# Modèles structurés selon le sexe et l'âge pour la dynamique des populations de bouquetins Alpins *Capra ibex ibex*

**Wildl. Biol. 18: 318-332 (2012)**
DOI: 10.2981/11-084
© Wildlife Biology, NKV
www.wildlifebiology.com

**Original article**

## Sex- and age-structured models for Alpine ibex *Capra ibex ibex* population dynamics

**Andrea Mignatti, Renato Casagrandi, Antonello Provenzale, Achaz von Hardenberg & Marino Gatto**

**Résumé**

Des analyses antérieures ont montré que la dynamique démographique du bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) est régulée à la fois par la densité de population et l'accumulation de neige en hiver. **Cependant**, des séries chronologiques récentes du nombre de bouquetins recensés dans le parc national du Grand Paradis, en Italie, montrent des tendances intéressantes par rapport aux données historiques sur la neige : alors que l'épaisseur de la neige hivernale a diminué de façon constante depuis le début des années 1980, la population de bouquetins a connu une croissance rapide au cours des années 1980 et au début des années 1990, suivie d'une forte baisse. Pour expliquer cette dynamique, nous avons construit de nouveaux modèles de population structurés par âge, dans lesquels les paramètres démographiques dépendent de la densité et de l'épaisseur de la neige. Ces modèles incluent un effet non monotone de l'épaisseur de la neige et de la densité sur les taux vitaux, la structure par âge et par sexe de la population, ainsi que la ségrégation spatiale entre les femelles et les mâles. À l'aide de critères d'information ($AIC_c$, BIC et SRM), nous avons sélectionné les meilleurs modèles et avons constaté que : **1**) la neige et la densité interagissaient pour déterminer la démographie de toutes les classes d'âge et de sexe de la population, confirmant ainsi que des conditions climatiques défavorables intensifiaient la dépendance de la population à la densité, **2**) l'effet de la neige était non monotone sur le succès du sevrage et le taux de variation démographique des cabris, qui étaient maximaux pour des profondeurs de neige intermédiaires, et **3**) la prise en compte de la ségrégation spatiale entre les sexes améliorait l'ajustement des modèles, ce qui suggère que l'utilisation différente de l'espace par les mâles et les femelles influençait la compétition intraspécifique. Lorsque les modèles sélectionnés ont été recalibrés à l'aide de données passées et utilisés pour simuler les tendances récentes, ils ont sous-estimé à la fois la croissance rapide des années 1980-1990 et le déclin récent de la population. À l'aide des nouveaux modèles structurés par sexe et par âge, nous avons constaté que la sous-estimation du pic était principalement due à des lacunes dans les modèles démographiques des adultes, tandis que la surestimation de l'abondance récente de la population était due à des lacunes dans les modèles de recrutement.

**Mots clés** : bouquetin Alpin, ongulés alpins, *Capra ibex ibex*, changement climatique, dépendance à la densité, sélection de modèles, séries chronologiques

## INTRODUCTION

La dynamique des populations d'ongulés est fortement déterminée à la fois par la dépendance à la densité et par des facteurs environnementaux (Lande 1993, Post et al. 1997, Sather 1997, Forchhammer et al. 2002), qui peuvent agir de manière interactive (Gaillard & Yoccoz 2003). Jacobson et al. (2004) ont été les premiers à montrer que la dynamique des populations de bouquetins Alpins *Capra ibex ibex* est fortement influencée par une variable environnementale spécifique, à savoir la profondeur moyenne de la neige en hiver. Les écosystèmes alpins étant extrêmement sensibles au changement climatique (Fischlin et al. 2007) et l'épaisseur de la neige ayant diminué dans les Alpes ces dernières années (par exemple Terzago et al. 2010), il est primordial d'étudier comment la dynamique des populations d'espèces de haute altitude est influencée par les perturbations et les tendances abiotiques.

La série chronologique exceptionnellement longue des recensements de bouquetins Alpins dans le parc national du Grand Paradis (GNP), en Italie, offre une occasion unique d'étudier l'interaction complexe entre la densité de population et les conditions climatiques qui régissent la dynamique de l'espèce. Afin de reproduire la dynamique de la population et, éventuellement, de faire des prévisions pour son avenir proche, différents modèles ont été proposés.

L'approche simple mais puissante proposée par Jacobson et al. (2004) a exploré diverses relations possibles entre l'augmentation de la population totale de bouquetins et la densité totale des animaux et la profondeur de la neige. L'analyse réalisée par Jacobson et al. (2004) a révélé que le taux d'augmentation de la population est significativement différent selon que l'enneigement est faible ou important. Cette observation a conduit les auteurs à inclure des « **modèles à seuil** » dans leur série de modèles, dans lesquels différentes relations fonctionnelles sont utilisées pour les années à faible et à fort enneigement, respectivement. Le processus d'étalonnage des paramètres et de sélection des modèles a en fait retenu deux modèles de seuil comme meilleurs candidats. Les deux modèles reproduisent de manière acceptable l'augmentation des années 1980 et le pic de population survenu au début des années 1990, tandis que le déclin qui a suivi n'est que partiellement pris en compte (voir Figure 3 dans Jacobson et al. 2004). **Malheureusement**, lorsqu'ils sont utilisés pour simuler les tendances plus récentes qui se dégagent des données nouvellement disponibles, ces modèles surestiment largement l'abondance totale des bouquetins (voir également les trois dernières années simulées dans Jacobson et al. 2004).

Les modèles proposés par Jacobson et al. (2004) ont été développés de différentes manières. Par exemple, Corani & Gatto (2007) ont constaté qu'une version légèrement modifiée des **modèles de seuil** de Jacobson et al., obtenue en introduisant deux valeurs différentes du taux d'augmentation intrinsèque pour une faible et une forte profondeur de neige, offrait de meilleures performances en termes de critères de sélection des modèles. D'autres auteurs ont tenté d'éviter l'utilisation de seuils et ont proposé des formes fonctionnelles plus lisses pour le taux d'augmentation. Bianchi et al. (2006), par exemple, ont utilisé des modèles linéaires locaux au lieu d'un système linéaire par morceaux, tandis que Lima & Berryman (2006) ont proposé des versions non paramétriques et non linéaires du modèle dynamique en utilisant l'approche dite de **modélisation additive généralisée** (GAM) de Hastie & Tibshirani (1990). Bien que ces modèles aient fourni des informations techniques sur les limites

potentielles de l'approche suivie par Jacobson et al. (2004), aucun d'entre eux n'a modifié de manière significative les principales hypothèses biologiques de l'étude originale ni n'a été capable de reproduire la dynamique des populations pendant la phase de faible densité au cours des dix dernières années.

Dans notre article, nous suivons les lignes suggérées par Yoccoz & Gaillard (2006) et améliorons les modèles existants en intégrant les particularités du cycle de vie de l'ibex qui n'ont jamais été prises en compte dans les tentatives de modélisation précédentes, malgré leur importance écologique (Jacobson et al. 2006). Les plus évidentes d'entre elles sont le **dimorphisme sexuel** et la **structure par âge**. Nous comparons également les modèles de seuil de Jacobson et al. (2004) et Corani & Gatto (2007) avec des modèles différentiables (ci-après appelés modèles continus) dans lesquels nous utilisons des approximations polynomiales du second ordre de formes fonctionnelles non linéaires inconnues. Les effets du **sexe** et de **l'âge** sont très marqués chez le bouquetin Alpin et doivent être pris en compte pour comprendre comment la densité et les facteurs environnementaux peuvent influencer les différentes composantes de la valeur sélective des populations de bouquetins (Gaillard et al. 1998, 2000). En fonction de leur sexe et de leur âge, les animaux vivent dans des groupes spatialement séparés, utilisant différents types d'habitats.

Les mâles et les femelles ne se rejoignent généralement que pendant la courte saison de reproduction, de mi-novembre à mi-janvier (Nievergelt 1974). Les petits vivent avec leur mère pendant leur première année de vie, tandis que les mâles d'un an quittent progressivement les groupes de femelles et forment des groupes de célibataires (âgés de 2 à 3 ans) qui rejoignent les mâles adultes (Villaret & Bon 1995). Le recrutement et la survie des juvéniles sont généralement considérés comme plus sensibles à la densité et à la variabilité environnementale que la survie des adultes. Chez les adultes, la survie des femelles est plus élevée et mieux protégée contre les facteurs limitants que celle des mâles (Gaillard et al. 1998, Toïgo & Gaillard 2003, Toïgo et al. 2007), bien que la différence soit peut-être moins marquée chez les bouquetins que chez d'autres grands mammifères (Toïgo et al. 1997). Étant donné que les mâles et les femelles (avec leurs petits) sont presque toujours séparés spatialement, il est raisonnable d'imaginer que la compétition intraspécifique ne peut impliquer que des membres du même sexe. Dans notre travail actuel, cette hypothèse est opposée à l'hypothèse alternative selon laquelle la compétition intraspécifique se produit entre tous les individus de la population.

Des données sur les petits, les yearlings, les mâles adultes et les femelles adultes sont disponibles, mais elles n'ont jamais été utilisées pour formuler des **modèles de population structurés** (Annexe E de Jacobson et al. 2004). Nous comblons ici cette lacune et utilisons ces informations détaillées pour construire des modèles de variation démographique chez les petits et les adultes (mâles et femelles) et de réussite du sevrage. Ces modèles structurés par sexe et par âge permettent non seulement de projeter dans le temps la démographie de compartiments spécifiques de la population, mais aussi de révéler les processus démographiques **les plus influencés** par des facteurs biotiques (par exemple, la densité de population) ou abiotiques (neige).

## MATERIEL et METHODES

### Population et données

Le GPNP est situé dans les Alpes Italiennes du nord-ouest (45°25'N, 7°34'E). Les gardes forestiers du GPNP effectuent **deux recensements** des bouquetins chaque année, l'un à la fin du printemps et l'autre à l'automne. Ils comptent la population en parcourant des itinéraires établis. Les chiffres obtenus lors des deux recensements sont très corrélés (von Hardenberg et al. 2000) ; **en outre**, le recensement d'automne inclut tous les nouveau-nés de l'été (à l'exception des cas de mortalité néonatale). Nous avons donc utilisé les chiffres du recensement d'automne pour notre analyse. Les détails des techniques de recensement utilisées pour obtenir les données sont fournis dans l'annexe A de Jacobson et al. (2004). Dans la même annexe, sur la base de la corrélation entre les deux séries de recensements, les auteurs suggèrent que les recensements sont fiables.

La **répétition** des recensements au cours de la même année, ainsi que l'identification des valeurs aberrantes, ont été suggérées par Largo et al. (2008) comme méthodologie pour rendre les recensements de bouquetins plus fiables et éviter de sous-estimer considérablement la taille de la population. Largo et al. (2008) définissent les données des années dont le taux de croissance est supérieur à 1,35 comme des « valeurs aberrantes évidentes ». Dans le cas du GPNP, cette valeur n'a jamais été dépassée. **Néanmoins**, les taux de croissance minimum et maximum ont été enregistrés au cours de deux années consécutives, en 1976 ($N_{1977}/N_{1976}$ = 0,64, $N_t$ étant la densité de population automnale de l'année t) et en 1977 ($N_{1978}/N_{1977}$ = 1,28). Les comptages de 1977 sont donc susceptibles de constituer une sous-estimation notable de la taille réelle de la population. Nous avons donc comparé ces valeurs de taux de croissance avec celles obtenues à partir des dénombrements printaniers de l'année t ($N_t^{spr}$), qui sont $N_{1977}^{spr}$ et $N_{1976}^{spr}$ en 1976 = 0,61 et $N_{1978}^{spr}$ et $N_{1976}^{spr}$ = 1,25 en 1977. Les valeurs du taux de croissance sont donc comparables à partir des deux différents dénombrements, et nous avons donc décidé d'inclure les données de 1977 dans l'analyse. **De plus**, 1976 a été l'année caractérisée par la plus grande profondeur de neige de la série chronologique, de sorte qu'un taux de croissance très faible n'était pas surprenant.

Les données sur la population de bouquetins dans le GPNP sont disponibles de 1956 à aujourd'hui et constituent l'une des plus longues séries chronologiques continues existantes au monde sur le dénombrement des ongulés de montagne. **En outre**, les données sont structurées par classes d'âge et de sexe, que nous appellerons ci-après « **compartiments de population** » pour plus de clarté. La Figure 1A montre le nombre total de bouquetins (recensés en automne), tandis que la Figure 1 B présente le nombre de bouquetins dans chacune des quatre classes de population : chevreaux (0-1 an), yearlings (1-2 ans), femelles adultes (> 2 ans) et mâles adultes (> 2 ans).

La Figure 1A indique la profondeur moyenne de la neige en hiver ($S_t$) mesurée à la station météorologique IREN ENERGIA du lac Serru (45'16'N, 7'8'E, 2 240 m d'altitude), calculée comme la moyenne de novembre de l'année t à mai de l'année t + 1. Dans les **modèles de seuil** de Jacobson et al. (2004), la valeur critique de $\bar{S}$ = 154 cm est choisie comme étant la moyenne plus la moitié de l'écart type de la série chronologique des données sur la neige pour la période 1961-2000.
De 1961 à 1982, le nombre total de bouquetins dans le GNP a fluctué autour d'une **valeur moyenne** d'environ 3 300 individus. **Ensuite**, une tendance temporelle intéressante est clairement apparue : l'abondance totale a connu une **augmentation rapide** (passant

d'environ 3 250 individus en 1982 à près de 5 000 en 1993), puis une **forte diminution**, avec seulement environ 2 700 bouquetins survivants en 2008. Cette variation unimodale de la taille de la population s'est produite dans le cadre d'une tendance monotone à la baisse de l'épaisseur de la neige, ce qui suggère que l'interaction entre les conditions climatiques et le nombre d'individus n'est pas aussi simple qu'on pourrait le penser.

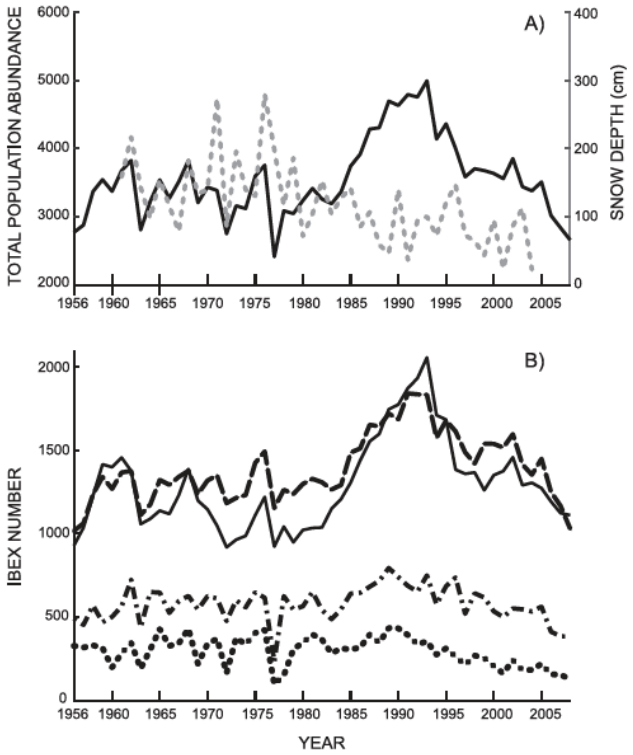


**Figure 1.** Données disponibles pour le bouquetin des Alpes dans le GPNP. **A**) Comptage automnal de l'abondance totale de la population (ligne continue, axe de gauche) et profondeur moyenne de la neige en hiver $S_t$ (ligne pointillée, axe de droite) estimée à la station Serrù comme moyenne de novembre de l'année t à mai de l'année t + 1. **B**) Nombre de bouquetins dans les quatre compartiments de la population : mâles adultes (ligne continue), femelles adultes (ligne pointillée), jeunes d'un an (ligne en pointillés) et petits (ligne en pointillés-traits)

## Modèles non structurés et structurés selon le sexe et l'âge

L'utilisation de seuils (voir Jacobson et al. 2004, Corani & Gatto 2007) représente une forme de **non-linéarité** dans le modèle de croissance démographique. Nous avons souhaité étendre cette approche afin de mieux saisir les non-linéarités du système. À cette fin, nous avons considéré des **modèles continus** qui intègrent tous les termes quadratiques dans les variables explicatives. Dans sa forme complète, un modèle de ce type a l'expression polynomiale

$$\log\left(\frac{N_{t+1}}{N_t}\right) = \beta_0 + \beta_1 N_t + \beta_2 S_t + \beta_3 S_t N_t + \beta_4 S_t^2 + \beta_5 N_t^2 + \rho_t \qquad (1),$$

où $N_t$ est la densité totale de la population, $S_t$ est la profondeur moyenne de la neige en hiver et $\rho_t$ est un facteur stochastique représentant le bruit environnemental et les processus non modélisés. Dans les modèles précédents, les paramètres $\beta 4$ et $\beta 5$ étaient fixés à zéro. Les modèles continus de ce type peuvent être considérés comme une expansion de Taylor du second ordre d'un modèle plus général $\log(N_{t+1}/N_t) = f(N_t, S_t)$ autour de la densité moyenne des bouquetins et de la profondeur moyenne de la neige.

La **deuxième** extension formulée ici est l'introduction d'une structure par sexe et d'une structure simplifiée par âge. Comme les comptages d'adultes n'ont pas été répartis en classes d'âge annuelles, les modèles que nous proposons ne sont pas entièrement structurés par âge ; ils constituent toutefois une première tentative d'approche ascendante de la démographie des bouquetins évoquée par Jacobson et al. (2006) et Yoccoz & Gaillard (2006). Selon les données de recensement présentées dans la Figure 1, chaque année t, la population a été divisée en quatre compartiments : les cabris $K_t$, les jeunes d'un an $Y_t$, les mâles adultes $M_t$ et les femelles adultes $F_t$. Les classes juvéniles $K_t$ et $Y_t$ comprenaient les animaux des deux sexes qui n'étaient pas encore reproducteurs. À l'année t, le taux de variation démographique des cabris ($\sigma_{k,t}$), des mâles (jeunes d'un an et adultes, $\sigma_{M,t}$) et des femelles (jeunes d'un an et adultes, $\sigma_{F,t}$), ainsi que le succès du sevrage $W_t$ ont été définis comme

$$\sigma_{K,t} = \frac{Y_{t+1}}{K_t}$$

$$\sigma_{M,t} = \frac{M_{t+1}}{M_t + \frac{1}{2}Y_t}$$

$$\sigma_{F,t} = \frac{F_{t+1}}{F_t + \frac{1}{2}Y_t}$$

$$w_t = \frac{K_{t+1}}{F_{t+1}} \qquad (2).$$

Les définitions des taux de variation démographique $\sigma_{M,t}$ et $\sigma_{F,t}$ impliquent implicitement l'hypothèse d'un rapport des sexes équilibré à la naissance et d'une absence de distorsion du rapport chez les juvéniles (cabris et jeunes d'un an). Pour le réalisme de ces hypothèses, voir Stüwe & Grodinsky (1987) et Toïgo et al. (1997).

En utilisant la même approche que celle présentée ci-dessus pour les modèles non structurés, des modèles structurés ont été définis à partir de relations non linéaires entre les logarithmes des taux (2) et deux covariables : la profondeur moyenne de la neige $S_t$ et la densité $D_{c,t}$ des animaux pertinents pour la compétition intraspécifique au sein de chaque compartiment C (voir ci-dessous). Comme dans le cas non structuré, ces relations non linéaires peuvent être continues, c'est-à-dire

$$\log(\sigma_{C,t}) = \beta_{0,C} + \beta_{1,C}D_{C,t} + \beta_{2,C}S_t + \beta_{3,C}S_tD_{C,t} + \beta_{4,C}S_t^2 + \beta_{5,C}D_{C,t}^2 + \rho_{C,t} \qquad (3)$$

with C equal to K, F or M, and

$$\log(w_t) = \beta_{0,w} + \beta_{1,w}D_{w,t} + \beta_{2,w}S_t + \beta_{3,w}S_tD_{w,t} + \beta_{4,w}S_t^2 + \beta_{5,w}D_{w,t}^2 + \rho_{w,t} \qquad (4)$$

où, alternativement, elles peuvent être discontinues. Dans ce dernier cas, elles contiennent moins de termes ($\beta 4 = \beta 5 = 0$), mais les paramètres $\beta_0$, $\beta_1$, $\beta_2$ et $\beta_3$ peuvent prendre des valeurs différentes selon les années caractérisées par des profondeurs de neige supérieures ou inférieures au seuil critique $\bar{S}$.

Outre leur courte saison de reproduction, les bouquetins Alpins vivent en groupes séparés spatialement par âge et/ou par sexe (Villaret et al. 1997). **Par conséquent**, en plus de tenir compte de la dépendance à la densité totale $D_{C,t} = D_{W,t} = N_t$ nous avons également considéré

le cas de la dépendance à la densité séparée selon le sexe. **Bien que** tous les mâles d'un an ne quittent pas leur mère, nous avons retenu l'hypothèse simple de deux groupes distincts, l'un composé de « mâles » (mâles adultes et mâles d'un an) et l'autre de « femelles » (mères avec tous leurs petits et femelles d'un an). Pour les équations 3 et 4 ci-dessus, cela se traduit par la prise en compte de $D_{W,t} = D_{Ft} = D_{k,t} = F_t, + K_t + K_t/2$ et $D_{m,t} = M_t + Y_t/2$. Notez que l'équation 4 est dynamique, en ce sens que le succès du sevrage au printemps de l'année t + 1 dépend de l'état de la population à l'automne de l'année t et de la profondeur moyenne de la neige pendant l'hiver entre l'année t et l'année t + 1. En fait, les conditions météorologiques et la densité de population de l'année précédant les naissances peuvent bien décrire l'état physiologique des mères pendant la période de reproduction (voir « l'hypothèse du robinet » dans Grøtan et al. 2008).

**Critères de sélection des modèles**

Le nombre de modèles candidats issus du schéma présenté dans la section précédente était énorme. **En fait**, nous avons défini deux familles de modèles : les modèles non structurés et les modèles structurés selon le sexe et l'âge. Chaque modèle non structuré était entièrement caractérisé par la fonction reliant le taux de croissance total de la population ($\log(N_{t+1}/N_t)$) aux différentes covariables. Chaque modèle structuré nécessitait en revanche la description mathématique de quatre quantités démographiques ($\log(\sigma_{K,t})$, $\log(\sigma_{M,t})$, $\log(\sigma_{F,t})$ et $\log(W_{,t})$) pouvant être liées soit à la densité de l'ensemble de la population (pas de ségrégation spatiale), soit à la densité spécifique au compartiment des « mâles » ou des « femelles », comme défini dans la section précédente (ségrégation spatiale).

Chacun des taux ci-dessus pouvait être lié aux covariables soit par une formulation continue (comme dans les équations 1, 3 et 4), soit par une formulation à seuil. Indépendamment de la formulation choisie, les modèles candidats comprenaient toutes les combinaisons possibles obtenues à partir de la formulation la plus complexe dans laquelle un ou plusieurs termes avaient été supprimés, à l'exception du terme constant $\beta_0$ Une combinatoire simple a révélé qu'il existait 32 formulations continues et huit formulations seuil pour la suite de modèles non structurés. Pour le cas structuré, en raison des deux hypothèses différentes sur la dépendance à la densité (avec ou sans ségrégation spatiale) et compte tenu du fait que certains modèles dépendent uniquement de la neige, nous avons obtenu un total de 74 modèles candidats potentiels pour chacun des quatre paramètres démographiques.

Pour nous orienter dans cet espace dimensionnel très vaste de candidats, nous avons utilisé des techniques standard de sélection de modèles : le critère d'information d'Akaike de second ordre (AIC*c* ; voir Sugiura 1978), le critère d'information bayésien (BIC ; voir Schwarz 1978) et un critère basé sur la minimisation du risque structurel (SRM ; voir Cherkassky et al. 1999). Expliquer en détail la logique et la méthodologie qui sous-tendent chacun des critères ci-dessus dépasse le cadre de notre étude ; le lecteur intéressé peut se reporter à Burnham & Anderson (2002) pour l'$AIC_c$ et le BIC, et à Corani & Gatto (2007) pour le SRM. Il suffit ici de mentionner que tous les critères utilisés sont adaptés à l'analyse de séries de données temporelles courtes, comme c'est le cas pour la plupart des séries chronologiques démographiques telles que le dénombrement des bouquetins dans le GPNP. Pour chaque méthode de sélection, le « meilleur » modèle est celui qui minimise la valeur du critère. Nous avons utilisé plusieurs critères plutôt qu'une méthode de sélection unique, car leurs

différentes façons de prendre en compte la parcimonie des modèles peuvent produire une différence dans les résultats qui mérite d'être étudiée.

**En général**, la sélection de modèles ne permet pas d'obtenir un modèle gagnant, mais un ensemble hiérarchisé de modèles optimaux. Le nombre de ces modèles optimaux varie selon les critères et n'est pas connu a priori. Pour l'$AIC_c$, Richards (2005) suggère par exemple d'inclure dans l'ensemble des modèles optimaux les candidats dont l'$AIC_c$ diffère de la valeur minimale de < 4. Le plus parcimonieux de ces modèles (c'est-à-dire celui qui comporte le moins de paramètres) peut être choisi comme la meilleure option, mais d'autres choix au sein de cet ensemble sont également possibles. Pour le BIC, une règle de sélection similaire est disponible ($\Delta BIC < 2$ ; Raftery 1995), tandis qu'à ce jour, aucune règle n'a été proposée pour le critère SRM. Nous avons ici utilisé un seuil de coupure assez arbitraire et sélectionné comme modèles optimaux ceux dont les SRMs différaient de moins de 6% du minimum ($SRM_{best}$). Dans notre étude, nous avons donc qualifié de meilleurs modèles ceux qui présentaient le plus petit nombre de paramètres estimés parmi les modèles qui remplissaient toutes ces conditions : $\Delta AIC_c < 4$, $\Delta BIC < 2$ et $SRM < 1{,}06SRM_{best}$. En principe, il est possible qu'aucun modèle ne satisfasse simultanément aux trois conditions, mais cela n'a pas été le cas dans notre étude. Pour les meilleurs modèles, nous avons également calculé le $R^2$ ajusté.

**Performances des modèles**

Pour évaluer les erreurs d'estimation des paramètres, nous avons utilisé la méthode bootstrap (Efron 1979). La méthode bootstrap fournit une estimation non biaisée de chaque paramètre (mais voir les mises en garde dans Efron et al. 1993) et une estimation de leurs variances. Les statistiques présentées à l'Annexe I ont été obtenues en calibrant les valeurs des paramètres sur 1 000 échantillons bootstrap, chacun composé de n valeurs de données tirées avec remplacement de l'ensemble de données original de taille n.

Afin d'évaluer la capacité prédictive des meilleurs modèles sur des échelles de temps plus longues, nous avons répété les mêmes expériences de réglage des paramètres et de simulation que celles réalisées par Jacobson et al. (2004). Afin de comparer nos résultats avec les leurs, nous avons recalibré tous les paramètres des modèles sélectionnés en utilisant uniquement les 20 premières années de données (1961-1980). Ensuite, sur la base de ce recalibrage, nous avons simulé les tendances de la population de bouquetins jusqu'en 2005 à l'aide de modèles non structurés et structurés.

La simulation des tendances démographiques après 1980 à l'aide des modèles non structurés a été assez simple, car il suffisait d'initialiser les systèmes avec les Nos et d'utiliser les séries de profondeur de neige $S_{1981}$, $S_{1982}$, ..., $S_{2004}$ comme données d'entrée.

La prédiction de l'abondance totale de la population à l'aide de modèles structurés était plus fastidieuse, car les différents taux de variations démographiques et le succès du sevrage des modèles structurés devaient être agrégés dans un modèle global.
Le principal avantage des **modèles structurés** est de fournir des informations sur le rôle joué par les covariables dans chaque processus démographique spécifique (c'est-à-dire les taux de variation démographique des adultes, les taux de variation démographique des petits,

le succès du sevrage). **En outre**, les modèles structurés peuvent être utilisés pour comprendre si les simulations d'un compartiment particulier de la population s'écartent significativement plus des données que d'autres, mettant ainsi en évidence les maillons faibles de la chaîne dans le modèle global. Afin d'étudier spécifiquement ce point, nous avons effectué des simulations supplémentaires avec des modèles globaux dans lesquels une partie des variables d'état ont été calculées à l'aide des équations du modèle, tandis que d'autres ont été directement assimilées aux données. **Plus précisément**, nous avons prédit le nombre de mâles et de femelles adultes à partir du nombre de jeunes d'un an à l'aide des équations suivantes

$$\hat{M}_{t+1} = \left(\hat{M}_t + \frac{Y_t}{2}\right)\hat{\sigma}_{M,t}$$

$$\hat{F}_{t+1} = \left(\hat{F}_t + \frac{Y_t}{2}\right)\hat{\sigma}_{F,t} \qquad (5),$$

où $Y_t$ est le nombre mesuré de jeunes d'un an au cours de l'année t, tandis que $\hat{M}$ et $\hat{F}$ sont les nombres de mâles et de femelles adultes prédits par le modèle, respectivement, et $\hat{\sigma}_{M,t}$ et $\hat{\sigma}_{F,t}$ sont les meilleurs taux estimés de variations démographiques. **De même**, nous avons prédit le nombre de petits à partir du nombre de mères et le nombre de jeunes d'un an à partir du nombre de petits à l'aide de l'équation suivante

$$\hat{K}_t = F_t\hat{w}_t$$

$$\hat{Y}_{t+1} = K_t\hat{\sigma}_{K,t}, \qquad (6),$$

où $\hat{W}_t$ et $\hat{\sigma}_{K,t}$ sont les meilleures estimations du taux de sevrage et du taux de variation démographique des cabris, respectivement.

L'abondance totale estimée de la population $\hat{N}_t$ peut être obtenue en additionnant simplement les abondances de tous les compartiments. Une comparaison directe entre les prévisions à long terme obtenues à partir de modèles structurés et non structurés a alors été possible. Comme indice de la capacité prédictive, nous avons utilisé l'erreur quadratique moyenne entre N et Ni

$$RMSE_N = \sqrt{\frac{\sum_{t=1982}^{2005}(N_t - \hat{N}_t)^2}{2005 - 1981}} \qquad (7).$$

Afin de mieux évaluer les performances des différents modèles tout au long de la période de simulation, il était également pratique de définir l'erreur quadratique moyenne entre le début de la simulation (année 1981) et l'année k, c'est-à-dire

$$RMSE_N(k) = \sqrt{\frac{\sum_{t=1982}^{2005}(N_t - \hat{N}_t)^2}{k - 1981}} \qquad (8).$$

## RESULTATS

### Prévisions

En utilisant les critères de sélection décrits dans la section précédente, nous avons obtenu les meilleurs modèles présentés dans le Tableau 1. Au sein de la famille des modèles non

structurés, les deux systèmes sélectionnés sont tous deux discontinus, ce qui correspond aux conclusions initiales de Jacobson et al. (2004). NT1 inclut une dépendance pure à la densité et le terme d'interaction $S_tN_t$, tandis que NT2 inclut une dépendance pure à la neige et le terme d'interaction. Ce dernier modèle a la même structure que le modèle sélectionné par Corani & Gatto (2007). Il est intéressant de noter que l'inclusion de termes d'ordre supérieur dans les systèmes continus (équation 1) pour le taux de croissance total n'a pas amélioré les performances des modèles non structurés.

**Tableau 1.** Les meilleurs modèles selon les critères de sélection SRM, BIC et AICc, comme expliqué dans le texte principal. La première lettre de l'identifiant du modèle indique s'il s'agit d'une modélisation non structurée (N) ou structurée : femelles (F), mâles (M) et taux de variation démographique (K) ou taux de sevrage (W). La deuxième lettre de l'identifiant du modèle est T pour les formulations à seuil ou C pour les formulations continues. $D_t$ est le compartiment pris en compte pour la dépendance à la densité : « all » indique la densité totale de la population (c'est-à-dire $D_t = N_t$), « females » indique $D_t = F_t + K_t + Y_t/2$, tandis que « males » indique $D_t = M_t + Y_t/2$. p est le nombre de paramètres libres du modèle (sans inclure la variance), tandis que le symbole « x » indique l'inclusion du terme polynomial correspondant dans les meilleurs modèles. La colonne $\hat{R}^2$ contient le $R^2$ ajusté en tenant compte des degrés de liberté du modèle selon la formule $\hat{R}^2 = 1 - (SSE(n - 1)/SST(n - p - 1))$, où n est le nombre de données d'étalonnage, SSE est la somme des erreurs de prédiction au carré et SST est la somme totale des carrés. Tous les indicateurs de performance du modèle sont calculés sur l'ensemble des données. Pour tous les critères de sélection indiqués dans la colonne correspondante, l'indicateur correspondant doit être minimal

| Model ID | Rate | $D_t$ | p | $\beta_1(D_t)$ | $\beta_2(S_t)$ | $\beta_3(S_t D_t)$ | $\beta_4(S_t^2)$ | SRM | BIC | $AIC_c$ | $\hat{R}^2$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| NT1 | $\log\left(\frac{N_t+1}{N_t}\right)$ | all | 6 | x | - | x | - | 0.0108 | -221.8 | -231.2 | 0.73 |
| NT2 | $\log\left(\frac{N_t+1}{N_t}\right)$ | all | 6 | - | x | x | - | 0.0104 | -223.5 | -232.9 | 0.74 |
| FT1 | $\log(\sigma_F)$ | females | 6 | x | x | - | - | 0.0075 | -237.6 | -247.0 | 0.65 |
| FT2 | $\log(\sigma_F)$ | females | 6 | x | - | x | - | 0.0075 | -237.5 | -246.9 | 0.65 |
| MT | $\log(\sigma_M)$ | males | 4 | - | - | x | - | 0.0113 | -217.8 | -225.2 | 0.54 |
| KC1 | $\log(\sigma_K)$ | females | 4 | - | x | x | x | 0.1167 | -115.2 | -122.5 | 0.52 |
| KC2 | $\log(\sigma_K)$ | all | 4 | - | x | x | x | 0.1159 | -115.5 | -122.8 | 0.53 |
| WC | log(w) | females | 4 | - | x | x | x | 0.0285 | -177.2 | -184.6 | 0.48 |

L'analyse des modèles structurés a révélé une image plus complexe. **Tout d'abord**, nous avons remarqué que l'ensemble des meilleurs modèles parmi la myriade de candidats potentiels était en fait très restreint (voir Tableau 1). Le plus intéressant était le fait que les meilleurs modèles dépendants de la densité sélectionnés par notre procédure avaient tendance à être ceux avec une ségrégation spatiale, c'est-à-dire que la dynamique des « mâles » était davantage influencée par les « mâles » que par l'ensemble de la population, et il en allait de même pour les « femelles ». La seule exception concernait le taux de variation démographique des cabris, pour lequel un modèle intégrant l'hypothèse de ségrégation (KC1, dans lequel $D_t$ = « femelles ») et un modèle excluant la ségrégation (KC2, dans lequel $D_t$ = densité totale de la population) ont tous deux passé la sélection. Quant au taux de variation démographique des mâles, trois modèles qui n'intégraient pas l'hypothèse de ségrégation spatiale satisfaisaient également au critère A décrit ci-dessus, mais ont été exclus car ils n'étaient pas aussi parcimonieux que les autres. Alors que deux modèles alternatifs ont été sélectionnés pour les femelles et les cabris, le taux de variation démographique des mâles et le succès du sevrage ont donné lieu à une formulation fonctionnelle unique.

Pour les modèles structurés, il n'y avait pas de prévalence systématique des formulations à seuil par rapport aux formulations continues. **Plus précisément**, alors que les modèles à seuil sont les meilleurs pour les compartiments adultes (taux de variation démographique des mâles et des femelles), les modèles continus ont été sélectionnés pour la démographie des petits et le succès du sevrage.

Ceux-ci comprenaient les termes linéaires et quadratiques dans la profondeur de neige $S_t$ et le terme d'interaction $D_tS_t$. Un examen plus approfondi des signes des meilleures estimations des valeurs des paramètres (voir Annexe I, tableaux 6, 7 et 8) a révélé que les coefficients $\beta 2$ multipliant $S_t$ étaient positifs, tandis que les coefficients $\beta 4$ multipliant $S_t^2$ étaient négatifs, ce qui indique que la démographie des cabris et le succès du sevrage présentaient une dépendance non monotone à l'égard de la profondeur de neige (Figure 2). **Cela suggère** que les années caractérisées par une profondeur de neige particulièrement faible peuvent être préjudiciables aux compartiments juvéniles du bouquetin des Alpes, un résultat qui correspond à la baisse récemment observée des taux correspondants (voir von Hardenberg et al. 2009).

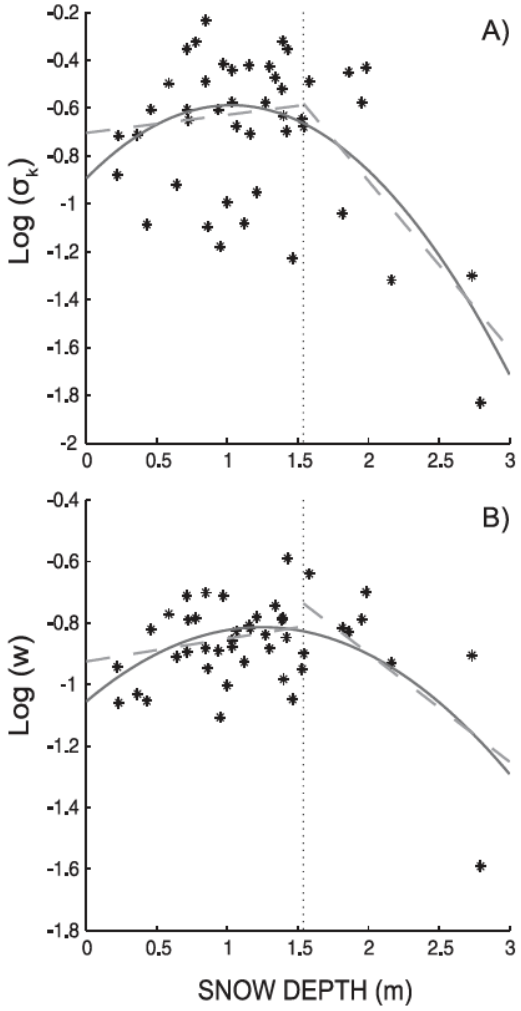


**Figure 2.** Modèles de variation démographique du taux de natalité (**A**) et de réussite du sevrage (**B**) en fonction de la profondeur de neige, où les astérisques indiquent les données et la ligne verticale en pointillés correspond à la valeur seuil de neige de 154 cm. La ligne continue montre l'ajustement des modèles KC1 (**A**, les identifiants des modèles sont indiqués dans le Tableau 1) et WC (**B**), tandis que les lignes en pointillés correspondent aux modèles de seuil optimal. Comme tous les modèles incluaient à la fois la profondeur de neige et l'interaction entre la profondeur et la densité de la neige, les courbes ont été calculées à partir de la valeur moyenne de la densité de population sur l'ensemble de la période étudiée

En termes de $R^2$ ajusté, les meilleures performances ont été obtenues par les modèles pour la population totale et pour le taux de variation démographique des femelles, tandis que les modèles pour la démographie des mâles et des cabris et le succès du sevrage ont montré une moins bonne adéquation avec les données.

La plupart des coefficients de variation des paramètres estimés, tels qu'indiqués à l'Annexe I (Tableaux 1 à 7), étaient de l'ordre de $10^{-1}$ (voir également la discussion), ce qui montre que

les meilleurs ajustements étaient plutôt robustes. À l'aide des distributions de paramètres bootstrappées, nous avons évalué la capacité prédictive des meilleurs modèles en cas d'incertitude sur les paramètres. Tout d'abord, nous avons effectué des prévisions à un pas, dont la distribution (5th-95$^{ème}$ centiles) a été obtenue à partir des 1 000 paramètres de l'analyse bootstrap. Le résultat est présenté à la Figure 3. Bien que tous les modèles aient été calibrés sur les données de l'ensemble de la période 1961-2004, la capacité prédictive s'est détériorée à la fin des années 1970. **En effet**, alors que les données se situaient dans la fourchette de prédiction pendant la première partie de la série chronologique, les écarts entre les prédictions et les données sont devenus plus fréquents après le début des années 1980. Le décalage était particulièrement évident dans le cas du taux de variation démographique des enfants.

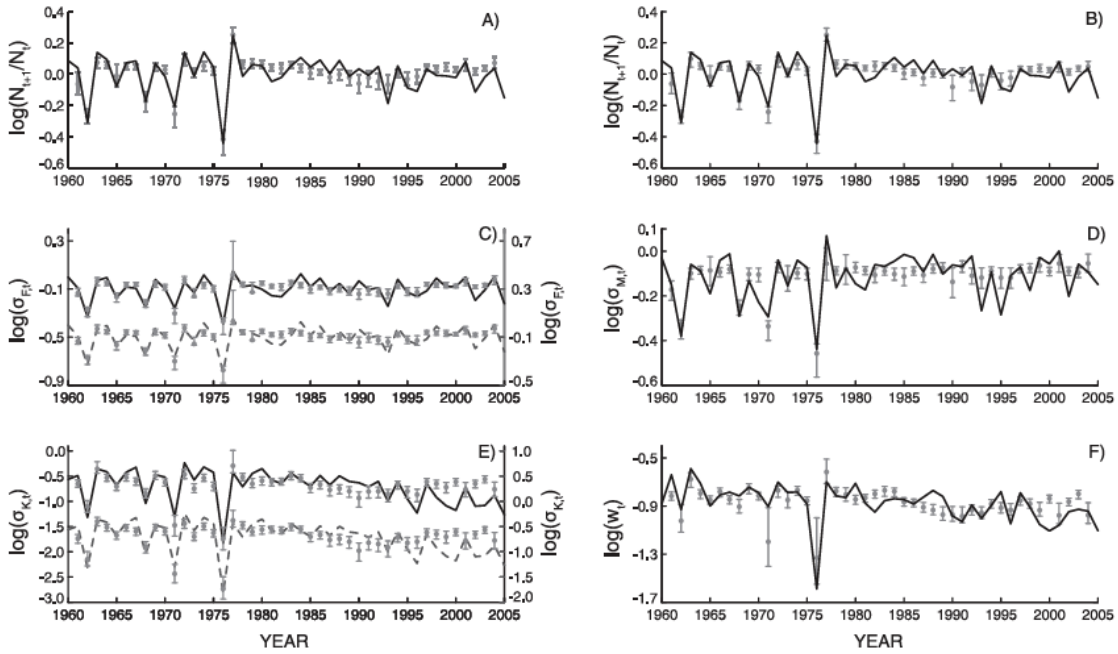


**Figure 3**. Plages de prédiction à un pas des meilleurs modèles (5$^{ème}$ à 95$^{ème}$ centiles et moyenne ; barres grises) par rapport au logarithme des taux vitaux observés (reliés par des lignes noires continues ou grises en pointillés). Les paramètres, dont les valeurs et les statistiques figurent dans les tableaux de l'Annexe I, ont été calibrés à l'aide de 1 000 échantillons bootstrap tirés des données couvrant toute la période. La figure montre les taux de croissance annuels totaux prédits par les modèles non structurés NT1 (**A**) et NT2 (**B**) et les résultats des modèles structurés : **C**) taux de variation démographique des femelles prédit par le modèle FTI (axe gauche, ligne noire continue) et FT2 (axe droit, ligne grise en pointillés), **D**) taux de variation démographique des mâles (modèle MT), **E**) taux de variation démographique des petits prédit par le modèle KCI (axe gauche, ligne noire continue) et KC2 (axe droit, ligne grise en pointillés) et **F**) succès de sevrage (WC). La structure de chaque modèle est résumée dans le Tableau 1

## Simulations à long terme

Après avoir sélectionné deux meilleurs modèles pour les taux de variation démographique des femelles et des petits et un meilleur modèle pour les autres taux, nous avons obtenu quatre modèles globaux structurés, à savoir STR1 (composé des modèles MT, FT1, KC1 et WC), STR2 (MT, FT2, KCI et WC), STR3 (MT, FT1, KC2 et WC) et STR4 (MT, FT2, KC2 et WC). Comme pour les modèles non structurés, la condition initiale a été considérée comme connue ($\hat{X}_{1981} = X_{1981}$ pour tous les X) ainsi que la série chronologique de la profondeur de neige $S_t$, sur toute la période de simulation (de 1981 à 2004). La Figure 4 montre les distributions des valeurs (en termes d'interpercentiles 5th-95 et d'interquartiles

25-75) simulées avec les meilleurs modèles dans des conditions d'incertitude des paramètres (évaluées par bootstrap). Les graphiques révèlent que les modèles non structurés NT1 et NT2 reproduisent les tendances récentes de manière assez similaire. La principale différence réside dans le fait que le modèle NT2 présente davantage d'oscillations que le modèle NT1. En termes de $RMSE_N$, les performances des deux modèles non structurés sont comparables (RMSE~ = 506 pour NT1 et 531 pour NT2) et nettement supérieures à celles du modèle de Jacobson et al. (2004 ; $RMSE_N$ = 852), qui n'inclut pas la double estimation de $\beta_0$.

Les modèles globaux structurés n'ont pas donné de meilleurs résultats qualitatifs que le modèle non structuré, ni apporté d'améliorations quantitatives significatives (RMSE~ = 577 pour STRI, 570 pour STR2, 524 pour STR3 et 520 pour STR4). Comme dans le cas des modèles non structurés, les tendances simulées avec les modèles structurés ont sous-estimé le pic et surestimé les abondances des dernières années (voir Figure 4).

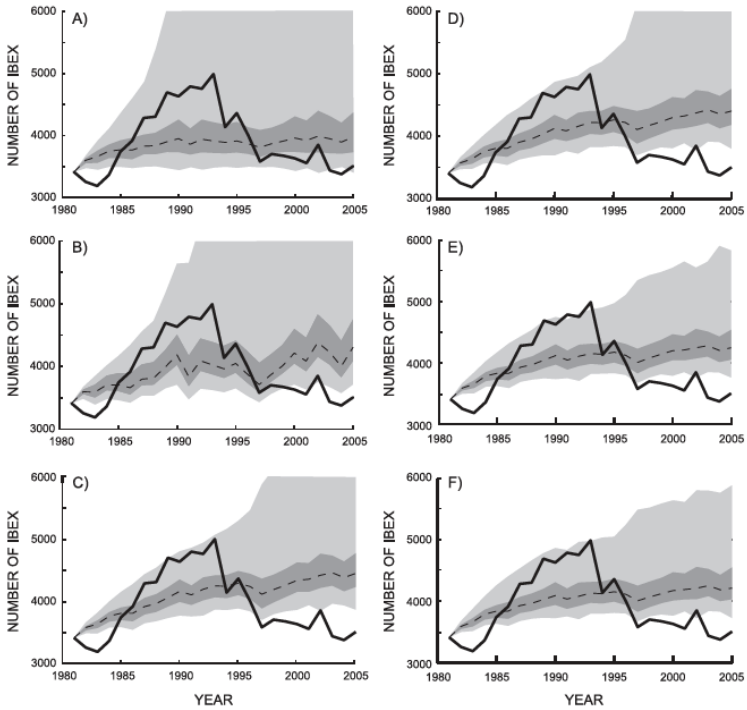


Figure 4. Plages de simulation pour la dynamique après 1980 du nombre total de bouquetins obtenues avec les modèles non structurés NT1 (**A**) et NT2 (**B**), et avec les modèles globaux STRI (**C**), STRZ (**D**), STR3 (**E**) et STR4 (**F**). Les valeurs des paramètres ont été calibrées à l'aide de 1 000 échantillons bootstrap sur les 20 premières années de données. Les zones en gris foncé comprennent les percentiles 25 à 75, tandis que les zones en gris clair correspondent à la fourchette 5th à 95. La ligne continue épaisse relie les données, tandis que la ligne pointillée fine correspond à la simulation de référence obtenue avec les paramètres non biaisés indiqués dans les tableaux de l'Annexe I

L'évolution temporelle de la $RMSE_N(k)$ pour les meilleurs modèles structurés et non structurés est illustrée à la Figure 5. Les modèles structurés ont donné de meilleurs résultats que les modèles non structurés en termes de $RMSE_N(k)$ pendant presque toute la période de simulation, à l'exception de la première et de la dernière année. **D'autre part**, les données récentes ont été systématiquement incluses entre les percentiles 5th et 95 de toutes les simulations obtenues avec des modèles non structurés (voir Fig. 4), ce qui n'était pas le cas pour les simulations obtenues avec des modèles structurés. **Cependant**, les modèles non structurés ont montré une très grande variabilité des prévisions à long terme, simulant des abondances irréalistes pouvant atteindre 10 000 individus ou plus.

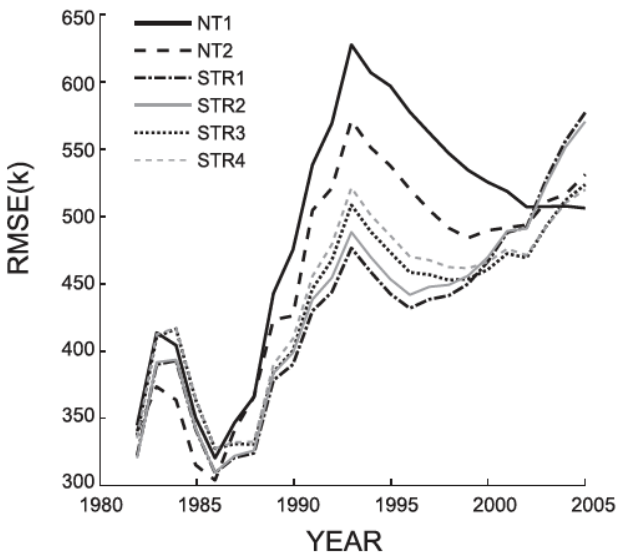


**Figure 5.** Évolution temporelle du $RMSE_N(k)$ tel que défini dans le texte principal. Toutes les valeurs des paramètres sont celles des simulations de référence de la Figure 4.

Même si les modèles structurés n'ont pas amélioré de manière significative la prévision du nombre total de populations, il a été utile d'explorer la contribution des différents compartiments à la dynamique simulée. Les nombres simulés de mâles et de femelles adultes obtenus à partir des modèles de l'équation 5, en considérant la série chronologique des juvéniles $Y_t$ comme une entrée connue, sont présentés dans la figure 6A-C. Les deux meilleurs modèles, FT1 et FT2, ont donné des résultats assez similaires et ont tous deux sous-estimé le pic de population des années 1990, mais ont assez bien reproduit la tendance à la baisse qui a suivi. Le modèle pour les mâles était plus précis que les deux modèles pour les femelles. Les observations se situaient presque toujours entre les 5$^{ème}$ et 95$^{ème}$ centiles des simulations bootstrappées pour les mâles et les femelles. Les simulations pour le compartiment des mâles adultes étaient plus variables que celles pour les femelles. Cela était prévisible, car les coefficients de variation des paramètres estimés du modèle MT étaient supérieurs à l'unité lorsque la profondeur de neige était inférieure au seuil (voir Annexe I, Tableau 5). Les données de la Figure 6D-F montrent les compartiments juvéniles des cabris et des yearlings d'un an et ont été obtenues à l'aide des équations 6. Si les données de comptage étaient souvent incluses dans la fourchette de prédiction avant et pendant le pic de population, elles étaient fréquemment inférieures au 5th centile à partir du milieu des années 1990, en particulier dans le cas des jeunes d'un an.

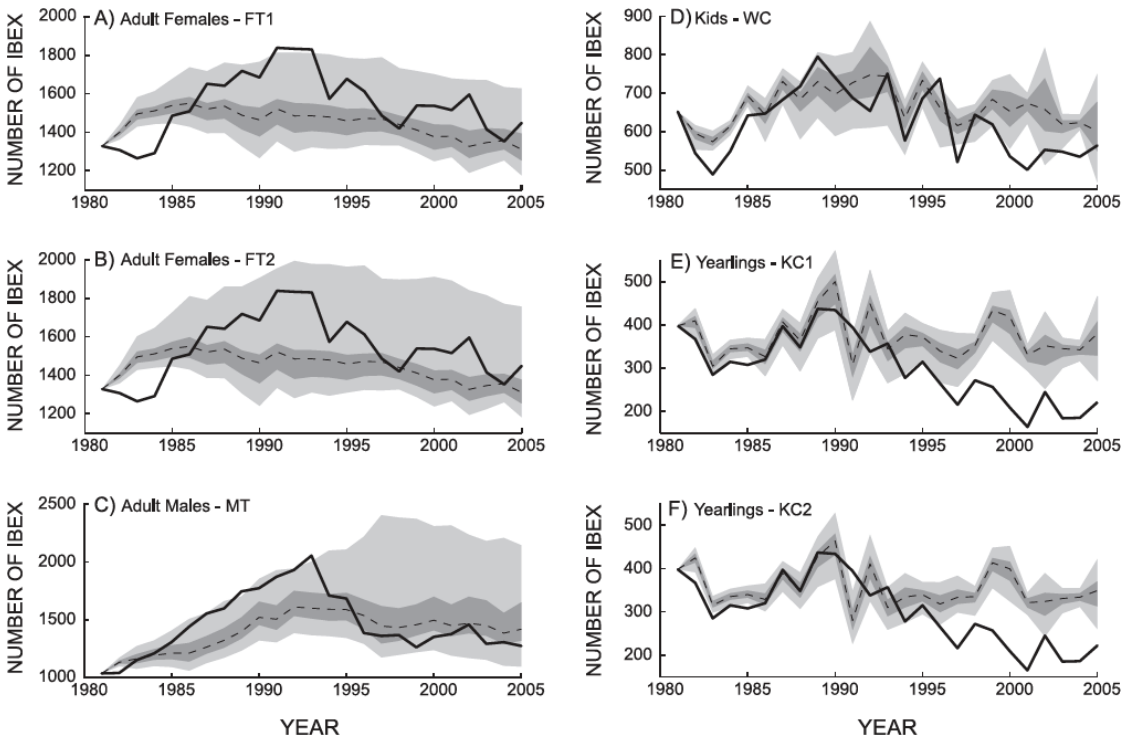


**Figure 6.** Simulations pour les mâles adultes et les femelles adultes obtenues avec les modèles de l'équation 5 en utilisant la paramétrisation comme dans FT1 (**A**), FT2 (**B**) et MT (**C**), respectivement. Les enfants simulés (**D**) et les jeunes d'un an (**E** et **F**), respectivement, ont été obtenus en appliquant les modèles WC, KC1 et KC2 de l'équation 6. Les valeurs des paramètres et les types de courbes sont les mêmes que ceux de la Figure 4

## DISCUSSION et CONCLUSIONS

Les modèles proposés et analysés dans notre étude relient le taux de croissance annuel total (modèles non structurés ou taux de variation démographique et taux de sevrage réussi (modèles structurés) à la **densité** de population et à la **profondeur de la neige**. Pour les modèles non structurés, l'idée n'est pas nouvelle, mais nous avons ici pris en compte des formes fonctionnelles plus riches que celles disponibles dans la littérature. Quant à la nouvelle approche structurée en compartiments, nous avons proposé des modèles visant à inclure les facteurs les plus susceptibles d'influencer les taux de variation démographique des jeunes et des adultes et le succès du sevrage des mères.

L'hypothèse de la dépendance à la densité avec ségrégation sexuelle a presque systématiquement amélioré les performances du modèle et a été spécifiquement sélectionnée pour les taux de variation démographique des femelles et des mâles et pour le succès du sevrage. Pour les cabris, l'un des deux modèles sélectionnés était basé sur la ségrégation sexuelle, tandis que l'autre ne l'était pas. À l'exception d'un seul modèle pour la démographie des femelles adultes, tous les modèles structurés sélectionnés parmi les nombreux candidats potentiels incluaient le terme d'interaction entre la profondeur de la neige et la densité ($S_tD_t$). Ce résultat a renforcé la preuve que le climat intensifie fortement la dépendance à la densité des bouquetins dans le GPNP, conformément aux résultats de Jacobson et al. (2004). En fait, non seulement le taux de croissance annuel total, mais aussi chaque taux vital semblait dépendre de manière cruciale de l'effet combiné de la profondeur de la neige et de la densité de population.

Contrairement à ce qui s'est produit pour le taux de variation démographique des mâles et des femelles adultes, les meilleurs modèles pour les petits et le succès du sevrage étaient

continus plutôt que seuils. Ils ont également révélé qu'une valeur intermédiaire de la profondeur de neige était optimale pour les deux paramètres démographiques. Cette dépendance **non monotone** à la neige est vraisemblablement liée à différents mécanismes biologiques. Les hivers avec une forte couverture neigeuse sont néfastes pour tous les bouquetins, et en particulier pour les adultes, car la nourriture est plus rare que lors des hivers peu enneigés et il faut plus d'énergie pour se déplacer dans la neige profonde et déterrer l'herbe sèche sous la neige. Les fortes densités de bouquetins amplifient l'effet de la neige, car dans ce cas, la compétition intraspécifique devient plus intense. **En outre**, les hivers avec une forte couverture neigeuse présentent un risque plus élevé d'avalanches et donc de pertes parmi les bouquetins.

Ce mécanisme, selon lequel une forte neige hivernale a des effets négatifs sur la dynamique des bouquetins, a été discuté en détail dans Jacobson et al. (2004). Ici, **cependant**, un autre effet a été découvert. Les hivers avec très peu de neige (comme ceux des 20 dernières années) ont également été néfastes pour les bouquetins, mais cette fois-ci en raison de leurs effets sur la survie des petits et le succès du sevrage. Cela semble refléter une grande sensibilité des juvéniles au manque de neige pendant l'hiver. Pettorelli et al. (2007) ont montré que, peut-être en raison du changement climatique, le verdissement de la végétation du GPNP s'est accéléré. **En effet**, l'augmentation annuelle maximale de l'indice de végétation normalisé (NDVI), une mesure satellitaire fortement corrélée à la productivité primaire nette, semble avoir augmenté au fil du temps (Pettorelli et al. 2007). Cela pourrait entraîner une réduction de la période de disponibilité d'un fourrage de haute qualité sur une grande échelle spatiale, diminuant ainsi les possibilités pour les ongulés de montagne d'exploiter un fourrage de haute qualité. Le taux de variation démographique des cabris pourrait donc être influencé soit directement, soit indirectement par l'état des mères pendant la lactation.

Bien que les simulations obtenues avec les modèles structurés et non structurés les mieux élaborés aient montré une variabilité assez élevée dans la fourchette des valeurs des paramètres bootstrappés, les séries chronologiques réelles du nombre d'animaux n'étaient pas toujours incluses dans cette fourchette. Les simulations de référence réalisées à l'aide de paramètres non biaisés (voir Figure 4) ont montré que tous les modèles sous-estimaient le pic de population (survenu entre le milieu des années 1980 et le milieu des années 1990) et surestimaient les dénombrements récents.

Les simulations à long terme de chaque compartiment ont montré une **sous-estimation** des compartiments adultes pendant la phase de croissance du pic et une **surestimation** des compartiments juvéniles (cabris et yearlings) pendant le déclin de la population qui a commencé au milieu des années 1990. Ces résultats indiquent que les faiblesses de la modélisation des taux de variation démographique des adultes sont responsables de la sous-estimation du pic de population dans les années 1990, tandis que la surestimation de la tendance récente au déclin peut être principalement attribuée à une modélisation inadéquate du recrutement et du taux de variation démographique des cabris.

Nos résultats suggèrent que des mécanismes autres que les effets directs du climat et la densité de population pourraient influencer la dynamique des bouquetins dans le GPNP. Comme mentionné ci-dessus, la récente baisse du taux de survie des petits pourrait également être liée à l'état des pâturages. D'autres facteurs importants, mais peu étudiés, sont les

infections parasitaires et la compétition interspécifique. **En effet**, l'émergence d'infections parasitaires qui affectent gravement la démographie des ongulés a été observée dans différentes populations arctiques (Kutz et al. 2004). Ces épidémies semblent favorisées par le réchauffement climatique.

La modélisation de leurs effets sur la dynamique des populations de bouquetins est donc une piste de recherche prometteuse (voir par exemple Ferrari et al. 2010). En ce qui concerne la compétition interspécifique, on sait que les bouquetins partagent leur habitat avec les chamois *Rupicapra rupicapra* dans le GPNP. En réalité, les populations de chamois et de bouquetins ont suivi des tendances similaires jusqu'en 1993 (Picollo 2002). Après cette année-là, **cependant**, les populations de chamois sont restées à peu près constantes, tandis que celles de bouquetins ont commencé à diminuer. Il est donc intéressant d'étudier si la concurrence entre les deux espèces (documentée dans Pfeffer & Settimo 1973) pourrait être responsable du déclin des bouquetins.

**Enfin**, une avancée majeure et une solution possible aux lacunes des modèles actuellement disponibles consisteraient à formuler des modèles structurés par âge qui tiennent compte d'une subdivision plus réaliste en classes annuelles d'individus du même sexe. Des modèles à cette échelle plus fine incluraient les effets de la **sénescence** sur les taux de variation démographique des mâles et des femelles, qui ont été clairement documentés, par exemple dans une population Française de bouquetins (Toïgo et al. 2007). Comme cela a été rapporté pour d'autres espèces de grands herbivores (Gaillard et al. 2000), il est plausible que les bouquetins âgés souffrent beaucoup plus que les jeunes individus pendant les années caractérisées par des conditions environnementales particulièrement défavorables.

Les modèles compartimentés, tels que ceux proposés dans notre étude actuelle, ne peuvent pas tenir compte de la **sénescence** animale, car tous les adultes sont inclus dans la même classe, indépendamment de leur âge. Pour développer des modèles véritablement structurés par âge, on pourrait intégrer les données de recensement avec les données de capture-marquage-revue collectées sur des cohortes d'animaux marqués individuellement (actuellement en cours au GPNP) et utiliser des techniques d'inversion telles que celles basées sur l'approche du filtre de Kalman (pour un exemple sur le mouton de Soay *Ovis aries*, voir Tavecchia et al. 2009). Dans tous les cas, la longue et unique série chronologique de recensements de population au GPNP constituera à nouveau une excellente base de données empiriques pour tester différentes hypothèses sur les mécanismes à l'œuvre.

## References


Bianchi, M., Corani, G., Guariso, G. & Pinto, C. 2006: Prediction of ungulates abundance through local linear algorithms. - Environmental Modelling and Software 21: 2004-2007.

Burnham, K. & Anderson, D. 2002: Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. - Springer Verlag, New York, New York, USA, 496 pp.

Cherkassky, V., Shao, X., Mulier, F. & Vapnik, V. 1999: Model complexity control for regression using VC generalization bounds. - IEEE Transactions on Neural Networks 10(5): 1075-1089.

Corani, G. & Gatto, M. 2007: Structural risk minimization: a robust method for density-dependence detection and model selection. - Ecography 30(3): 400-416.

Efron, B. 1979: Bootstrap methods: another look at the jackknife. - The Annals of Statistics 7(1): 1-26.

Efron, B. & Tibshirani, R. 1993: An introduction to the bootstrap. - Chapman & Hall/CRC, New York, New York, USA, 436 pp.

Ferrari, N., Rosà, R., Lanfranchi, P. & Ruckstuhl, K.E. 2010: Effect of sexual segregation on host-parasite interaction: model simulation for abomasal parasite dynamics in alpine ibex (*Capra ibex*). - International Journal for Parasitology 40(11): 1285-1293.

Fischlin, A., Midgley, G.F., Price, J.J., Leemans, R., Gopal, B., Turley, C., Rounsevell, M.D.A., Dube, O.P., Tarazona, J. & Velichko, A.A. 2007: Ecosystems, their properties, goods and services. - In: Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J. & Hanson, C.E. (Eds.); Climate change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the 4th Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 211-272.

Forchhammer, M., Post, E., Stenseth, N. & Boertmann, D. 2002: Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. - Population Ecology 44: 113-120.

Gaillard, J., Festa-Bianchet, M. & Yoccoz, N. 1998: Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. - Trends in Ecology & Evolution 13(2): 58-63.

Gaillard, J., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N., Loison, A. & Toïgo, C. 2000: Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. - Annual Review of Ecology and Systematics 31: 367-393.

Gaillard, J. & Yoccoz, N. 2003: Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? - Ecology 84(12): 3294-3306.

Grøtan, V., Sæther, B-E., Filli, F. & Engen, S. 2008: Effects of climate on population fluctuations of ibex. - Global Change Biology 14(2): 218-228.

Hastie, T. & Tibshirani, R. 1990: Generalized additive models. - Chapman & Hall/CRC, New York, New York, USA, 352 pp.

Jacobson, A., Festa-Bianchet, M., Provenzale, A., von Hardenberg, A. & Bassano, B. 2006: Comment on Lima & Berryman (2006): the Alpine ibex revisited. - Climate Research 32(2): 137.

Jacobson, A., Provenzale, A., von Hardenberg, A., Bassano, B. & Festa-Bianchet, M. 2004: Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. - Ecology 85(6): 1598-1610.

Kutz, S., Hoberg, E., Nagy, J., Polley, L. & Elkin, B. 2004: "Emerging" Parasitic Infections in Arctic Ungulates. - Integrative and Comparative Biology 44(2): 109-118.

Lande, R. 1993: Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes. - Global Change Biology 142(6): 911-927.

Largo, E., Gaillard, J. & Festa-Bianchet, M. 2008: Can ground counts reliably monitor ibex *Capra ibex* populations? - Wildlife Biology 14(4): 489-499.

Lima, M. & Berryman, A. 2006: Predicting nonlinear and non-additive effects of climate: the Alpine ibex revisited. - Climate Research 32(2): 129.

Nievergelt, B. 1974: A comparison of rutting behaviour in the Ethiopian and Alpine ibex. - In: Geist, V. & Walther, F. (Eds.); The Behaviour of Ungulates and its relations to Management. IUCN Publications new series no 24, Morges, Schwitzerland, pp. 324-340.

Pettorelli, N., Pelletier, F., von Hardenberg, A., Festa-Bianchet, M. & Côté, S.D. 2007: Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. - Ecology 88(2): 381-390.

Pfeffer, P. & Settimo, R. 1973: Déplacements saisonniers et

compétition vitale entre mouflons, chamois et bouquetins dans la Réserve du Mercantour (Alpes Maritimes). - Mammalia 37(2): 203-219. (In French).

Picollo, M. 2002: Effetti della variabilitá climatica su ecosistemi alpini. - M.Sc. thesis, Facoltá di Scienze Matematiche, Fisiche e Naturali, Universitá degli studi di Torino, Torino, Italy, 149 pp. (In Italian).

Post, E., Stenseth, N., Langvatn, R. & Fromentin, J. 1997: Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. - Proceedings of the Royal Society, Series B 264: 1317-1324.

Raftery, A. 1995: Bayesian model selection in social research. - Sociological Methodology 25(1): 111-163.

Richards, S. 2005: Testing ecological theory using the information-theoretic approach: Examples and cautionary results. - Ecology 86(10): 2805-2814.

Sæther, B-E. 1997: Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. - Trends in Ecology & Evolution 12(4): 143-149.

Schwarz, G. 1978: Estimating the dimension of a model. - The Annals of Statistics 6(2): 461-464.

Stüwe, M. & Grodinsky, C. 1987: Reproductive biology of captive Alpine ibex (*Capra i. ibex*). - Zoo Biology 6(4): 331-339.

Sugiura, N. 1978: Further analysis of the data by Akaike's information criterion and the finite correction. - Communications in Statistics: Theory & Methods 7(1): 13-26.

Tavecchia, G., Besbeas, P., Coulson, T., Morgan, B. & Clutton-Brock, T. 2009: Estimating Population Size and Hidden Demographic Parameters with State-Space Modeling. - American Naturalist 173(6): 722-733.

Terzago, S., Cassardo, C., Cremonini, R. & Fratianni, S. 2010: Snow Precipitation and Snow Cover Climatic Variability for the Period 1971-2009 in the Southwestern Italian Alps: The 2008-2009 Snow Season Case Study. - Water 2(4): 773-787.

Toïgo, C. & Gaillard, J-M. 2003: Causes of sex-biased adult survival in ungulates: sexual size dimorphism, mating tactic or environment harshness? - Oikos 101(2): 376-384.

Toïgo, C., Gaillard, J-M. & Michallet, J. 1997: Adult survival pattern of the sexually dimorphic Alpine ibex (*Capra ibex ibex*). - Canadian Journal of Zoology 75(1): 75-79.

Toïgo, C., Gaillard, J-M., Festa-Bianchet, M., Largo, E., Michallet, J. & Maillard, D. 2007: Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic Alpine ibex: evidence for a conservative life-history tactic. - Journal of Animal Ecology 76(4): 679-686.

Villaret, J.C. & Bon, R. 1995: Social and spatial segregation in alpine ibex (*Capra ibex*) in Bargy, French Alps. - Ethology 101(4): 291-300.

Villaret, J., Bon, R. & Rivet, A. 1997: Sexual segregation of habitat by the alpine ibex in the French Alps. - Journal of Mammalogy 78(4): 1273-1281.

von Hardenberg, A., Bassano, B., Percacino, V., Jacobson, A., von Hardenberg, J. & Provenzale, A. 2000: Preliminary analysis of the temporal variability of the Alpine ibex population in the Gran Paradiso National Park. - Ibex Journal of Mountain Ecology 5: 201-210.

von Hardenberg, A., Bassano, B. & Provenzale, A. 2009: Temporal variability in juvenile survival explains the strong population decline in the Alpine ibex *Capra ibex* population in Gran Paradiso National Park (North-Western Italian Alps). - V World Conference on Mountain ungulates. Granada, Spain.

Yoccoz, N. & Gaillard, J. 2006: Age structure matters for Alpine ibex population dynamics: comment on Lima & Berryman (2006). - Climate Research 32(2): 139.