos données de dénombrement sans chercher à donner une idée des limites de ces données. En bref : il ne fait pas de doute que les recensements sous-estiment le nombre des chamois présents. Plus du 1/4 des chamois figurant dans les résultats du recensement de 1974 n'ont pas été vus le jour du comptage ; on pourrait ajouter les individus non vus parce que nos Gardes sont suffisamment habitués à voir chaque bouc

solitaire et les chevrees qui vivent dans les secteurs boisés du territoire pour reconnaître la plupart de ceux qui n'ont pas été observés (cet inventaire a également été fait avec les territoires voisins). Même ainsi, notre recensement n'est pas complet à plus de 90 %. Une correction pour les chamois non vus a été également faite par les Gardes de Bächental. La densité réelle pour Achenal Ouest + Bächental Est pour la période 1970-1974 peut avoir été aussi élevée que 9/100 ha ; ainsi pour 1969 la densité *peut* avoir été 12/100 ha. Malgré les réserves formulées sur les dénombrements, nous croyons qu'un pourcentage suffisamment grand de la population-g d'Achenal Ouest + Bächental Est est dénombré et que les chiffres obtenus pour les rapports des classes de sexe et de maturité sont tout à fait fiables ; si l'on exclut les chevreaux, aucune classe semble n'être significativement surestimée ou sous-estimée par rapport aux autres. Les chiffres pour les autres territoires sont discutables. Comme là les Gardes n'apportent que peu de correction aux résultats de recensement pour les chamois non vus, les valeurs pourraient aisément être de 30 % trop faibles.

3) Les influences météorologiques.

Jusqu'ici, les seules données climatiques disponibles sont les mesures de la température de l'air et de l'épaisseur de la neige faites par la station hydroélectrique tyrolienne de Seeache, dans la commune de Achenkirch, au fond de la vallée d'Achenal, mesures faites par O. OBRIST. Bien que la température et la profondeur de la neige diffèrent certainement à cet endroit des conditions des cantonnements spécifiques où vit le chamois en hiver ces mesures fournissent au moins une indication sur les valeurs *relatives* de mois en mois et d'année en année (fig. 2 et 3). Comme on le verra en comparant la figure 3 et le tableau 4 il y a une grande correspondance entre l'épaisseur moyenne de la neige et la température moyenne chaque hiver et le nombre de chamois trouvés morts au printemps suivant. Remarquez que les chiffres concernant

TABLEAU 4

MORTALITÉ HIVERNALE PÉRIODE 1969-1970 - 1972-1973
POUR LES TERRITOIRES DE
PITZ, DOLLMANNSBACH, BACHENTAL, SEEKARSPITZ, HECHENBERG ET KLAMMBACH

Classes	Hiver				Total
	1969-70	1970-71	1971-72	1972-73	
Chevreaux	61	5	5	25	96
Boucs	51	5	15	19	90
Chèvres	38	11	5	20	74
Total	150	21	25	64	
Total non compris les chevreaux	89	16	20	39	

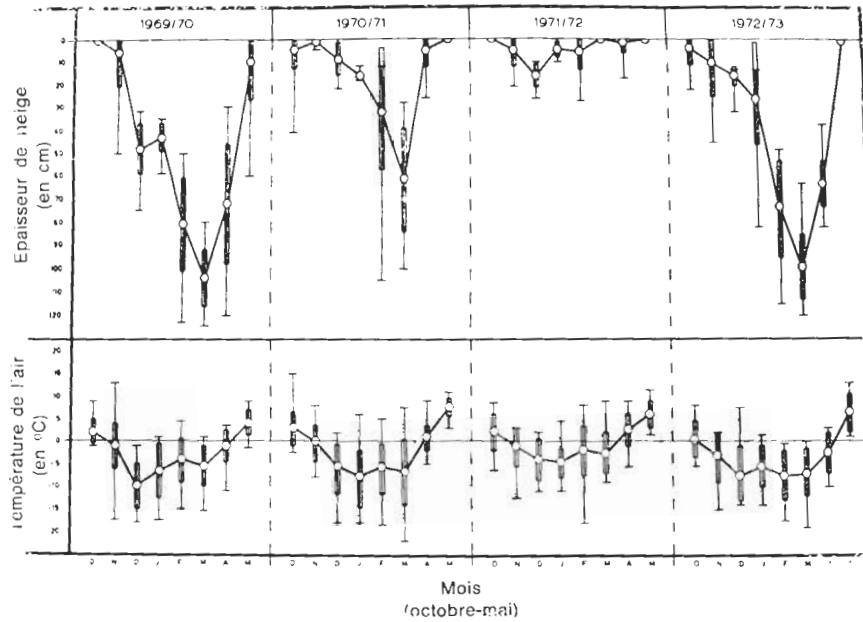


Figure 2. — Température de l'air et épaisseur de la neige à ACHENTAL :
 En abscisse : le mois (octobre à mai). En ordonnée : température de l'air et épaisseur de la neige. Les valeurs données indiquent la moyenne, la déviation standard et l'écart type. Mesures faites chaque matin à 7 heures par O. OBRIST au poste météo de la Station Hydroélectrique Tyrolienne de Seeach, à Achenal.

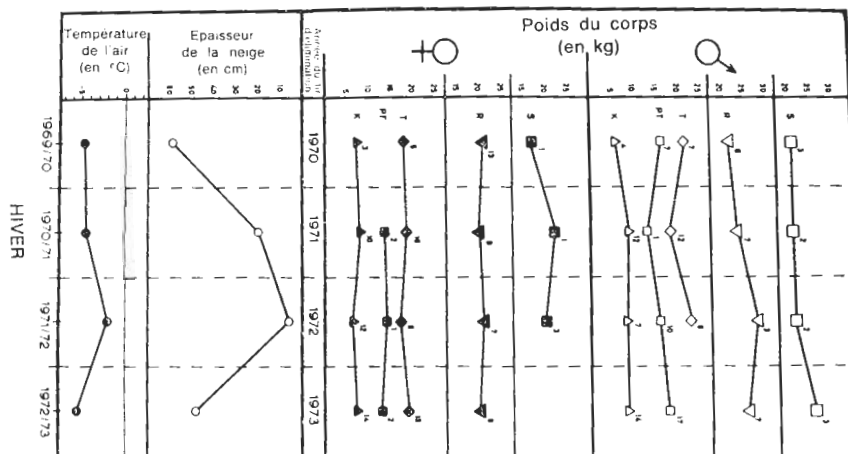


Figure 3. — Correspondances possibles entre la température de l'air et l'épaisseur de la neige en hiver (novembre-avril) et le poids du corps du chamois au cours de l'automne suivant (août-décembre) :
 Abscisse : en dessous, hiver ; au-dessus, saison de chasse.
 Ordonnée : en dessous, température de l'air et épaisseur de la neige ; au-dessus, poids du corps, pour chaque classe de maturité.
 K = chevreaux, Pt = préadolescents, T = adolescents, R = sujets dans la force de l'âge, S = seniors.

la mortalité hivernale proviennent de Achenal Ouest (PITZ + DOLLMANN-S-BACH) et plusieurs territoires voisins, mais nous n'avons pas les chiffres pour l'ensemble du territoire de Achenal Ouest.

4) Variation du poids des chamois tirés :

Pour commencer, il faut noter que les variations du poids moyen des chevreux sont biologiquement *sans signification*. Comme le gain de poids est très rapide au cours des premiers mois, on ne peut valablement comparer que les chevreux d'âge connu ; mais nous n'avons pas une méthode de détermination de l'âge suffisamment précise. Il est rarement possible de distinguer si un chevreau inhabituellement immature (pour le mois en question) est né plus tard que normal, ou s'il s'est développé très lentement. Ce problème est rendu plus difficile par le fait que les dates de naissance peuvent s'échelonner sur une période de plusieurs mois. Bien que les chevreux nés tardivement ne constituent qu'une faible proportion du total, c'est sur eux que notre tir s'est appliqué après élimination de tout les chevreux malades, malformés ou blessés.

Dans le manuscrit original présenté aux Journées d'Information chamois d'Oberammergau, nos graphiques étaient basés seulement sur les données résultant de nos mesures. Toutes les données disponibles pour chaque paramètre (poids du corps, poids de la tête, etc.) étaient comprises. Cependant cela tend à être en quelque sorte trompeur. Comme les organes sont souvent mutilés lorsqu'un animal est tiré, nous n'avons pas de données pour tous les organes de chaque individu. Ainsi, par exemple, le graphique relatif au poids du cœur n'était pas strictement comparable avec celui concernant le poids du foie, car chacun incluait ou excluait certains individus que l'autre graphique incluait ou n'excluait pas. Par conséquent, plutôt que de comparer ces individus relativement peu nombreux pour lesquels nous avons des données sur tous les paramètres, on a estimé les valeurs du poids des organes mutilés (et des quelques cadavres qui n'étaient pas pesés), à partir des poids des organes intacts de l'individu ou à partir des poids du corps ou de la tête, basés sur les calculs de régression linéaire entre toutes les paires de paramètres. Les interpolations étaient faites seulement dans les cas où le coefficient de corrélation était d'au moins 0,85 (voir tableau 5). Toutes sont significatives ($P < 0,01$).

5) Poids du corps (avec tête et peau intactes ; viscères retirés) :

La figure 2 montre les variations mensuelles de la température de l'air et de l'épaisseur de la neige. Dans la figure 3, on montre les valeurs moyennes pour chaque hiver, de novembre à avril, de telle sorte qu'on puisse les comparer avec le poids du corps et avec la mortalité hivernale dont on a parlé plus haut. Les valeurs données pour le poids du corps sont applicables à la saison de chasse août-décembre, qui *suit* l'hiver en question. On remarque une certaine corrélation entre la température de l'air et l'épaisseur de la neige. Mais rien n'indique que le poids du corps pour un automne donné soit fortement affecté par l'un ou l'autre de ces paramètres pour l'hiver précédent. Il y a des ressemblances superficielles entre les tendances du climat et le poids du corps des mâles mûrs ; mais comme on manque d'informations complémentaires pour voir pourquoi le poids serait affecté de façon critique par les différences

TABLEAU 5

CORRÉLATIONS LINÉAIRES ENTRE LES POIDS DES DIVERS PARAMÈTRES CORPORELS

Sexe	Abscisse	Ordonnée	Coef. C.	n	Erreur standard	Equation de régression
♂	Corps	Tête	0,85	118	202	$Y = 4,54 \times 10^{-2}X + 331$
	Tête	Corps			3 369	$Y = 16,1X - 731$
	Corps	Cœur	0,73	106	51	$Y = 7,18 \times 10^{-2}X + 72,3$
	Tête	Cœur	0,88	97	35	$Y = 1,71 \times 10^{-2}X - 0,549$
	Cœur	Tête			180	$Y = 4,57X + 248$
Graisse rénale	Graisse rénale + abdominale	0,95	87	230	$Y = 3,14X + 23,4$	
Graisse abdominale	Graisse rénale + abdominale	0,99	87	97	$Y = 1,38X + 25,8$	
♀	Corps	Tête	0,92	112	127	$Y = 4,98 \times 10^{-2}X + 252$
	Tête	Corps			2 356	$Y = 17,1X - 2026$
	Corps	Cœur	0,85	102	23	$Y = 7,72 \times 10^{-2}X + 43,9$
	Cœur	Corps			3 126	$Y = 96,6X - 304$
	Tête	Cœur	0,88	102	27	$Y = 1,47 \times 10^{-2}X + 12,3$
Cœur	Tête	161			$Y = 5,22X + 174$	
Graisse rénale	Graisse rénale + abdominale	0,96	82	144	$Y = 3,47X + 30,3$	
Graisse abdominale	Graisse rénale + abdominale	0,99	82	64	$Y = 1,35X + 13,2$	

annuelles survenant dans la température de l'air et l'épaisseur de la neige alors que d'autres classes de chamois ne seraient pas affectées, nous ne pouvons considérer cette correspondance comme significative. Cela ne veut pas dire que le poids du corps n'est pas influencé par la rudesse de l'hiver précédent. Mais cela signifie que la seule information climatique disponible n'est pas un bon indicateur de telles relations.

Comme on l'a noté dans la figure 4, le poids du corps a augmenté dans toutes les classes de mâles de 1970 + 1971 à 1972 + 1973. Les chevreux ont augmenté de 5 %, les préadolescents de 7 %, et les classes plus âgées au moins de 15 %. Mais seule l'augmentation pour les sujets mûrs était significative ($P < 0,005$), après calcul du test - t (« 1-tailed t-test ») appliqué à des populations limitées (voir FREUND, 1967, p. 209-210, 234) : adolescents $P = 0,10$, mûrs $P = 0,01$, seniors $P < 0,01$. Parmi les femelles le seul changement significatif intervenait dans la classe des chevreux ; mais ceci n'avait pas de sens biologiquement parlant, comme nous l'avons dit précédemment.

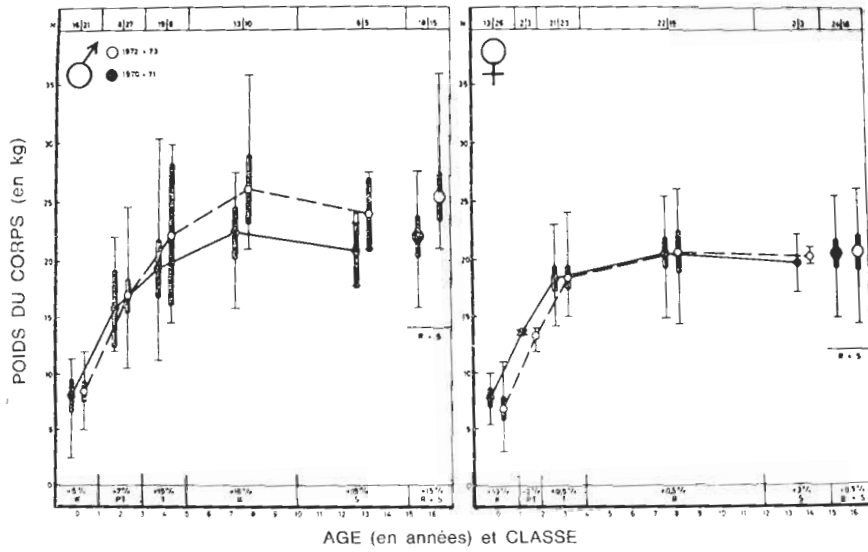


Figure 4. — Poids du corps en relation avec l'âge 1970 + 1971 (●) et 1972 + 1973 (○) : En abscisse : âge (en années) et classe de maturité ; en ordonnée : poids du corps. Les valeurs de la moyenne, l'écart type et l'erreur standard sont donnés avec un degré de précision de 95%. La taille de l'échantillon « n » est indiquée directement au-dessus de chaque moyenne.

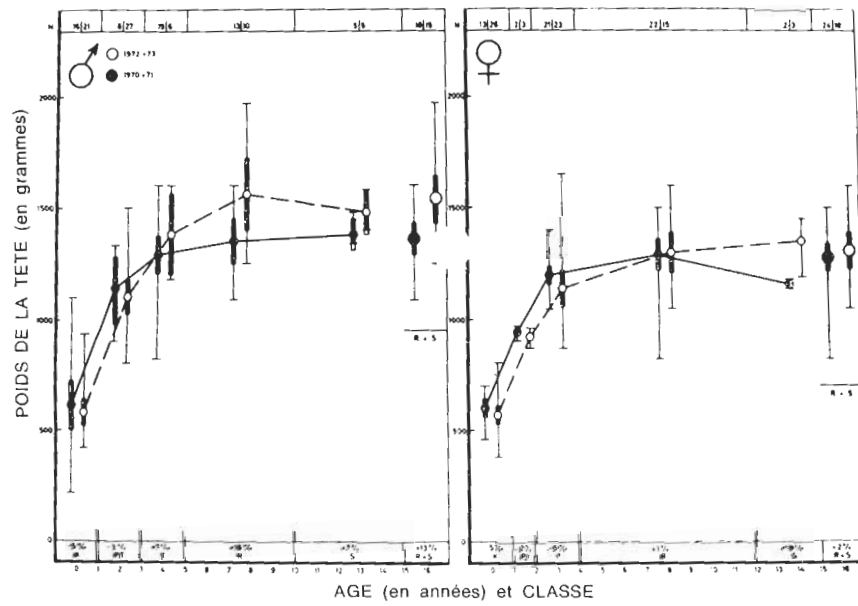


Figure 5. — Poids de la tête en relation avec l'âge 1970 + 1971 (●) et 1972 + 1973 (○) : En abscisse : âge (en années) et classe de maturité ; en ordonnée : poids de la tête.

6) Poids de la tête (peau, cornes, etc., intacts).

Les données relatives au poids de la tête (fig. 5) montrent virtuellement le même schéma. Nous ne trouvons pas de variations significatives chez les femelles d'aucune classe. De même les chevreaux mâles, les préadolescents ou les adolescents n'augmentaient pas de façon significative (adolescents : $P > 0,10$). Le poids de la tête pour les sujets mûrs augmentait de 13 %, ce qui est très significatif ($P < 0,001$). La principale augmentation intervient dans la classe des sujets mûrs ($P < 0,01$). Cette classe d'adultes qui inclue des individus qui étaient adolescents, est donc encore en croissance, en 1970 lorsque nous avons commencé à équilibrer les rapports des classes de sexe et de maturité de notre population-g.

7) Poids du cœur :

De même, nous ne trouvons pas de variations significatives dans le poids du cœur (fig. 6) parmi les femelles ou parmi les jeunes mâles. Les augmentations de 9 % pour les adolescents et de 10 % pour les seniors ne sont pas significatives ($P < 0,15$ et $P < 0,10$ respectivement). L'augmentation de 16 % du poids du cœur pour les boucs mûrs est significative ($P < 0,02$), comme l'augmentation de 14 % pour les mûrs (groupe des sujets en pleine force + Seniors) considérés comme un groupe ($P < 0,01$).

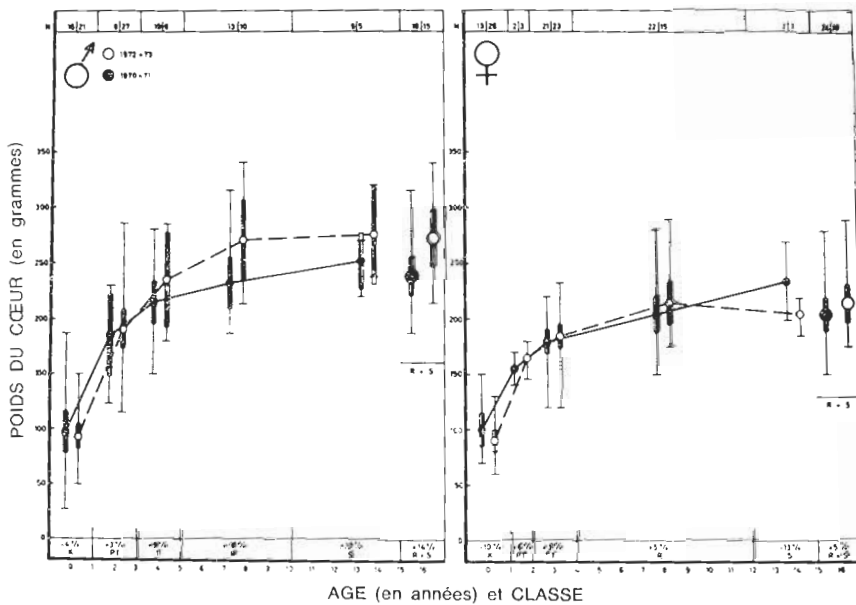


Figure 6. — Poids du cœur en relation avec l'âge 1970 + 1971 (●) et 1972 + 1973 (○) : En abscisse : âge (en années) et classe de maturité ; en ordonnée : poids du cœur.

Bien que BUBENIK estime que la sénescence commence au cours de la dixième année pour le mâle du chamois, seul un des seniors tirés avait plus de treize ans et son activité testiculaire était sub-maximum. Ainsi, tous excepté cet individu-là étaient probablement aussi actifs dans les activités de rut que les sujets mûrs et jouaient un rôle social fondamentalement similaire. C'est pour cette raison que dans chaque cas ci-dessus, les données sur les animaux en pleine force et les seniors ont été présentées séparément et combinées (catégorie mûrs). Le fait que l'erreur standard à la moyenne est dans tous les cas plus petite pour les sujets mûrs considérés comme un groupe que pour les sujets en pleine force ou les seniors considérés séparément confirme que ces seniors ont subi une faible sénescence vers l'âge de treize ans et étaient fonctionnellement équivalents aux sujets en pleine force. D'un autre côté, nous ne pourrions pas réunir les adolescents et les sujets mûrs pour considérer les variations du poids pour tous les mâles participant au rut comme un seul groupe, parce que les rôles sociaux des adolescents au cours du rut sont habituellement tout à fait différents de ceux des sujets mûrs.

8) **Poids de la graisse viscérale** (graisse rénale + graisse abdominale) :

Le schéma de variations du poids de graisse (fig. 7) est assez différent, spécialement chez les femelles. Nous constatons une variation marquée pour les mâles adolescents et les mâles en pleine force, aussi bien que pour certaines classes de femelles. Mais aucun de ces changements, excepté pour les femelles adolescentes ($P < 0,005$) et les mâles en pleine force ($P < 0,05$) n'est significatif, bien que le degré de confiance pour les boucs adolescents et seniors des deux sexes soit de $P < 0,10$.

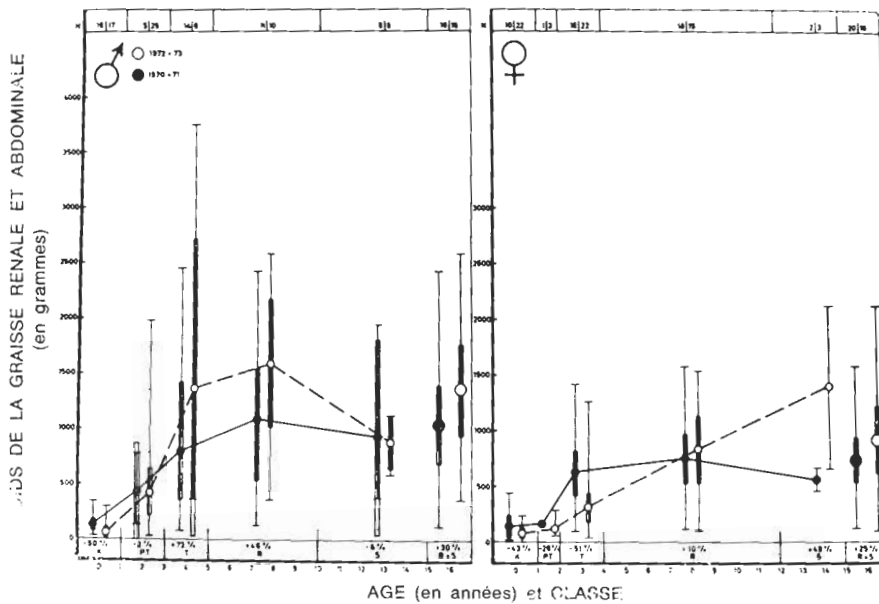


Figure 7. — Poids de la graisse rénale + abdominale en relation avec l'âge 1970 + 1971 (●) et 1972 + 1973 (○) ;
En abscisse : âge (en années) et classe de maturité ; en ordonnée : total des poids de graisse rénale + graisse abdominale.

L'interprétation biologique de ces résultats doit être faite avec circonspection étant donné les grandes variations du poids de la graisse d'un mois à l'autre pour un chamois et le fait que ces graphiques tiennent compte des données d'août à décembre. Le prélèvement en cours de cette période n'était pas non plus uniforme. Le nombre d'individus tirés dans chaque classe d'âge et de sexe variait d'un mois à l'autre. Ainsi, pour comparer d'une façon valable les données relatives à la graisse pour 1970 + 1971 avec celles pour 1972 + 1973, il sera nécessaire d'analyser tout d'abord les variations saisonnières de ces paramètres. Il serait souhaitable de standardiser toutes les données pour une certaine date, à la fin du rut par exemple. C'est-à-dire que le poids de graisse que l'animal avait ou aurait eu à un moment standard sera estimé à partir du poids de graisse du jour où il a été tué. Alors les comparaisons entre les années peuvent se faire avec une meilleure probabilité. Il sera également intéressant de comparer les courbes saisonnières. Les poids maximum et minimum sont-ils plus grands en 1972 + 1973 qu'en 1970 + 1971 ? Le poids a-t-il diminué plus graduellement au cours des deux dernières années qu'au cours des précédentes ? Quand les poids maximum et minimum sont-ils atteints ? Des réponses à ces questions nous éclaireraient beaucoup sur la façon dont la structure sociale en équilibre influe sur la prise et la dépense d'énergie.

Evidemment le poids du corps varie aussi selon la saison. Ceci peut être vrai aussi pour le poids de la tête et le poids du cœur mais, on présume, à une moins grande échelle. Ainsi, comme indicateur des améliorations véritables obtenues sur le chamois de 1970 + 1971 à 1972 + 1973, nous considérons que les poids de la tête et du cœur sont les plus sûrs. Il est possible que si toutes les déviations dues aux variations saisonnières du poids du corps pouvaient être éliminées des données, le graphique relatif à ce paramètre ressemblerait encore plus aux graphiques des poids de la tête et du cœur. D'un autre côté, il est également possible que le poids du corps soit plus rapidement sensible aux changements survenus dans les conditions du milieu, tels que nutrition, temps, densité de population, structure sociale, etc.

IV — DISCUSSION :

Afin d'interpréter les comparaisons qui précèdent entre les poids du corps, de la tête et du cœur, formons l'hypothèse que ces paramètres sont sous l'influence d'une série de facteurs du milieu, comprenant :

- 1) nutrition,
- 2) parasitisme et maladies,
- 3) temps,
- 4) densité de population,
- 5) pression d'une sélection tout à fait artificielle due à des pratiques cynégétiques médiocres et à l'élimination des grands prédateurs.

Bien que nous n'ayons aucune donnée sur la valeur nutritive des plantes consommées par nos chamois, il n'y a aucune raison de penser que cette valeur ait augmenté d'une façon sensible au cours des années 1970-1973. En fait, l'habitat semble se détériorer. La chute de la densité (maximum 25 %) au cours de l'hiver 1969-1970 *peut* avoir mis à la disposition des survivants plus de nourriture par tête au cours des hivers suivants. Si cela est vrai, nous

aurions pu nous attendre à ce qu'un tel changement des conditions de nutrition se manifeste par une augmentation plus ou moins uniforme du poids du corps et du poids des graisses pour toutes les classes d'âge des deux sexes. Au lieu de cela, nous n'avons trouvé d'augmentation significative que pour les mâles mûrs ; et des augmentations substantielles « presque significatives » ont été notées seulement chez les boucs adolescents .

Une étude sommaire de nos données sur le parasitisme et les maladies accuse une diminution sensible de l'intensité de l'infestation par la douve du foie et le ver du poumon. Cette diminution semble intervenir pour les deux sexes dans toutes les classes de maturité. Si l'analyse formelle des données confirme cette impression nous aurons tendance à attribuer le recul de l'infestation à la densité sociale diminuée, aux hivers plus doux — car ces facteurs jouent sur toutes les classes et sur les deux sexes d'une façon *plus ou moins* identique (voir ci-dessous). Même si, cependant, l'analyse révèle que le parasitisme recule plus chez les sujets mûrs et les boucs adolescents que chez les jeunes mâles ou chez les femelles, on ne pourrait interpréter cela comme une *cause* de l'accroissement du poids du corps dans ces groupes, plutôt que comme un co-effet d'un autre facteur, à moins que l'on puisse démontrer pourquoi les boucs mûrs et adolescents ont été particulièrement moins affectés que leurs semblables.

Il n'y a pas une correspondance nette entre les données recueillies sur l'épaisseur de la neige et la température de l'air et le poids corporel moyen du chamois au cours du prochain automne (août-décembre). Il reste à voir si l'analyse de ces paramètres pour les endroits où vivent les chamois révèle une telle relation. Certainement nous nous attendons à ce que ce soit le cas. Cependant, on doit garder à l'esprit le fait que la dureté de la croûte à la surface de la neige joue également un rôle important. Une pellicule dure est gênante pour creuser lors de la recherche de nourriture sous la neige mais peut rendre les déplacements sur la neige plus faciles. La fréquence des avalanches est importante : celles-ci constituent pour le chamois un danger mais elles ont l'intérêt de lui fournir des surfaces de gagnage par mise à nu de plaques herbeuses. En outre, on doit considérer non seulement les valeurs moyennes par mois, mais encore la variabilité. Mais quelles que soient les relations entre les paramètres météorologiques et la dureté des hivers pour le chamois *en général*, nous devons nous demander à quel point les différences dans cette rigueur hivernale tendent à influencer sur le gain ou la perte de poids dans chaque classe de sexe et de maturité. Nous ne pouvons pas nous attendre à ce que des variations de l'épaisseur de la neige, de la dureté de la croûte superficielle, etc., aient le même effet sur tous les chamois. Par exemple, une croûte suffisante pour supporter un chevreau ne l'est pas forcément pour supporter un sujet mûr. Néanmoins, sans une information détaillée à ce sujet, nous ne voyons pas comment les variations du temps en hiver pourraient avoir été cruciales pour les adolescents et les boucs mûrs et non pour les femelles et les mâles plus jeunes. Le problème est d'autant plus embarrassant que l'on se souvient de l'étroite correspondance entre l'épaisseur de la neige, la température de l'air et le nombre de sujets trouvés morts en hiver. Peut-être que la plupart de ces chamois ont été tués par des avalanches, plutôt que par leur exposition au froid ou par la faim. Ou bien le nombre de cadavres trouvés peut être moins le reflet du nombre des morts que l'indication où et comment ils sont morts (en particulier par avalanches). Des hivers plus froids, plus enneigés peuvent pousser le chamois dans des endroits (surtout ravins) où leurs corps sont plus faciles à trouver. Des cadavres enfoncés dans la neige échapperont plus facilement aux « éboueurs » (corbeaux, renard et blaireau,

etc.) jusqu'au printemps, saison où nos gardes iront battre la campagne pour trouver des animaux morts. Chacune de ces hypothèses sera soigneusement vérifiée au cours de nos recherches ultérieures.

Le concept de « densité sociale » a le plus de sens quand nous considérons la densité d'un groupe spécifique d'animaux (par exemple, la population entière, ou une classe de sexe ou d'âge particulière) en relation avec un certain paramètre de l'environnement. La disponibilité alimentaire par tête et le degré de parasitisme *peut* être une fonction du nombre total de chamois par unité de surface de gagnage (bien que les influences du cerf, chevreuil, bétail et autres ruminants doivent aussi être prises en considération). Mais nous pourrions nous attendre à ce que le stress d'affrontement entre les boucs adolescents et mûrs soit beaucoup plus en relation avec la densité de ces classes qu'avec la densité de la population-g dans son ensemble. Considérons tout d'abord la densité d'automne et d'hiver — cas dans lequel Achental Ouest et Bächental Est doivent être pris ensemble, comme vu ci-dessus. Les recensements n'ont pas été faits au cours de cette période de l'année, ainsi nous ne savons pas quelle était la distribution des chamois à l'intérieur de cette zone au moment du rut. Nous savons seulement que certains quittent notre territoire pour se reproduire à Bächental Est. A titre d'argument, supposons que la densité — et les rapports des classes de maturité et sexe pour les deux zones combinées — est très constante tout au long de l'année, et que les mouvements saisonniers tendent à redistribuer les chamois à l'intérieur des deux territoires. Le fort déficit en mâles mûrs dû à des pratiques cynégétiques médiocres en 1969, et accentué par l'hiver 1969-1970, a été en grande partie comblé par l'augmentation de la pression de chasse exercée sur les jeunes mâles et femelles. Les effectifs des boucs mûrs et peut-être des boucs adolescents ont augmenté de 1970 à 1972. Il semble que de 1972 à 1974 le nombre des adolescents plus mûrs ait été stable, bien que la proportion relative des boucs mûrs continue à augmenter pour l'ensemble Achental Ouest + Bächental Est. Par conséquent *dans la mesure* où les affrontements dépendent de la densité des boucs adolescents + mûrs au cours du rut, le stress dû à la lutte aurait augmenté en 1970 et 1971, mais se serait stabilisé de 1972 à 1974. Considérons maintenant la densité d'été du chamois à Achental Ouest : le nombre des boucs mûrs a augmenté de 1/3 (simultanément la densité nette pour la population-g entière a été stable). Par conséquent, dans la mesure où les affrontements à Achental Ouest dépendent de la densité des adolescents + mûrs *en été*, quand les territoires sont formés et défendus, le stress dû à la lutte aurait augmenté constamment de 1970 à 1974. En conséquence, la taille et la condition physique (poids du corps, poids de graisse, etc.) de ces mâles aurait diminué. *Ceci est exactement à l'opposé de ce que nos données indiquent.* Ainsi, l'on aboutit à une ou plusieurs des trois conclusions suivantes : 1) La densité des mâles adolescents + mûrs a diminué de 1970 à 1974, contrairement au résultat de notre recensement ; 2) Le stress ne dépend pas de la densité comme on l'a supposé, ou 3) La tendance vers un stress plus fort à cause de la densité en boucs adolescents + mûrs plus élevés a été rapprochée d'autres changements — peut-être la mise en équilibre du rapport des boucs adolescents sur boucs mûrs, et des boucs mûrs sur les chèvres mûres fertiles. La dernière possibilité est plus raisonnable.

Pour savoir dans quelle mesure nos résultats confirment la théorie de BUBENIK, commençons par résumer les changements intervenus dans l'infrastructure sociale :

Les rapports des classes de sexes et de maturité en été dans Achental Ouest ont progressé de, fortement déséquilibrés jusqu'à 1970, à presque équilibrés en 1972 et bien équilibrés en 1974 mis à part que nous avons eu un excédent de mâles alors. Alors que Bächental Est avait également un équilibre des classes de maturité modérément satisfaisant en 1972, il avait un fort déficit en mâles mûrs par rapport aux femelles mûres fertiles au cours de 1974. Néanmoins, au cours de la saison de reproduction la dispersion des chamois de Achental Ouest vers Bächental Est a probablement réduit les déséquilibres locaux du sex ratio. Il est douteux que des déséquilibres sérieux des classes de sexe ou de maturité aient existé au cours du rut dans chacun des territoires après 1971-1972. Les informations sur les territoires voisins de Achensee Nord-Ouest sont peu abondants, mais suggèrent que *en moyenne*, un sex ratio adéquat parmi les sujets mûrs a été atteint en 1972.

Ainsi même bien que certains des boucs, et probablement chèvres, que nous avons tirés de 1970 à 1973 aient participé au rut dans les territoires voisins, il n'y a pas de danger pour que plusieurs aient trouvé des conditions sociales plus ou moins déséquilibrées que dans notre territoire. Ainsi la comparaison des mesures du corps, etc., pour 1970 + 1971 et 1972 + 1973, semblerait être un indicateur valable des effets relatifs d'une infrastructure sociale déséquilibrée ou équilibrée sur ces paramètres, et donc sur la dépense excessive d'énergie et sur les autres formes de stress social, et des pressions de sélection artificielles.

En conséquence, la théorie de BUBENIK stipule que toutes choses étant égales par ailleurs : en 1970 et peut-être en 1971 le rut aurait été prolongé par au moins deux périodes d'œstrus. Mais en 1972 la fréquence des chèvres fertiles fécondées au premier œstrus aurait *commencé* à augmenter. Théoriquement, de tels changements auraient pu être détectés par comparaisons avant et après des éléments suivants :

- 1) combien de temps le comportement de rut se poursuit après la mi- ou la fin décembre ;
- 2) combien de mâles et femelles, de quel âge y participent ;
- 3) nombre/proportion de chevreaux nés chaque mois, à partir de mai ;
- 4) taux de mortalité des chevreaux ;
- 5) nombre et taille moyens des follicules de De GRAAF, corpora lutea, corpora albicans et embryons pour chaque mois.

La théorie stipule également que le stress dû aux affrontements aurait *commencé* à diminuer en 1972. Ceci se serait manifesté par la modification de :

- 1) fréquence et intensité des interactions d'affrontement, en particulier en liaison avec la formation et la défense du territoire et avec la saison de rut ;
- 2) nombre et âge des boucs participants ;
- 3) fréquence et dureté des blessures lors des combats ;
- 4) fréquence et gravité des accidents occasionnés par les affrontements, tels que poursuites en dévalant des pentes raides — fait si courant dans cette espèce (voir KRÄMER, 1969) ;
et peut-être :

5) glandes endocrines.

Le raccourcissement de la durée du rut et la diminution des luttes devraient se manifester par le meilleur état physique des mâles adolescents et mûrs et par les poids accrus du corps et de la graisse et par la diminution du rythme de maturation. D'un autre côté, on sait trop peu de chose pour dire à quelle vitesse les changements intervenus dans la structure sociale *moyenne* pour Achantal Ouest (et Bächental Est) se refléteraient dans ces paramètres. Nous devons présumer que les chamois sont des créatures routinières. La distribution dans Achantal Ouest et Bächental Est au cours des étés et de la saison de rut, les relations hiérarchiques et territoriales, etc., qui se sont développées dans des conditions sociales déséquilibrées pourraient ou non se réajuster immédiatement à de meilleurs rapports des classes de sexe et de maturité. Il n'est pas besoin non plus que tous les paramètres s'améliorent au même rythme.

Nous pourrions alors nous attendre à trouver une certaine amélioration parmi ces mâles de deux ans qui tentent de participer à la défense du territoire et du rut ; mais de telles améliorations seraient bien difficiles à détecter sans une connaissance spécifique qui inclue les individus. En outre, une dépense d'énergie plus faible chez les boucs adolescents et mûrs, et des luttes plus modérées entre eux pourraient profiter aux jeunes mâles et également aux femelles. Mais nous ne pouvons espérer être en mesure de déceler de tels avantages dans les variations du poids du corps, etc., pour ces classes-là aussi vite que pour les mâles adolescents et mûrs. En fait, la seule façon de déceler rapidement dans quelle mesure les méthodes de prélèvement appliquées depuis 1970 ont pu profiter aux femelles fertiles, serait de tirer plus de chevreaux, et ce faisant de diminuer la pression de la lactation chez la femelle qui perd sa progéniture. Ceci a lieu quand le chevreau est en mauvaise condition physique, naît tardivement, ou se développe d'une façon anormalement lente — et donc est présumé n'avoir qu'une faible chance de survie. Si une chèvre est condamnée à perdre son petit de toutes façons, il est préférable qu'elle le perde vite, plutôt qu'après lui avoir consacré une part importante de ses propres ressources — et ceci en compromettant peut-être sa propre survie.

Les observations de terrain ont été faites, en grande partie par P. MEILE, étudiant de M. BUBENIK et par nos gardes qui ont enregistré la durée du rut et le degré d'intensité des luttes. Mais l'information reste insuffisante pour tirer des conclusions. MEILE a observé un cas d'accouplement en février 1972. Encore en 1972 les gardes de Bächental ont vu un couple de chevreaux nouveau-nés (le cordon ombilical encore visible) en septembre et octobre, ce qui indiquait qu'ils avaient été conçus encore en mars ou avril. L'activité de rut a été observée à la mi-janvier encore en 1972, mais pas plus tard qu'à la mi-décembre en 1973, ou la mi-décembre en 1974. Mais ces observations sont tout au plus des indicateurs très grossiers d'une diminution de la durée du rut. L'investigation et l'analyse des données fournies par les autres paramètres est encore à faire. Les changements de la taille du corps, de la tête et du cœur en 1970 + 1971 et 1972 + 1973 sont significatifs ($P < 0,05$) seulement pour les boucs mûrs. Pour ces trois paramètres, les degrés de confiance relatifs aux adolescents se trouvent juste en dessous de la valeur significative. Cependant, quand les résultats de 1974 sont intégrés à ceux de 1972 + 1973, le changement du poids du corps de 1970 + 1971 (19 kg à 23 kg) est significatif. Au contraire, quand nous considérons les boucs plus jeunes et les chèvres, nous voyons que les variations des poids moyens ne sont pas compatibles d'un paramètre à l'autre. Dans certains cas, le poids augmente ; dans d'autres,

il diminue. En outre, les variations tendent à être petites (sauf pour le poids de graisse des chèvres adolescentes et seniors — augmentation que l'on ne peut encore chiffrer).

Ainsi, l'équilibre des rapports des classes de sexe et de maturité a été associé aux augmentations de la taille du corps qui sont tout à fait conformes aux conséquences prévues. Tant que l'information recueillie et les analyses des autres paramètres mentionnés ci-dessus ne sont pas suffisantes, nous ne pouvons pas « prouver » que l'accroissement de la taille du corps a été *causé* par des changements dans la structure sociale. Mais une première approche a été faite pour parvenir à ces conclusions. C'est la seule explication disponible qui concorde avec nos résultats.

D'un autre côté, bien qu'il soit satisfaisant de voir les résultats concorder si bien avec les hypothèses, c'est plutôt surprenant. Les hypothèses sont faites sur la base de « toutes choses étant égales par ailleurs ». Mais, bien sûr, toutes les autres choses (conditions climatiques, parasitisme, etc.) n'ont pas été constantes depuis 1970, et encore moins depuis 1969. Ainsi nous nous serions attendus à ce que les résultats diffèrent de ce que nous attendions. Que de telles déviations ne soient pas apparentes (sauf peut-être dans le cas des poids de graisse) ne peuvent être expliquées pour l'instant.

V — CONCLUSIONS :

Traditionnellement, l'aménagement cynégétique a été basé sur le concept de « capacité territoriale » : la nourriture est souvent considérée comme le « facteur limitant ultime » ; elle l'est dans une certaine mesure. Cependant, la chose importante n'est pas la disponibilité alimentaire *en soi* mais plutôt l'équilibre entre les ressources et la consommation, et la consommation et la dépense. Parmi les autres effets, une infrastructure sociale désorganisée peut :

- 1) augmenter d'une façon critique les dépenses. Certains aménagistes affirment que même des coûts énergétiques excessifs et donc des pressions de gainage et d'abrutissement élevés peuvent être atténués par un apport de nourriture. Cependant, cette méthode est onéreuse et ne présente pas d'avantages sur celle qui consiste simplement à maintenir la population à un niveau plus bas, biologiquement adéquat. De même l'approvisionnement en fourrage artificiel ;

- 2) compenser le phénomène d'affrontement lequel réduit le temps de gainage jusqu'à des niveaux en dessous de l'optimum, ou empêche la plupart des autres effets néfastes de l'exploitation excessive de la classe des mâles mûrs ;

- 3) entraîner l'élimination des géniteurs les plus sélectionnés ;

- 4) entraîner l'abaissement de la moyenne d'âge ;

- 5) entraîner une accélération du rythme de maturation ;

- 6) faire apparaître des chevreaux conçus lors d'un second ou d'un troisième œstrus et qui naîtront en retard au cours de l'été suivant, parfois aussi tard qu'octobre, ce qui peut réduire sérieusement leur taux de survie ;

- 7) une fonction de la hiérarchie et du système du territoire semble être l'efficacité maximum de la compétition à l'intérieur de la population. La sup-

pression répétée des boucs territoriaux, c'est-à-dire du sommet de la hiérarchie, peut augmenter beaucoup les affrontements. Ceci n'augmenterait pas seulement la dépense d'énergie et le nombre des dégâts mais tendrait à troubler les autres processus sociaux dont dépend la capacité d'adaptation des individus et de la société d'Ongulés. L'affouragement, la capacité du chamois d'apercevoir les prédateurs et de s'en écarter, l'élevage des jeunes, et de nombreuses autres activités vitales ne peuvent atteindre une efficacité maximum que tant qu'un ensemble hautement développé de schémas d'interaction sociale sont intégrés de façon adéquate. Le démantèlement de ces schémas d'organisation passant par les affrontements (ou un dérangement par l'homme plus direct) pourrait diminuer de façon marquée les taux de survie et de succès de la reproduction. En outre,

8) la consommation excessive des ressources, même à une densité de population modérée, peut sérieusement réduire la capacité territoriale de l'habitat.

L'une des tactiques de notre stratégie d'aménagement consiste à obtenir et à maintenir un équilibre des rapports des classes de maturité et sexe de telle sorte que la relation entre la consommation annuelle des ressources et la survie et le succès de la reproduction dans chaque population-A soit rendu optimum, de façon à garantir au maximum la perpétuation à long terme de l'ensemble de la population. Là où les prédateurs ont été décimés et ne peuvent être rétablis, comme c'est le cas fréquent en Europe, il est parfois nécessaire à l'homme de remplacer la prédation par une chasse très sélective. Un but essentiel de notre étude est de déterminer en quoi le prélèvement de remplacement est crucial pour maintenir la qualité d'une population et d'apprendre comment choisir les individus à tirer — par détermination de l'âge, maturité, rôle social, santé, condition physique, etc., des animaux dans la nature. En d'autres termes en pensant à l'écosystème entier, notre but est d'aménager toutes les espèces composant la faune et la flore, pour obtenir et maintenir les équilibres biologiques et les processus vitaux en vue de leur perpétuation à long terme. « L'autorégulation » par l'écosystème est idéale. Mais là où le dérangement courant ou résiduel par des influences humaines empêche une autorégulation adéquate, nous devons essayer de réparer, ou au moins de compenser les dommages sous-entendu dans notre concept de « régulation » ; la reconnaissance de certaine fluctuation d'un quelconque paramètre (comme par exemple, la densité de population des Ongulés) est « naturelle » et peut jouer un rôle important dans la préservation du système ; en outre, l'héritage écologique devrait être un des processus à maintenir.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été faite dans le cadre du World Wildlife Fund (Fonds Mondial pour la Nature), projet 721. L'analyse des résultats a reçu l'appui du Fonds für Umweltstudien (Fonds pour l'Etude du Milieu), projet B, « Environnement alpin ».

Les recherches ont été menées sur les différents territoires par E. UNDERBERG, C. UNDERBERG, G. von DELDEN et l'ingénieur H.I. LUNGEN; ceux-ci ont également apporté un concours financier.

Une aide inestimable a été apportée par nos collègues W. BURHENNA, Dr ingénieur H. SCHEIRING, P. SCHWAB, Dr W. PINSKA, ingénieur H. KUEN, L. MESSNER, H. EDER, E. RUPPRECHTER, J. HELM, B. LEO, G. HUBER, W. von OS, Dr H. ELLENBERG, Dr KER-SCHBAUMEYER, P. MEILE, J. ESSEL, F. NOTHDURFTOR, E. WIESMULLER, M. BUBENIK, A. STRINGHAM, H. van OS, et A. LEO.

Nous remercions également : Dr E. OLBRICH, Dr GEIR, Dr B. ROIDER, Dr R. KIRSCHNER, SCHBAUMEYER, P. MEILE, J. ESSEL, F. NOTHDURFTOR, E. WIESMULLER, M. BUBENIK, J. SCHÖNNEGER, J. SCHRÖDER, S. TSCHÖRNER, H. ANGERER, K. SANTIFALLER, BERGER et, surtout, Dr W. SCHRÖDER.

La contribution des auteurs a été la suivante :

Dr BUBENIK, directeur de recherche, a mis au point la théorie sur laquelle est basée l'étude et décidé des données à recueillir :

M. STRINGHAM a coordonné la récolte des données en 1974, analysé les données recueillies de 1970 à 1974, et rédigé ce texte. Lui seul en porte la responsabilité.

BIBLIOGRAPHIE

- ALTMANN S.A. — 1967. Social communication among Primates. — University of Chicago Press.
- ARDREY R.A. — 1970. The Social Contract. — Dell Pub. Co., New York, 405 p.
- BUBENIK A.B. — 1971. Social well-being as a special aspect of animal sociology. — Presented at the Ungulate Symposium, Calgary, Alberta. November 1971.
- BUBENIK A.B. et SCHWAB P. — 1974. Populationsstruktur des Gamswildes, ihre Simulierung und Bedeutung für die Regulierung der Bestände. — Gamswildtagung, Oberammergau, 17-18 oct.
- FREUND J.E. — 1967. Modern Elementary Statistics. — Prentice-Hall. New Jersey. 432 p.
- KRÄMER A. — 1969. Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gemspopulation (*Rupicapra rupicapra* L.) der Alpen. — Zeitschrift für Tierpsychol., 26 : 889-964.
- LORENZ K. — 1974. Analogy as a source of knowledge. — Sciences, 185 : 229.
- SCHRÖDER W. — 1971. Untersuchungen zur Ökologie des Gamswildes (*Rupicapra rupicapra* L.) in einem Vorkommen der Alpen. — Zeitschrift für Jagdwissenschaft, 17 (3) : 113-168, (4) : 197-235.
- SELYE H. — 1974. Stress without distress. — Philadelphia et New York, J.B. Lippincott Co. — 171 pages.