

# Fluctuations de structure d'âge et influences variables sur la croissance démographique des populations

## Fluctuations in age structure and their variable influence on population growth

Article in *Functional Ecology* - August 2019

DOI: 10.1111/1365-2435.13431

Sarah R. Hoy<sup>1\*</sup>, Daniel R. MacNulty<sup>2</sup>, Douglas W. Smith<sup>3</sup>, Daniel R. Stahler<sup>3</sup>, Xavier Lambin<sup>4</sup>, Rolf O. Peterson<sup>1</sup>, Joel S. Ruprecht<sup>5</sup> & John A. Vucetich<sup>1</sup>

### INTRODUCTION

De nombreuses recherches empiriques sur les populations structurées par âge ou par stade ont été axées sur la compréhension des taux vitaux liés spécifiquement à l'âge ou au stade qui ont la plus grande influence sur les fluctuations de la croissance démographique (Ezard, Becker et Coulson, 2006; Gaillard et Yoccoz, 2003). Les analyses de perturbation sont une technique courante pour évaluer les fluctuations de croissance démographique. Elles tiennent compte à la fois des fluctuations temporelles des taux vitaux et des élasticités par âge - mesure relative de la façon dont les variations d'un taux vital affectent la croissance démographique (Caswell, 2000)-. Dans ces analyses, le taux de croissance (défini comme le  $\lambda$  asymptotique) pour l'année  $t$  est exprimé en fonction d'une matrice de transition ( $A_t$ ) représentant les taux vitaux spécifiques à l'âge et d'un vecteur colonne ( $N_t$ ) représentant les abondances pour chaque classe d'âge. Plus précisément,  $N_{t+1} = A_t(N_t)$  et  $\lambda_t = n_{t+1} / n_t$ , où  $n_t$  est son abondance totale. Cependant, étant donné que l'abondance relative des individus dans chaque classe d'âge peut également varier dans le temps,  $N_{t+1}$  peut être exprimé par ( $S_t, n_t$ ) où  $S_t$  représente la structure d'âge de la population ou l'abondance relative des individus dans chaque classe d'âge. Ces expressions simples conduisent à un résultat connu depuis longtemps: pour un  $A_t$  et  $n_t$  donnés,  $\lambda_t$  dépend également de  $S_t$ . En d'autres termes, les fluctuations temporelles du taux de croissance peuvent découler à la fois des fluctuations de  $A_t$  (dues peut-être à la densité dépendance ou à la stochasticité de l'environnement), ainsi qu'aux fluctuations résultantes de  $S_t$ . **La structure d'âge d'une population, peut considérablement fluctuer en fonction de facteurs de stress environnementaux, tels que les phénomènes météorologiques violents, la prédation et la compétition intraspécifique, car ces processus ont tendance à avoir moins d'impacts défavorables sur les individus d'âge mûr, par rapport aux juvéniles et aux sénescents** (Coulson et al., 2001; Hoy et al., 2015; Wright, Peterson, Smith et Lemke, 2006). Cependant, jusqu'à récemment, la plupart des analyses évaluant la croissance de population d'espèces de vertébrés supposaient que les

populations étaient fixées avec une répartition par **âge stable** (mais voir Gamelon et al., 2016; Haridas, Tuljapurkar et Coulson, 2009).

Lorsque la **structure d'âge** d'une population s'écarte de la distribution d'âge stable hypothétique, les analyses de perturbation - *qui sont couramment utilisées pour éclairer les décisions de gestion* - peuvent ne pas indiquer de manière fiable **les taux vitaux qui contribuent le plus à la variation temporelle de la croissance démographique** (Koons, Grand, Zinner, & Rockwell, 2005; Yearsley, 2004). Cependant, on sait relativement peu de choses dans quelle mesure la structure d'âge des populations fluctue dans des conditions naturelles, en particulier pour les vertébrés terrestres, car il est souvent impossible, du point de vue logistique, de collecter les données nécessaires pour estimer la structure d'âge des populations en liberté (voir ci-dessous) Coulson et al., 2005, 2004; Gerber et Kendall, 2016; Margalida, Oro, Cortés-Avizanda, Heredia et Donazar, 2011; Payo-Payo et al., 2018; Regehr, Amstrup et Stirling, 2006). De plus, les évaluations empiriques directes de l'influence des fluctuations de structure d'âge sur le taux de croissance d'une population sont rares (voir toutefois Coulson, Gaillard et Festa Bianchet, 2005; Koons, Grand, Zinner et Rockwell, 2005; Koons, Iles, Schaub, Caswell, & Hodgson, 2016). Par conséquent, il est utile d'évaluer empiriquement les fluctuations temporelles de  $S_t$  et de déterminer dans quelle mesure celles-ci expliquent les fluctuations temporelles des taux de croissance de la population.

Au cours des dernières années, l'élaboration de modèles stochastiques de taux de croissance tenant compte à la fois des fluctuations des taux de survie et de la structure d'âge a suscité un intérêt croissant (Caswell, 2010; Davison et al., 2010; Ezard et al., 2010; Koons et al., 2016). Néanmoins, ces modèles reposent généralement sur deux hypothèses importantes. La **première hypothèse** est que la croissance est indépendante de la densité (Stott, Townley et Hodgson, 2011); **Cependant, la densité dépendance est un phénomène omniprésent dans la dynamique des populations sauvages** (Bonenfant et al., 2009). La **deuxième hypothèse** est que les

environnements sont stables (Haridas et al., 2009), ce qui signifie que la moyenne et la variance des processus environnementaux restent constantes dans le temps. Bien que la non-stationnarité et l'autocorrélation ne soient pas des idées totalement indépendantes, elles sont distinctes, dans la mesure où l'autocorrélation mesure la similarité entre deux observations en fonction du décalage temporel; alors que la non-stationnarité indique que les propriétés de la série temporelle, telles que la moyenne et/ou la variance, changent avec le temps. De nombreuses espèces sont exposées à des environnements instables sur des périodes de temps écologiquement pertinentes (Vasseur et Yodzis, 2004). Les changements climatiques et d'utilisation du paysage anthropiques (Wolkovich, Cook, McLauchlan et Davies, 2014) sont des exemples de processus pouvant entraîner l'instabilité de l'environnement.

Les environnements instables peuvent entraîner une dynamique de structure d'âge non stationnaire (Hastings, 2004; Koons et al., 2016; Wolkovich et al., 2014). Par exemple, plusieurs années consécutives de conditions environnementales stressantes peuvent entraîner un faible recrutement pendant plusieurs années consécutives, ce qui entraînerait une augmentation de la proportion d'individus âgés dans la population. De tels changements de structure d'âge sont susceptibles d'affecter la dynamique future, en particulier pour les populations de mammifères et d'oiseaux, car les individus plus âgés ont tendance à avoir des taux de reproduction plus faible (Nussey, Froy, Lemaitre, Gaillard et Austad, 2013) et que leurs taux de survie sont plus sensibles, au stress environnemental comparé aux individus adultes. Par conséquent, l'influence des environnements instables sur la structure d'âge et son influence ultérieure sur les taux de croissance peuvent se produire avec un certain décalage. Néanmoins, la mesure avec laquelle les populations présentent une dynamique de structure d'âge non stationnaire reste largement inconnue, en particulier pour les vertébrés terrestres. Cependant, la non-stationnarité a des implications importantes pour la compréhension de la dynamique des populations (Kaitala, Ylikarjula, Ranta et Lundberg, 1997; Ranta, Lundberg, Kaitala et Laakso, 2000; Royle, Lindström et Metcalfe, 2005). En particulier, les processus non stationnaires sont difficiles à prévoir, car les dynamiques passées sont de mauvais indicateur des dynamiques futures (Poole, 1978).

Nous quantifions ici les fluctuations temporelles de structure d'âge et si la dynamique de structure d'âge montrait des signes de non-stationnarité pour quatre populations de vertébrés terrestres qui ont toutes fait l'objet de recherches sur le long terme: le loup gris (*Canis lupus*) dans le parc national de Yellowstone (États-Unis), la chouette hulotte (*Strix aluco*) dans la forêt de Kielder (Angleterre), l'orignal (*Alces alces*) dans le parc national de l'Isle Royale (États-Unis) et le wapiti (*Cervus elaphus*) hivernant le long de la limite nord du parc national de Yellowstone. Nous évaluons également la relation entre la structure d'âge et la croissance de la population à l'aide de modèles qui tiennent compte de l'influence potentiellement confondante de la densité dépendance.

## RESULTATS

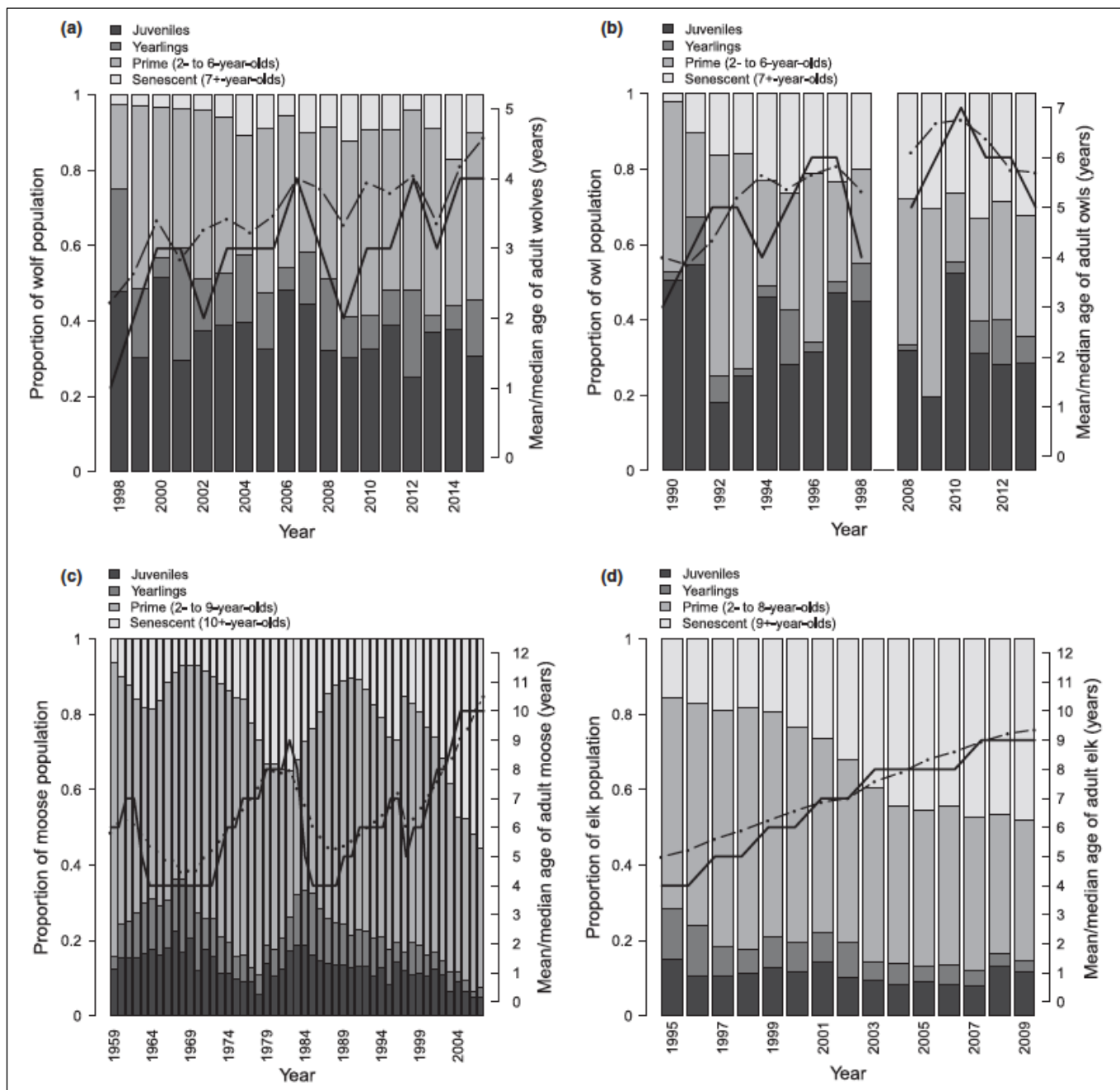
### Variation de la structure d'âge

Les trois indices scalaires de structure d'âge (l'âge moyen et médian des adultes et la proportion d'adultes sénescents) ont considérablement varié dans le temps pour les quatre populations (Tableau 1, Fig. 1). Par exemple, le CV des indices de structure d'âge variait de 16% à 58%. Ce niveau de variation était comparable aux niveaux de variation temporelle d'abondance (CV variant de 27% à 42%, tableau 1). Les fluctuations de structure d'âge des populations de chouette hulotte, d'orignal et de wapitis ont également montré des signes d'instabilité, la variance de l'échantillon des trois indices de structure d'âge ayant augmenté au cours de la série chronologique, sans atteindre une asymptote sur une période d'analyses de 15 à 48 ans (Fig. 2). En revanche, les fluctuations de structure d'âge de la population de loups semblaient stationnaires, la variance de l'âge moyen et médian des loups adultes demeurant constante après les premières années de la période à l'étude (figure 2).

### Structure d'âge et taux de croissance

Le taux de croissance de la population n'était pas lié à la structure d'âge des populations de loups et de chouettes, de sorte que les BCIs à 95% pour  $\beta_{med}$  et  $\beta_{med}$  ont tous chevauché un zéro (tableau 2). En revanche, les trois indices de structure d'âge (c'est-à-dire l'âge moyen et médian des adultes et la proportion d'adultes sénescents) étaient négativement associés à la croissance de la population des populations d'originaux et de wapitis (tableau 2). Pour le wapiti, les coefficients estimés représentant l'influence de la structure d'âge sur les taux de croissance étaient, par coïncidence, les mêmes pour les trois paramètres de structure d'âge, c'est-à-dire -0,03 avec un écart type (SD) de 0,01. Pour les originaux, les coefficients étaient les suivants:  $\beta_{ave} = -0,07$  (SD = 0,02),  $\beta_{med} = -0,06$  (0,02) et  $\beta_{sen} = -0,05$  (0,02). Pour le wapiti et l'orignal, aucun des BCIs à 95% pour  $\beta_{ave}$ ,  $\beta_{med}$  et  $\beta_{sen}$  ne chevauchait avec 0 (tableau 2), ce qui suggère que l'association entre structure d'âge et croissance de la population était statistiquement significative.

Les résultats illustrés à la figure 3 suggèrent que la croissance de la population variait de positive à négative pour l'orignal et de proche de zéro à négative pour le wapiti à mesure que chaque métrique de structure d'âge augmentait dans son étendue observée. Par exemple, lorsque l'âge moyen de la population d'originaux était relativement bas (4 à 6 ans), la valeur attendue de  $\lambda$  était d'environ 1,1, ce qui indique une population en croissance rapide. En revanche, lorsque la population d'originaux était composée d'individus plus sénescents (c'est-à-dire lorsque l'âge moyen des individus était âgé de 9 à 10 ans), le  $\lambda$  attendu était tombé à environ 0,9, ce qui indique un déclin de la population. La force de l'association entre structure d'âge et croissance de la population semblait similaire avec l'effet de la densité dépendance sur la croissance, étant donné que les coefficients pour  $\beta_{den}$  étaient de -0,05 (0,01) pour l'orignal et de -0,04 (0,01) pour le wapiti (tableau 2). Les vérifications prédictives postérieures que nous avons utilisées pour évaluer la qualité de l'ajustement ont indiqué que les modèles correspondent bien aux données (annexe S4, figure S5).



**Fig.1** Variation temporelle de la structure par âge d'une population de : (a) loups gris dans le parc national de Yellowstone; (b) hiboux fauves dans la Forêt de Kielder; (c) l'original dans le parc national de l'Isle Royale; et (d) les wapitis hivernant près de la frontière nord du parc national de Yellowstone. La moyenne l'âge des individus est indiqué par les lignes pointillées et pointillées. L'âge médian des individus est indiqué par la ligne continue

## DISCUSSION

Les principaux objectifs de cette étude étaient de quantifier les fluctuations temporelles de structure d'âge, de déterminer si la dynamique de structure d'âge était non stationnaire et d'évaluer dans quelle mesure les fluctuations de structure d'âge sont des prédicteurs utiles des taux de croissance de la population pour quatre populations de vertébrés sauvages. Nous avons constaté que l'ampleur de la variation temporelle de structure d'âge était comparable à la variation temporelle d'abondance pour les quatre populations de vertébrés sauvages (tableau 1). Plus généralement, les CV des indices de structure d'âge de ces populations étaient

comparables aux CV d'abondance de nombreuses populations de vertébrés (Pimm, 1991). De plus, la structure d'âge a fluctué de manière non stationnaire au cours des périodes observées pour trois des quatre populations (original, wapiti et chouette). Enfin, pour deux des populations (original et wapiti), les fluctuations de structure d'âge étaient associées à la croissance démographique et la force de l'association entre structure d'âge et croissance de la population semblait être comparable à l'effet de la densité dépendance pour ces populations (Tableau 2, Fig. 3).

Bien que ces analyses ne soient pas censées constituer une évaluation complète du moment où il est nécessaire de

prendre en compte les fluctuations de structure d'âge, il peut être intéressant de noter que la structure d'âge n'est pas associée à des taux de croissance pour les deux populations qui sont fortement régulées par la territorialité, les loups et les chouettes hulottes. En revanche, l'original et le wapiti ne sont pas territoriaux. La territorialité a généralement une influence stabilisatrice sur la dynamique des populations (Brown, 1969; López-Sepulcre & Kokko, 2005). En particulier, les comportements territoriaux peuvent entraîner des taux d'immigration et d'émigration liés à la densité, susceptibles d'affaiblir potentiellement les relations entre structure d'âge, recrutement, survie et croissance de la population. En effet, l'occupation territoriale de la population de chouettes est restée stable au cours de la période d'étude, car une immigration accrue de jeunes chouettes provenant d'autres populations a compensé le déclin de la productivité locale et la survie des juvéniles (Millon et al., 2014). Alternativement, il pourrait également être significatif que les stratégies de cycle de vie des chouettes et des loups soient différentes de celles des orignaux et des wapitis, dans la mesure où les chouettes et les loups ont généralement une durée de vie plus courte (par exemple, une durée de vie moyenne de 4 ans) et une fécondité plus élevée (par exemple, 4 ou plusieurs rejetons chaque année) par rapport à l'original et au wapiti (dont la durée de vie moyenne est de 10 à 20 ans et ne sont capables de produire qu'un ou deux rejetons par an). Ainsi, on considère que les chouettes et les loups ont une histoire de vie plus rapide que l'original et le wapiti. La vitesse de l'histoire de vie a déjà été identifiée comme étant un facteur pouvant avoir un effet médiateur important sur l'impact des fluctuations de structure d'âge sur la croissance des populations. En d'autres termes, l'impact des fluctuations de la structure d'âge sur la croissance de la population, était plus important chez les espèces à vie longue dont le cycle de vie était plus lent (Koons, Grand et Arnold, 2006; Koons et al., 2005), mais cela dépend de la covariation des taux vitaux (Gamelon et al., 2016).

Néanmoins, la conclusion selon laquelle les fluctuations de structure d'âge étaient plus étroitement liées à la croissance de la population, chez les deux espèces dont le cycle de vie était plus lent (original et wapiti) concorde avec les travaux antérieurs (Koons et al., 2006, 2005). Cependant, avec un échantillon de seulement quatre populations, ces considérations ne sont que des suggestions de recherches futures. Il convient également de souligner que, bien que cette étude, Koons et al. (2006) et Gamelon et al. (2016) était concentrée sur les vertébrés (principalement les mammifères), la sénescence démographique est un phénomène omniprésent qui se produit également chez les espèces de plantes et d'invertébrés (Chmilar et Laird, 2019; Cooper, 1994). Par conséquent, nous suggérons que les futures études axées sur l'évaluation de la relation entre les fluctuations de la structure d'âge et la dynamique de population dans une gamme plus large de taxons sénescents de différentes manières (sénescence reproductive et / ou sénescence actuarielle) pourraient fournir des informations importantes sur les circonstances, qu'il est important de tenir compte des fluctuations de la structure de la population.

Le fait que les fluctuations de structure d'âge aient montré des signes de non-stationnarité (c'est-à-dire que la

variance de l'échantillon a augmenté avec la longueur de la série chronologique) au cours des périodes analysées pour trois populations est significatif, car la dynamique future des populations non-stationnaires est difficile à évaluer (Poole, 1978). Les fluctuations d'abondance sont connues pour être non stationnaires sur de longues périodes pour un large éventail de taxons (Ariño et Pimm, 1995; Steele, 1985). Cependant, les mécanismes conduisant à la non stationnarité ne sont pas bien compris. On suppose généralement que les dynamiques non stationnaires sont forcées de l'extérieur, c'est-à-dire qu'elles sont le résultat de processus exogènes non-stationnaires (Ariño & Pimm, 1995). Cependant, nos travaux suggèrent que la non-stationnarité de structure d'âge - un processus endogène - pourrait également jouer un rôle immédiat dans la non-stationnarité de l'abondance. En tant que telle, la structure d'âge et l'abondance non stationnaires peuvent aider à expliquer les limites des prévisions des changements futurs d'abondance.

L'étendue des fluctuations (et la non-stationnarité) de la structure d'âge observée ici (Figs. 1-2) peut également avoir des implications importantes pour la compréhension de la dynamique prédateur-proie, étant donné que de nombreux prédateurs manifestent de fortes préférences pour une proie en fonction de son âge ou de son stade (par exemple, les juvéniles et les individus sénescents, Hoy et al., 2015; Wright et al., 2006). Par conséquent, les fluctuations de structure d'âge des populations de proies peuvent modifier la disponibilité des classes d'âge préférées et ainsi influencer sur la sélection des proies ou les taux d'abattage (Sand et al., 2012), ce qui pourrait finalement avoir une incidence sur les taux de croissance des prédateurs (Vucetich et Peterson, 2004). L'importance des fluctuations de structure d'âge des espèces proies peut même s'étendre à l'ensemble de la communauté, si les prédateurs se tournent vers d'autres espèces proies en réponse au déclin de l'abondance des classes d'âge préférées de leurs principales proies. Cependant, la relation entre la structure d'âge des proies et les taux démographiques des prédateurs est rarement examinée (mais voir Cubaynes et al., 2014).

En résumé, nous fournissons de rares preuves empiriques montrant que la dynamique de la structure d'âge peut être non stationnaire, ce qui peut constituer un mécanisme important par lequel les fluctuations d'abondance deviennent non stationnaires (Ariño & Pimm, 1995; Steele, 1985) et sont donc difficiles à prévoir à des échelles de temps préoccupantes pour les gestionnaires de la faune (Poole, 1978). Nos analyses suggèrent également que les fluctuations de la structure d'âge étaient parfois liées de manière significative à la croissance de la population, et que la relation entre la structure d'âge et la croissance de la population était d'une ampleur similaire à celle de la densité dépendance pour les deux populations d'espèces non territoriales à histoire de vie plus lente (original et wapiti). Les résultats soulignés ci-dessus sont significatifs, car de nombreuses analyses utilisées pour éclairer les décisions de gestion supposent traditionnellement que les populations sont fixées à une répartition par âge stable (voir Caswell, 2007), ou que la dynamique de la population est indépendante de la densité et que la structure d'âge est influencée par des processus

environnementaux stationnaires (Haridas et al., 2009; Stott et al., 2011). Ignorer les fluctuations non stables de la structure de la population peut entraîner l'échec ou la mauvaise évaluation des efforts de gestion, car la dynamique «**transitoire**» à court terme qui se produit lorsque la population s'écarte de la structure d'âge stable hypothétique, peut différer considérablement des taux de croissance attendue à long terme (Koons et al., 2005). En effet, une étude récente portant sur un large éventail d'espèces de plantes a révélé que plus de 50% de la variation de la dynamique de population observée était attribuée à une croissance «**transitoire**» causée par un écart par rapport à la structure d'âge stable hypothétique, par opposition à la «**stabilité**» ou une croissance asymptotique tirée par les taux démographiques vitaux (McDonald, Stott, Townley et Hodgson, 2016). Enfin, nos travaux montrent que les recherches futures pourraient

porter sur l'utilisation de modèles bayésiens pour décomposer plus finement la variance des processus en contributions relatives de facteurs exogènes stables et non stables et de facteurs endogènes, notamment la stochasticité environnementale, la stochasticité démographique et les composantes non stables déterminées par la différence entre la structure d'âge actuelle et la structure par âge hypothétique stable de la population. Ainsi, dans l'ensemble, nos travaux confortent l'opinion selon laquelle les fluctuations de structure d'âge sont importantes pour comprendre la dynamique des populations variables (Ellis et Crone, 2013; Gamelon et al., 2016; Koons et al., 2005; McDonald et al., 2016; Pelletier, 2005). Moyes, Clutton-Brock et Coulson, 2012) et souligne la nécessité de modéliser les populations à l'aide d'approches tenant compte de la dynamique transitoire, de la densité dépendance et des environnements non stationnaires.