Dépendance retardée et inverse de la densité au sein d'une population de chamois des Alpes Italiennes

ECOGRAPHY 20: 37–47. Copenhagen 1997

Delayed and inverse density dependence in a chamois population of the Italian Alps

Angel F. Capurro, Marino Gatto and Guido Tosi

Résumé

Les facteurs dépendants de la densité et ceux indépendants de la densité ont tous deux étés considérés comme des déterminants importants de la dynamique des populations d'ongulés. La concurrence intraspécifique pour la nourriture et l'épaisseur du manteau neigeux ont été suggérées par le passé comme des facteurs influençant les paramètres démographiques du chamois (*Rupicapra rupicapra*). Nous présentons ici une étude menée sur une période de 10 ans portant sur une **population fermée** des Alpes Italiennes. Les animaux, répartis par sexe et par classe d'âge (chevreau, jeune d'un an, subadulte, adultes, vieux), ont été recensés sur la période 1981-1990. Le nombre de chamois chassés et le nombre de carcasses retrouvées chaque année, ainsi que la hauteur quotidienne de la neige, étaient également disponibles. Nous avons étudié les **corrélations** possibles entre plusieurs paramètres démographiques et, d'une part, l'épaisseur de la couche de neige et, d'autre part, la densité des chamois, en tenant compte des différences de mortalité selon le sexe et l'âge, ainsi que d'un éventuel décalage dans la dépendance à la densité. Les **résultats** sont les suivants : **a**) il n'existe aucune corrélation statistiquement significative entre l'épaisseur de la neige et les taux démographiques ; **b**) il n'y a pas de compensation détectable entre la mortalité naturelle et celle liée à la chasse ; **c**) le taux de natalité est indépendant de la densité, quel que soit le délai ; **d**) lorsqu'elles sont calculées à partir des carcasses, la mortalité totale, ainsi que la mortalité des mâles et des femelles âgés d'un an et plus, dépendent de manière significative de la densité totale avec un décalage de deux ans, tandis que la mortalité des chevreaux n'est liée à la densité pour aucun délai ; **e**) lorsqu'elles sont calculées à partir des recensements, tous les taux de mortalité dépendent de manière significative de la densité totale avec un **décalage de deux ans**, bien que la variance expliquée par la densité différée soit nettement plus faible pour les chevreaux ; **f**) la régression non linéaire de la mortalité des chevreaux issue des recensements en fonction de la densité des chevreaux de la même année donne un coefficient de détermination bien plus élevé et met en évidence une **dépendance inverse à la densité**. **Cependant**, il est impossible de distinguer, à partir de notre ensemble de données, la dépendance différée de la dépendance inverse à la densité dans la mortalité des chevreaux. D'une manière générale, les résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle la concurrence intra-espèce, les épidémies et la prédation, plutôt que les conditions météorologiques, jouent un rôle dans la dynamique de cette population d'ongulés.

INTRODUCTION

Deux forces fondamentales régissent la dynamique d'une population : les facteurs exogènes ou perturbations, et les rétroactions endogènes induites par la densité (Begon et Mortuner 1982, chapitre 7) Malgré la **controverse** qui oppose depuis longtemps le point de vue de Nicholson (1933) à celui d'Andrewartha et Birch (1954), il est aujourd'hui largement admis que, selon les circonstances, l'une ou l'autre de ces **forces**, voire les deux, peuvent être les véritables déterminants de l'évolution temporelle observée des effectifs ou de la biomasse des populations. Chez les ongulés, l'évaluation de l'importance des facteurs dépendants de la densité revêt une importance particulière pour leur gestion et leur conservation. À notre connaissance, la dépendance à la densité n'a été confirmée que dans une vingtaine de populations d'ongulés (voir les synthèses de Fowler 1981, 1987, Sinclair 1989, Skogland 1990, 1991) Chez quelques ongulés, la dépendance à la densité a été associée à une pénurie alimentaire (chevreuil commun, *Capreolus capreolus*, Bobek, 1977 ; buffle d'Afrique, *Syncerus caffer*, Sinclair, 1977 ; renne sauvage, *Rangifer tarandus platyrhynchos*, Skogland, 1985, 1988, 1990, le gnou, *Connochaetus taurinus*, Sinclair et al. 1985, le kob à oreilles blanches, *Kobus kobus leucots*, Fryxell 1987) Pour d'autres, le facteur régulateur serait la prédation (l'élan, *Alces alces*, Bergerud et al. 1983 ; le caribou, *Rangifer tarandus caribou*, Bergerud 1985 ; les grands ongulés d'Afrique tropicale, Fryxell et al. 1988 ; le cerf de Virginie, *Odocouleus virginianus*, Nelson et Melch 1986), bien que son importance ait été fortement remise en question (Skogland, 1991). **De plus**, le parasitisme semble jouer un rôle chez les ongulés, comme l'a souligné Grenfell (1988, 1992) **En effet**, les travaux de terrain menés par Clutton-Brock et al. (1991) ont montré que les macroparasites exercent une influence significative sur la dynamique des populations de moutons de Soay (*Ovis aries*).

L'importance relative de la dépendance à la densité pourrait s'expliquer en partie par le fait que les paramètres démographiques sont influencés par la densité avec un **décalage temporel**, un phénomène qui n'a jamais été testé chez les ongulés. Bien que l'importance des décalages temporels ait été reconnue très tôt par Volterra (1934), ce n'est que récemment qu'ils ont été explicitement intégrés dans l'analyse des séries chronologiques de population. Turchin (1990) a mis en évidence une dépendance à la densité décalée dans les populations d'insectes, Royama (1992) dans la natalité du lièvre d'Amérique, Saucy (1994) et Hornfeldt (1994) dans le taux de croissance des populations de campagnols. Ces **décalages** résultent d'interactions interspécifiques (prédation, compétition, parasitisme, etc.) ou de la structure de la population (Royama 1977, 1981 ; Murdoch et Reeve 1987 ; Turchin 1990 ; Berryman 1991 ; Turchin et Taylor 1992). Ces facteurs sont certainement présents dans les populations d'ongulés.

Dans cet article, nous évaluons l'importance relative des facteurs **exogènes** et **endogènes** ainsi que le rôle joué par les délais temporels dans la détermination de la démographie d'un ongulé de montagne important, le chamois (*Rupicapra rupicapra*). Pour les ongulés de montagne, les facteurs indépendants de la densité ont été considérés comme plus importants par quelques auteurs (Kuck, 1977 ; Schroder, 1985), bien qu'une dépendance à la densité ait été mise en évidence chez le mouflon d'Amérique, *Ovis canadensis* (Woodgerd 1964, Geist 1971) et chez le mouflon de Say (Grubb 1974, Clutton-Brock et al. 1991), la reproduction et la mortalité juvénile étant influencées chez la première espèce et la mortalité adulte chez la seconde. Plusieurs auteurs ont suggéré que la **dépendance à la densité** constituait un

déterminant important de la dynamique du chamois (Peracino et Bassano 1987, Schröder 1971, 1985). Par le passé, Schröder (1971) et Berducou (1975) ont proposé le modèle logistique et suggéré que la **compétition intraspécifique** pour la nourriture constituait un mécanisme expliquant la dépendance à la densité, bien qu'ils n'aient présenté aucune preuve statistique ou expérimentale. D'autre part, Schröder (1971) a mis en évidence une corrélation entre la mortalité des jeunes et le manteau neigeux et, plus récemment (Schröder 1985), a proposé que la mortalité des juvéniles en hiver soit un déterminant important de l'abondance des chamois, ce qui implique que les populations de chamois sont également influencées par un facteur exogène (les conditions météorologiques). D'autres études (Onderscheka et al. 1968, Balbo et al. 1985, et Peraemo et Bassano 1987) suggèrent une relation étroite entre la mortalité liée à la densité et les maladies parasitaires et infectieuses, qui constituent une cause majeure de mortalité. La prédation par le renard, *Vulpes vulpes* (Coutuner 1938), du lynx, *Lynx lynx* (Brettenmoser et Haller 1987), et de l'aigle, *Aquila chrysaetos* (Coutumer 1938, Clout 1981, Henninger et al. 1986) constitue une source supplémentaire de mortalité (qui, par le biais de la réponse fonctionnelle et numérique des prédateurs, dépend de la densité).

Nous examinons ici un ensemble de données raisonnablement long (10 ans) concernant une population de chamois des Alpes Italiennes. Les animaux ont été recensés et classés par âge et par sexe chaque année, tandis que des données sur les prélèvements annuels, les carcasses retrouvées et le couvert neigeux sont également disponibles. Nous étudions l'effet du couvert neigeux ainsi que de la densité actuelle et décalée sur plusieurs paramètres de l'histoire démographique de la population : la natalité, la mortalité juvénile et la mortalité adulte différenciée selon le sexe.

MATERIEL et METHODES

Données de terrain

Les données ont été recueillies au sein de l'Azienda Faunistica Valbelviso-Barbellino, une réserve où la chasse contrôlée est autorisée. La zone est située en Lombardie (Alpes Orobies), en Italie, et constitue un habitat alpin typique caractérisé par des zones rocheuses et des pentes abruptes, entouré de forêts au sous-bois riche. La chasse élimine environ 8% de la population chaque année, tandis qu'un couple d'aigles est présent dans cette zone depuis plus de 10 ans et que leur régime alimentaire (Ferrario 1980) comprend des chevreaux de chamois. **Par ailleurs**, la prédation par les renards et les maladies épidémiques, telles que la kératoconjonctivite (Levi 1984), ainsi que les infections pulmonaires et gastro-intestinales dues à des nématodes parasites (Genchi et al. 1983) constituent des sources de mortalité. Les chamois de cette zone peuvent être considérés comme une population quasi fermée. On a observé que les chamois de la zone voisine (Val di Scalve) n'entraient en contact avec les animaux de notre zone d'étude que de manière fortuite, et ce uniquement en été, après la période de reproduction.

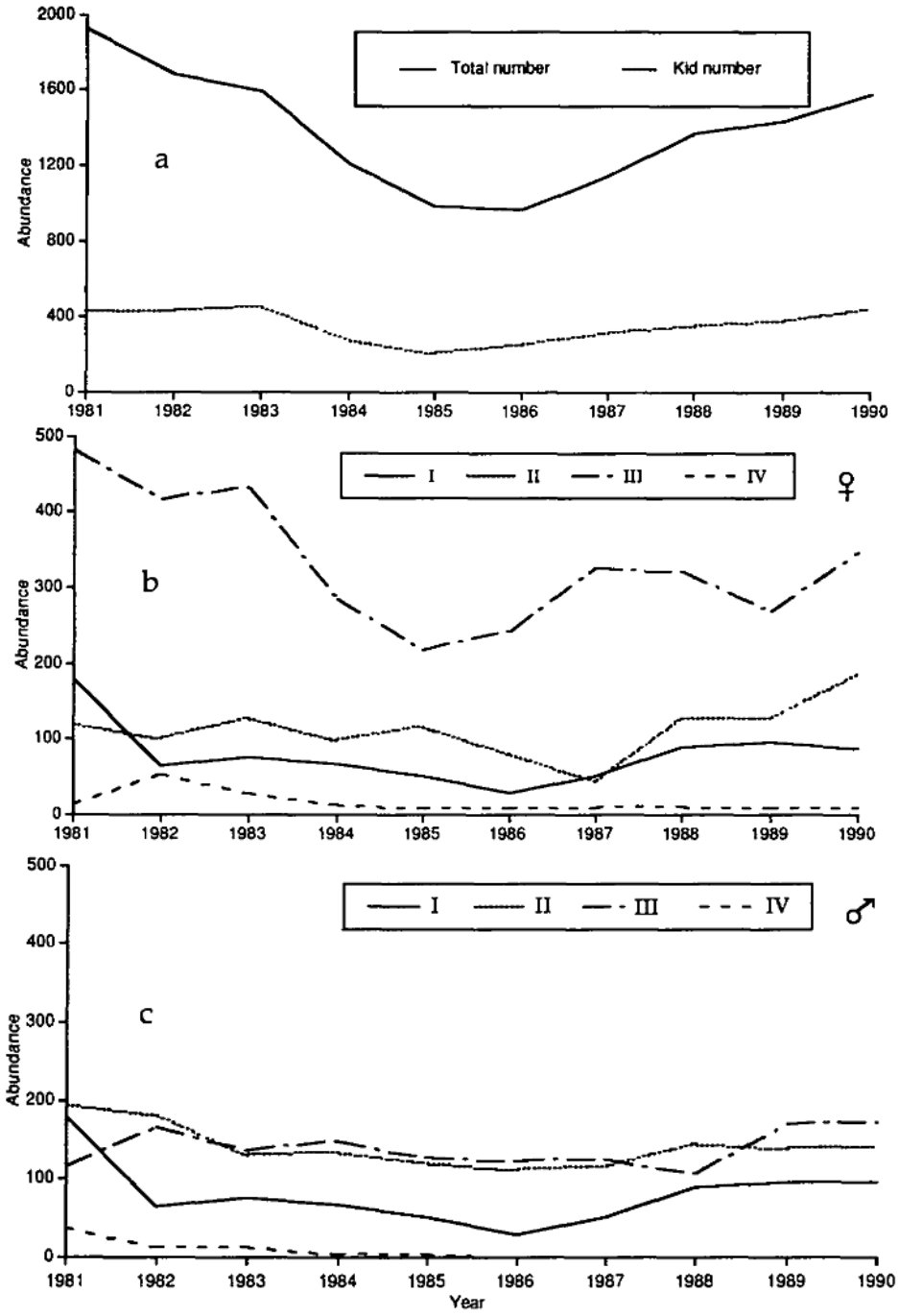


Fig. 1. Données du recensement des chamois dans la réserve faunique d'Azenda Faunistica Valbelviso-Barbellino pour la période 1981-1990 (**a**) Nombre total de chamois et nombre total de chevreaux (**b**) Nombre de femelles dans les différentes catégories d'âge (I = 1 an, II = 2-3 ans, III = 4-10 ans, IV = 11 ans et plus) (**c**) Nombre de mâles dans les différentes catégories d'âge

Nos données consistent principalement en des recensements globaux des animaux, ventilés par sexe et par catégorie d'âge (chevreaux, jeunes d'un an, adultes de 2 à 3 ans, adultes de 4 à 10 ans et adultes de 11 ans et plus) de 1981 à 1990 (Fig. 1a-c) Elles ont été recueillies par observation directe à partir de transects linéaires et de points stratégiques (Tos et Scherin, 1989 ; Tosi et Toso, 1992) L'ensemble de la zone a été divisé en différentes unités territoriales isolées les unes des autres afin d'éviter tout déplacement entre zones. Chaque unité a été subdivisée en petites parcelles délimitées soit par des lignes de démarcation nettes (par exemple, petites vallées, collines), soit par des différences de couverture et de structure végétales. Chaque parcelle a été attribuée à un observateur posté au point d'observation le

plus approprié. Le recensement a été effectué chaque année en juin-juillet, avant la saison de chasse et après la période de reproduction, afin d'évaluer la mortalité hivernale et le taux de natalité. Les comptages ont été réalisés au cours des 4 heures suivant le lever du soleil, lorsque l'activité était la plus intense (Tosi et Schern 1989, Pedrotti 1989). Le sexe et l'âge des animaux ont été déterminés à partir de caractéristiques comportementales et morphologiques, selon Meile et Bubenik (1979). Le sexe des chevreaux ne peut être déterminé à distance, mais l'hypothèse d'un rapport de 11 est tout à fait raisonnable (Caughley 1970). Le sexe de quelques jeunes d'un an et d'adultes n'a pas pu être déterminé ; **par conséquent**, les individus non identifiés ont été répartis entre les deux sexes selon le même rapport que celui observé chez les animaux dont le sexe avait été déterminé. **De plus**, quelques chamois n'ont pas pu être classés par âge ; ils sont pris en compte dans le nombre total indiqué dans la Figure 1a, bien qu'ils ne soient pas représentés dans les Figures 1b et 1c. Des informations sur le nombre d'animaux chassés et sur le nombre de carcasses trouvées sur le terrain pendant la période intercensitaire étaient également disponibles de 1981 à 1989 (Tableaux 1 et 2).

Tableau 1 : Nombre de carcasses de *Rupicapra rupicapra* retrouvées à l'Azienda Fauristica di Valbelviso Barbello entre 1981 et 1989

Year	Total	Kids	Females (≥31 yr)	Males (≥31 yr)	Undetermined
1981	359	126	132	101	0
1982	83	12	32	21	18
1983	164	12	92	43	17
1984	112	11	44	30	27
1985	131	18	33	25	55
1986	23	4	10	5	4
1987	9	2	1	5	1
1988	14	10	2	1	1
1989	18	3	6	5	4

Tableau 2 : Nombre de chamois chassés dans l'Azienda Faunistica Valbelviso-Barbellino de 1981 à 1989

Age	0		1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12	
Sex	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
81	3	3	16	17	4	7	5	9	8	1	1	2	4	2	2	4	2	7	0	7	0	7	0	7	0	4
82	1	3	9	9	7	2	16	6	8	4	15	3	17	3	18	2	11	3	1	2	0	5	0	6	0	0
83	5	1	2	17	2	10	3	10	8	2	3	1	8	3	3	6	2	6	0	7	0	3	0	7	0	0
84	12	19	5	15	3	5	5	7	10	10	5	8	5	5	2	7	2	8	0	6	0	6	0	11	0	0
85	0	0	6	4	10	0	8	3	3	0	3	1	1	2	2	0	3	1	0	1	0	1	0	0	0	0
86	0	0	1	1	6	0	5	0	2	0	1	0	2	1	5	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
87	0	1	4	2	10	4	6	3	2	0	3	0	1	1	4	2	2	2	0	1	0	1	0	0	0	2
88	0	0	13	20	4	10	5	13	3	10	3	12	3	8	0	7	1	9	0	8	0	6	0	5	0	4
89	0	0	24	1	9	2	15	1	5	1	7	1	4	2	4	2	5	1	0	0	0	0	0	2	0	0

M = male, F = female

Calcul des paramètres démographiques

Les populations de chamois se caractérisant par une saison de reproduction courte au début de l'été et la chasse n'étant autorisée que pendant une brève période en automne, leur dynamique est mieux décrite par des modèles démographiques à temps discret. Le taux de croissance (R_t) de la population est calculé comme suit : N_{t+1}/N_t, où N_t représente le nombre total d'individus au cours de l'année *t*. Le taux de natalité est obtenu en divisant le nombre de chevreaux femelles (la moitié du nombre total de chevreaux recensés) au cours de l'année *t* par le nombre de femelles reproductrices (c'est-à-dire les femelles âgées de deux ans et plus, Caughley 1970, Valentincic et al. 1974, Bauer, 1985) au cours de l'année *t*. Les taux de mortalité naturelle, tant globaux que différenciés par sexe et par âge, sont calculés en divisant le nombre d'animaux morts de causes naturelles entre l'année *t* et l'année *t* + 1 par le nombre

d'animaux recensés au cours de l'année *t*. Le nombre de décès pertinent est calculé de deux manières différentes : **1**) en utilisant les carcasses trouvées sur le terrain entre l'année *t* et l'année *t* + 1, **2**) en calculant la différence entre les recensements annuels successifs comme suit :

Taux total de mortalité naturelle
Le taux de mortalité est donné par M_t/N_t où :

$$M_t = N_t - N_t + 1 + K_{t+1} - Ht \qquad (1)$$

où M_t est le nombre total d'animaux morts de causes naturelles entre l'année *t* et l'année *t* + 1, N_t est le nombre total d'animaux au cours de l'année *t*, K_t est le nombre de chevreaux au cours de l'année *t*, H_t est le nombre d'animaux abattus au cours de l'année t

Taux de mortalité naturelle des jeunes d'un an et des adultes, mâles et femelles
Le taux de mortalité au sein de cette tranche d'âge est $MA_t/(A_t + Y_t)$, où :

$$MA_t = A_t - A_t + 1 + Y_t - HA_t \qquad (2)$$

où MA_t est le nombre de mâles ou de femelles âgés d'un an ou plus qui meurent de mort naturelle entre l'année *t* et l'année *t* + 1, A_t est le nombre d'adultes mâles ou femelles (individus âgés de deux ans ou plus) au cours de l'année *t*, Y_t est le nombre de jeunes mâles ou femelles âgés d'un an au cours de l'année *t*, et HA_t est le nombre de mâles ou de femelles âgés d'un an ou plus abattus au cours de l'année *t*.

Taux de mortalité naturelle des chevreaux
Le taux de mortalité est donné par MK_t/K_t où :

$$MK_t = K_t - TY_{t+1} - HK_t \qquad (3)$$

où MK_t est le nombre de chevreaux qui meurent de mort naturelle entre l'année t et l'année t + 1, K_t est le nombre de chevreaux au cours de l'année *t*, TY_t est le nombre total de chevreaux d'un an au cours de l'année *t*, HK_t est le nombre de chevreaux prélevés au cours de l'année *t*.

Les calculs ci-dessus garantissent l'absence d'effet compensatoire entre les décès naturels et ceux liés à la chasse, car le taux de mortalité total est calculé comme la somme des deux taux de mortalité. **En revanche**, si un effet compensatoire était à l'œuvre, on s'attendrait à une corrélation négative entre les deux taux de mortalité. Pour tester cette hypothèse, nous avons utilisé l'indice de mortalité naturelle (calculé à partir des carcasses) comme estimateur indépendant du taux de mortalité naturelle. La mortalité pouvant dépendre de la densité, comme anticipé dans l'introduction, nous avons calculé la **corrélation** entre le rapport de l'indice de mortalité naturelle au taux de mortalité total et le rapport du taux de mortalité lié à la chasse au taux de mortalité total. Ce résultat a été obtenu à partir de l'équation 1 (qui reste valable même en présence d'un effet de compensation) sous la forme :

$$D_t = 1 + B_t - R_t \qquad (4)$$

où D_t est le taux de mortalité total entre l'année t et l'année $t + 1$, B_t est un taux de natalité brut, calculé comme le nombre de petits au cours de l'année $t + 1$ divisé par le nombre total d'animaux au cours de l'année t, R_t est le taux d'accroissement, calculé comme N_{t+1} divisé par N_t.

L'utilisation de ratios enfreint l'hypothèse de distribution des tests paramétriques. Par conséquent, nous avons utilisé le coefficient de corrélation de Spearman et nous nous attendons à ce qu'il soit négatif et significatif s'il existe une compensation entre les décès naturels et ceux liés à la chasse.

Dépendance des paramètres démographiques vis-à-vis de facteurs exogènes

Afin de déterminer l'effet des conditions météorologiques sur les paramètres démographiques, nous avons effectué des régressions linéaires et non linéaires des taux de natalité et de mortalité par rapport à trois statistiques relatives à la hauteur de neige pour chaque hiver : le maximum, la moyenne et l'écart-type (Tableau 3). L'épaisseur maximale et moyenne de la couche de neige devraient indiquer respectivement le risque le plus élevé de mortalité hivernale et l'intensité totale du stress, tandis que l'écart-type devrait être lié à la durée de ce stress. Les données quotidiennes proviennent d'une station de mesure située dans la zone d'étude (Stazione di Serbatono, Diga di Frera).

Tableau 3 : Données statistiques sur l'épaisseur de neige (cm) en hiver, mesurées à la Stazione di Serbatoio, Diga di Frera

Winter	Mean	St deviation	Maximum
1981–82	45 82	35 34	130
1982–83	14 92	13 12	53
1983–84	49 04	44 03	150
1984–85	72 79	56 9	205
1985–86	74 83	52 63	198
1986–87	46 05	47 14	168
1987–88	39 77	35 67	100
1988–89	10 82	21 18	100
1989–90	6 84	12 02	127

Effet de la densité sur les paramètres démographiques

La meilleure façon d'étudier la dépendance à la densité consiste à mener des expériences (Murdoch 1970, Massot et al. 1992 et références citées dans ces travaux). **Cependant**, la réalisation de telles expériences sur de grands mammifères poserait des problèmes considérables ; c'est pourquoi les manipulations de densité ne sont généralement pas effectuées. L'analyse statistique des séries de recensements séquentiels constitue l'approche la plus courante. Morris (1963) a probablement été le premier à proposer d'utiliser la régression entre ln N_t et ln N_{t-1} on peut en déduire une dépendance à la densité si la pente de la droite de régression est < 1. Par la suite, plusieurs auteurs (par exemple, Bulmer 1975, Pollard et al. 1987) ont proposé différentes méthodes, tant paramétriques que non paramétriques, pour tester la dépendance à la densité. Récemment, Dennis et Taper (1994) ont souligné que les tests de régression souffraient d'un taux excessif d'erreurs de type I et ont proposé le recours à des méthodes de rééchantillonnage (bootstrapping ou jackknifing) pour résoudre ce problème, bien que le débat reste ouvert (Holyoak, 1993 ; Fox et Ridscall-Smith, 1995). Les méthodes susmentionnées supposaient toutefois l'absence de décalages temporels dans la réponse de rétroaction. Turchin (1990) a souligné l'importance de la

dépendance à la densité différée, suggérant l'utilisation de fonctions d'autocorrélation partielle pour estimer ces décalages temporels.

Comme les méthodes **non paramétriques** ne semblent efficaces que lorsque l'on dispose de longues séries de données (Solow 1990, Solow et Steele 1990), Turchin et Taylor (1992) ainsi que Berryman (1992) ont proposé d'adopter une approche paramétrique plus parcimonieuse en effectuant des régressions linéaires et non linéaires entre le taux instantané de croissance de R_t et les densités actuelles et décalées N_{t-T} ($T \geq 0$). Les estimations des décalages doivent être celles qui produisent le coefficient de détermination significatif maximal (r^2).

Nous avons utilisé une approche combinée. Tout d'abord, nous avons effectué des régressions linéaires de ln R_t sur N_{t-T} et recherché les régressions présentant le r^2 le plus élevé. Ensuite, nous avons vérifié la significativité des régressions comme suit : **1**) nous avons calculé les estimations « jackknife » des pentes de régression et de leurs variances (les pseudo-valeurs ont été obtenues en omettant une année à la fois), **2**) nous avons déterminé des intervalles de confiance approximatifs à 95% à l'aide de la distribution *t* (Efron 1982, Caswell 1989), **3**) une régression était considérée comme significative si la pente nulle n'était pas incluse dans l'intervalle de confiance. Lorsque cela a été jugé nécessaire, nous avons procédé à des régressions non linéaires. Pour estimer l'effet de la densité sur le taux de natalité et les différents taux de mortalité, nous notons (voir l'équation 4) que :

$$\ln R = \ln(1 + B - D) \approx B - D$$

et il semble donc logique d'effectuer des régressions des taux en fonction de N_{t-T}. La dépendance à la densité est alors établie sur la base de la procédure ci-dessus.

RESULTATS

Compensation entre les décès naturels et ceux liés à la chasse

La corrélation entre le rapport entre le taux de mortalité naturelle et le taux de mortalité total, d'une part, et le rapport entre le taux de mortalité liée à la chasse et le taux de mortalité total, d'autre part, n'était pas significative au niveau de confiance de 5% (ρ(Spearman) = 0,33 ; p = 0,34). Cela suggère qu'il n'y a pas de compensation.

Effet de la couverture neigeuse sur les taux démographiques

La hauteur maximale, moyenne et l'écart-type de la couverture neigeuse présentaient une grande variabilité d'une année à l'autre (Tableau 3), mais étaient fortement corrélés. L'analyse en composantes principales a révélé que la première composante expliquait 92% de la variance et que les trois variables influençaient cette première composante avec des pondérations assez similaires (0,56 pour la hauteur maximale de la couverture neigeuse, 0,58 pour la moyenne et 0,59 pour l'écart-type). **Par conséquent**, nous avons effectué des régressions linéaires et non linéaires (exponentielle, réciproque, quadratique) des taux de natalité et de mortalité par rapport à la première composante principale des données météorologiques. Aucune régression n'étant significative au niveau de 5%, nous en concluons qu'il n'y a pas d'influence détectable de la couverture neigeuse sur les taux démographiques.

Dépendance à la densité du taux de croissance, des taux de natalité et de mortalité

La régression entre ln R_t et N_{t-T} n'est pas significative (l'intervalle de confiance à 95% par la méthode du jackknife de la pente de régression inclut zéro) pour T égal à 0, 1 et 3, mais elle est hautement significative (l'intervalle de confiance à 99% par la méthode du jackknife de la pente de régression n'inclut pas zéro) pour T égal à 2, avec un coefficient de détermination $r^2 = 0,78$. Nous en concluons donc que la densité affecte le taux de croissance des chamois avec un **décalage de deux ans**. La droite de régression correspondante est représentée sur la Figure 2. Afin de déterminer si cette dépendance à la densité différée doit être attribuée aux processus de natalité ou de mortalité, nous avons effectué des régressions linéaires des taux de natalité et de mortalité par rapport aux effectifs différés de chamois (Tableau 4).

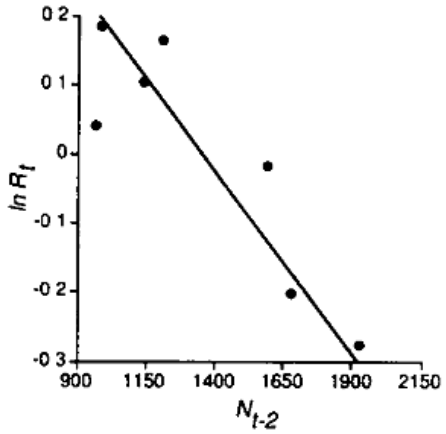


Fig. 2 : Régression linéaire du taux de croissance instantané R_t en fonction de l'abondance des chamois avec un décalage de deux ans, N_{t-2}

Toutes les régressions linéaires entre le taux de natalité et N_{t-T} se sont révélées non significatives. **En revanche**, la régression linéaire (avec l'ordonnée à l'origine fixée à zéro) du nombre de chevreaux femelles en fonction du nombre de femelles adultes est hautement significative ($p < 0,0001$, $r^2 = 0,993$, pente de la droite de régression = 0,383). Ces résultats suggèrent une indépendance entre le taux de natalité et la densité.

En ce qui concerne la mortalité, nous avons d'abord analysé les indices obtenus à partir des carcasses. Le Tableau 4 montre que toutes les régressions linéaires par rapport à N_t et N_{t-1} sont non significatives. **Au contraire**, les régressions par rapport à N_{t-2} (les Figures 3a à 3d montrent les droites de régression) sont **significatives**, à l'exception de celle concernant les petits. Pour compléter l'analyse de régression linéaire, nous avons effectué des régressions exponentielles (Fig. 3), qui présentent l'avantage biologique de prédire un taux de mortalité non négatif sur toute la gamme des densités. Le coefficient de détermination est toutefois plus faible dans deux des trois cas significatifs.

Si les taux de mortalité sont calculés à partir des recensements, on constate (Tableau 4) que toutes les régressions linéaires par rapport à N_t et à N_{t-1} ne sont pas significatives. **En revanche**, toutes les régressions linéaires par rapport à N_{t-2} (les Figures 4a à 4d montrent les droites de régression) sont significatives. Ces résultats suggèrent que le taux de mortalité dépend de la densité avec un décalage de 2 ans pour toutes les classes de population, y

compris les jeunes. Les régressions exponentielles pour T = 2 présentent un r^2 inférieur à celui des régressions linéaires.

Tableau 4 : Résultats de la régression linéaire des taux de natalité et de mortalité de 1981 à 1989 en fonction du nombre total d'individus, en tenant compte de différents délais

Delay (T)	0				1				2			
	a	b	r^2	Sig	a	b	r^2	Sig	a	b	r^2	Sig
Birth rate	0 39	−0 05	†	NS	0 46	−0 06	0 20	NS	0 51	−0 09	0 50	NS
Index of death rate from carcasses												
Total number	−0 05	0 9	0 19	NS	−0 02	0 5	0 16	NS	−0 11	1 2	0 80	*
Males (1 or +)	−0 08	1 1	0 31	NS	−0 04	0 6	0 28	NS	−0 12	1 2	0 93	**
Females (1 or +)	−0 06	0 9	0 27	NS	−0 06	0 8	0 33	NS	−0 14	1 4	0 98	**
Kids	−0 14	1 4	0 30	NS	−0 02	1 0	†	NS	−0 15	0 3	0 22	NS
Death rate from census												
Total number	−0 39	1 6	0 37	NS	−0 08	1 8	0 57	NS	−0 11	2 0	0 74	*
Males (1 or +)	−0 09	1 3	0.30	NS	−0 09	1 2	0 48	NS	−0 12	1 4	0 70	*
Females (1 or +)	−0 07	0 9	0 16	NS	−0 05	0 7	0 13	NS	−0 20	1 8	0 82	*
Kids	0 43	1 0	†	NS	0 36	1 4	0 22	NS	0 23	2.3	0 58	*

a intercept of linear regression, b slope (multiplied by 10^4), r^2 coefficient of determination, Sig jackknife tested significance † $r^2 < 0$ 1 NS nonsignificant regression (95% confidence interval of regression slope includes zero), * significant regression , ** highly significant regression (99% confidence interval of regression slope does not include zero)

Les résultats concernant les jeunes n'étant pas concluants, nous avons exploré à titre provisoire la possibilité que la mortalité juvénile dépende moins de la densité totale que de la densité des jeunes. **En effet**, la classe d'âge la plus jeune présente des habitudes alimentaires différentes et est exposée à des causes de mortalité qui ne concernent pas les autres classes. La Figure 5 montre le nuage de points représentant le taux de mortalité des jeunes en fonction de leur densité, d'où l'on peut déduire qu'il existe bel et bien une relation non linéaire. Nous avons testé un modèle de la forme suivante :

$$KD_t = a + bK_t + cK_t^2 \qquad (5)$$

où KD_t est le taux de mortalité des chevreaux entre l'année *t* et l'année t + 1, a, b et c sont les paramètres du modèle.

L'ajustement entre le modèle (estimations des paramètres : a = 2,28 ; b = −0,0109 ; c = 0,00001644) et les données est assez bon ($p < 0{,}001$; r^2 ajusté = 0,885) Comme b est négatif et c positif dans l'équation 5, le modèle présente une dépensation avec une dépendance inverse à la densité prévalant à faible densité de chevreaux et une dépendance directe à la densité prévalant à forte densité.

DISCUSSION

Facteurs exogènes vs endogènes

Nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet de la couverture neigeuse sur les paramètres démographiques des chamois, bien que la décennie au cours de laquelle les données aient été collectées ait été caractérisée par une grande variabilité des chutes de neige, tant en termes de période que de quantité de précipitations (Tableau 3). Ce résultat contraste avec celui de Schröder (1971, 1985) concernant une population de chamois en Autriche, dans laquelle

l'épaisseur de la neige avait été identifiée comme le principal déterminant de l'abondance de la population. Pour expliquer cette divergence, il convient de noter que le versant nord des Alpes se caractérise généralement par des chutes de neige plus importantes et des températures plus froides que le versant sud (Italien).

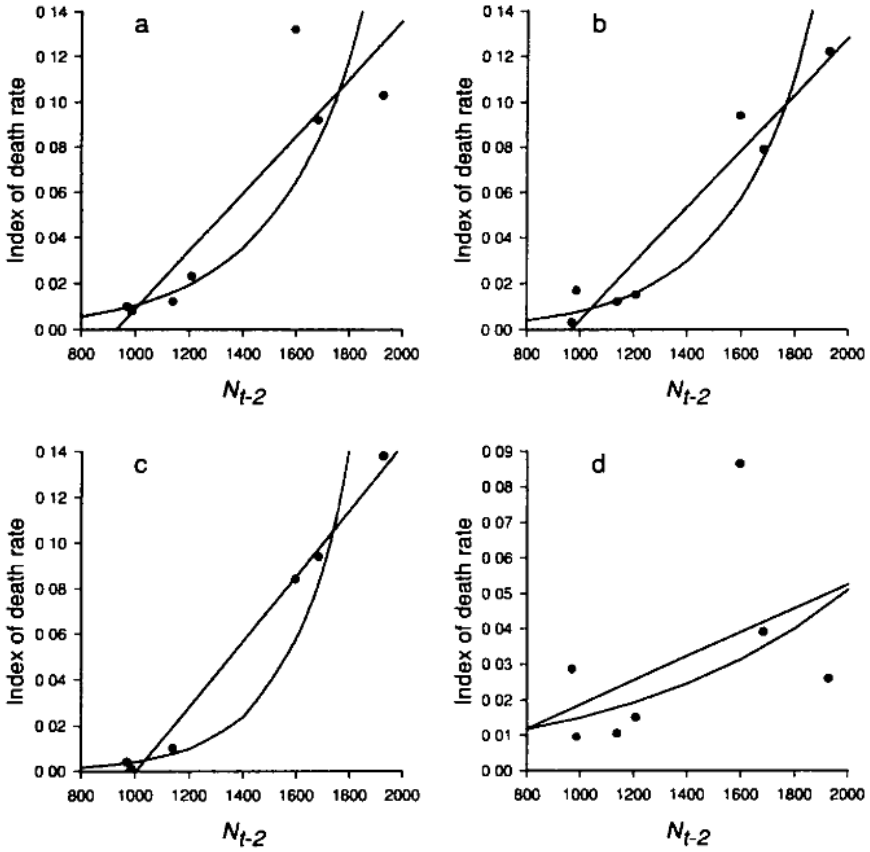


Fig. 3 : Régressions linéaires et exponentielles de l'indice du taux de mortalité des carcasses en fonction de l'abondance des chamois avec un décalage de deux ans (N_{t-2}), calculées à partir des données de 1981 à 1990 (**a**) Nombre total de chamois (r^2 linéaire = 0,80 ; r^2 exponentiel = 0,88) (**b**) Mâles de chamois âgés d'un an ou plus (r^2 linéaire = 0,93 ; r^2 exponentiel = 0,83) (**c**) Femelles de chamois âgées d'un an ou plus (r^2 linéaire = 0,98 ; r^2 exponentiel = 0,83) (**d**) Chevreaux (r^2 linéaire = 0,22 ; p^2 exponentiel = 0,34)

D'autre part, la **densité**, comme le démontre notre étude, représente un facteur clé pour la dynamique de cette espèce d'ongulé. Au sein de l'Azienda Faunistica Valbelviso-Barbellino, elle influe de manière significative sur le taux de croissance des chamois, avec un décalage de deux ans. Les décalages temporels dans la dépendance à la densité sont généralement liés à l'effet des relations trophiques, telles que les réponses numériques ou fonctionnelles des prédateurs, des parasites ou des agents pathogènes. Nous émettons l'hypothèse que ce décalage est lié à la présence endémique de macroparasites chez les chamois. **En effet**, un grand nombre de parasites gastro-intestinaux (principalement des nématodes) a été observé dans la population étudiée au cours des années (1981, 1982) où la densité était la plus élevée (Gench et al., 1983). Ces parasites peuvent être relativement inoffensifs en soi, mais une charge parasitaire accrue peut affaiblir l'hôte à long terme et le prédisposer à l'attaque d'agents pathogènes viraux et bactériens, qui sont bien plus agressifs et nocifs que les helminthes parasites. **En effet**, la valeur la plus faible du taux de croissance démographique a été enregistrée pendant l'épidémie de kératoconjonctivite de 1984. Une étude récente portant sur une autre population de chamois située dans le Parco Adamello-Brenta vient étayer

indirectement notre hypothèse (Damaggio et al., 1996). Pour cette population, un modèle hôte-parasite préliminaire a été élaboré à partir des connaissances sur les paramètres du cycle de vie des principales espèces d'helminthes (*Teladorsagia circumcincta* et *Marshallagia marshall*) Ce modèle met en évidence des oscillations d'une période de 12 à 14 ans, dues à l'effet des macroparasites. Des oscillations de période similaire sont générées par un modèle de simulation de la population de chamois basé sur nos résultats (voir Capurro 1991 pour plus de détails) et seraient impossibles sans une dépendance à la densité différée.

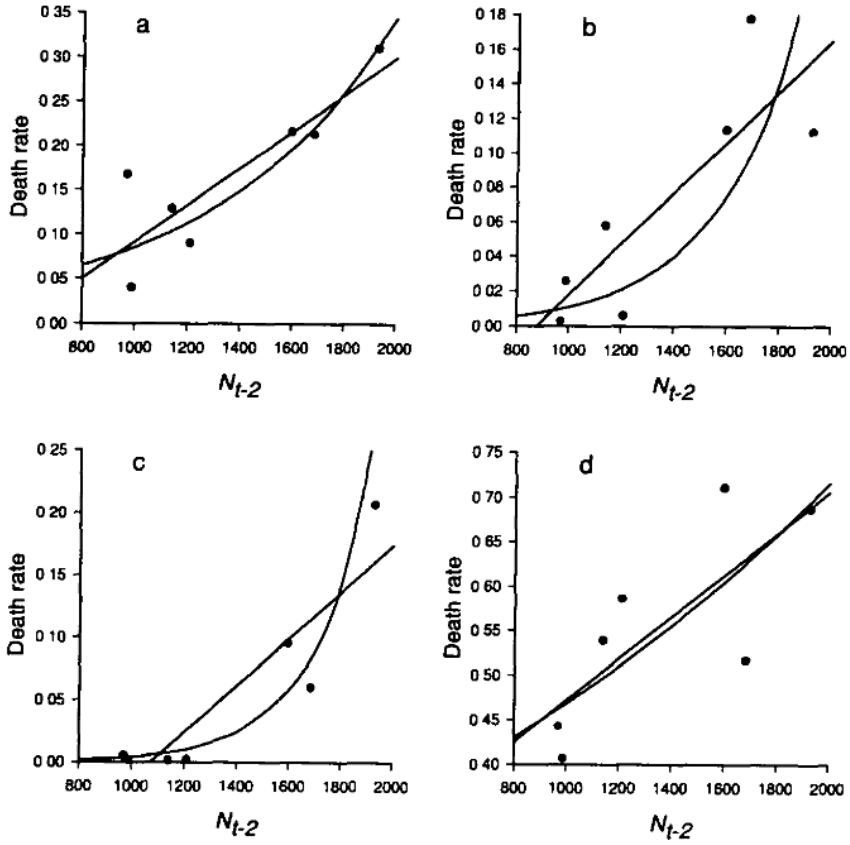


Fig. 4 : Régressions linéaires et exponentielles du taux de mortalité issu du recensement par rapport à l'abondance des chamois (N, -2) avec un décalage de deux ans, telles qu'obtenues à partir des données de 1981 à 1990 (**a**) Nombre total de chamois (r^2 linéaire = 0,74, r^2 exponentiel = 0,57) (**b**) Mâles âgés d'un an ou plus (r^2 linéaire = 0,70 ; r^2 exponentiel = 0,58) (c) Femelles âgées d'un an ou plus (r^2 linéaire = 0,82 ; r^2 exponentiel = 0,57) (**d**) Chevreaux (r^2 linéaire = 0,58 ; r^2 exponentiel = 0,58)

Régulation de la population

Un résultat important de notre analyse est que le taux de natalité n'est pas influencé par la densité. **Par conséquent**, la régulation de la population est essentiellement due à une mortalité dépendante de la densité. Ce résultat semble raisonnablement robuste, car il repose sur deux méthodes indépendantes de calcul des taux de mortalité : directement à partir des carcasses récupérées dans la zone et indirectement à partir d'un bilan établi à partir des données de recensement. La dépendance à deux ans de décalage se caractérise toujours par des coefficients de détermination élevés et est significative dans tous les cas, à l'exception du taux de mortalité des chevreaux tel qu'il est calculé à partir des carcasses. Les régressions exponentielles de la mortalité en fonction de la densité décalée n'améliorent pas significativement l'ajustement par rapport aux régressions linéaires, mais peuvent être préférées car elles prédisent des taux positifs sur toute la gamme des densités possibles.

Selon Skogland (1990) et Fowler (1981, 1987), les paramètres de l'histoire de la fécondité les plus influencés par la densité chez les ongulés devraient être la **fécondité** et la **survie des juvéniles**. Nos résultats, similaires à ceux de Bartmann et al. (1992) pour le cerf mulet, montrent que chez le chamois, la mortalité des **adultes** est un paramètre démographique qui joue un rôle important dans la régulation de la population.

Mortalité des chevreaux

Les résultats obtenus à partir des deux méthodes différentes de calcul de la mortalité (cadavres et recensements ultérieurs) ne sont pas concluants quant à la dépendance à la densité. Alors que l'analyse des carcasses ne fournit aucune preuve d'un rôle de la densité, l'analyse des recensements consécutifs suggère une dépendance à la densité **différée**. Cette divergence pourrait être due à la prédation et à la nécrophagie, principalement le fait du renard roux, qui cache ou détruit les carcasses de chevreaux, et de l'aigle, qui capture les chevreaux et les emporte vers son nid. Dans les deux cas, les carcasses ne sont pas récupérables, ce qui peut altérer considérablement l'indice du taux de mortalité des chevreaux. Quoi qu'il en soit, la dépendance de densité différée dans la mortalité des chevreaux ne peut pas être confirmée de manière aussi double que pour les autres classes d'âge. **De plus**, le coefficient de détermination dans l'analyse des recensements est nettement inférieur à celui observé pour les autres classes d'âge. C'est pourquoi nous avons étudié la dépendance de la mortalité des juvéniles par rapport à la densité des chevreaux et avons mis en évidence une relation de dépendance significative entre ces deux variables.

Une cause possible de cette dépendance inverse à la densité pourrait être la conjonction d'une faible réponse numérique des prédateurs et d'une saturation de leur réponse fonctionnelle (Begon et al., 1990, pp. 353-355). Par exemple, Ferraro (1980) a observé qu'un couple d'aigles vivant dans la zone d'étude consommait environ 10 chevreaux par saison de reproduction, quelle que soit la densité de chevreaux. Il semble néanmoins impossible que la prédation par le renard et l'aigle puisse à elle seule expliquer l'effet important de la dépendance inverse à la densité illustré à la Figure 5. La plupart des auteurs s'accordent à affirmer que le phénomène existe, mais mineur par rapport aux autres causes de mortalité. Le nombre de chamois capturés par an par un aigle est estimé à 2,5 par Onderscheka et al. (1968) ; **de même**, Schroder (1971) et Peracino et Bassano (1987) ont suggéré que la prédation par l'aigle n'avait que des effets **minimes** sur la démographie des chamois.

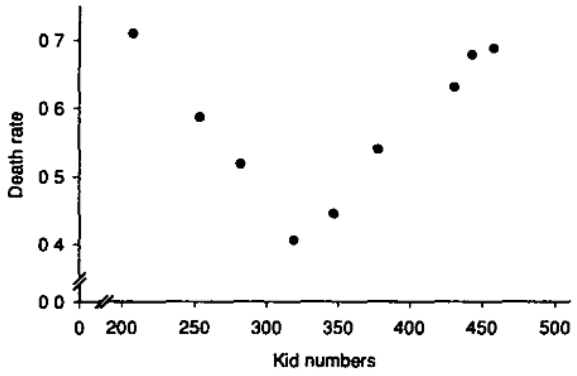


Fig. 5 : Taux de mortalité des chevreaux entre l'année *t* et l'année *t* + 1 par rapport au nombre de chevreaux au cours de l'année *t* pour la population de chamois de l'Azienda Faunistica Valbelviso-Barbellino, de 1981 à 1990

Lorsque l'abondance des chevreaux est élevée (> 350 individus), la dépendance à la densité passe d'inverse à directe. Cela pourrait s'expliquer par le fait que la compétition intraspécifique devient le phénomène dominant, comme le suggère Capurro (1991). **En effet**, nous avons montré que le nombre de chevreaux est proportionnel au nombre de femelles et que, **par conséquent**, une augmentation de l'abondance des chevreaux est déterminée par une augmentation de l'abondance des femelles, ce qui pourrait à son tour entraîner une compétition intraspécifique pour l'herbe. Cette compétition pourrait nuire à l'état de santé des nouveau-nés ou à la qualité du lait produit par les femelles.

En conclusion, il convient de noter que l'ajout d'un terme dN_{t-2} à l'équation 5 n'améliore pas significativement le coefficient de détermination. **Par conséquent**, nous ne pouvons pas émettre l'hypothèse que la mortalité des chevreaux soit influencée à la fois par la densité totale non ajustée et par la densité des chevreaux non ajustée. Nous nous retrouvons en réalité face à deux modèles concurrents, tous deux statistiquement significatifs. La dépendance décompensatoire vis-à-vis de la densité des chevreaux se caractérise toutefois par un r^2 nettement plus élevé. Bien que ce résultat purement statistique puisse nous inciter à pencher en faveur de ce type de dépendance à la densité, nous devons honnêtement admettre que les phénomènes sous-jacents sont loin d'être élucidés à ce jour.

References

Andrewartha, H G and Birch, L C 1954 The distribution and abundance of animals – Chicago University Press

Balbo, T, Lanfranchi, P and Rossi, L 1985 Parasitological and pathological observations on the chamois in the Western Alps – In Lovari, S (ed), The biology and management of mountain ungulates Croom Helm, London, pp 259–264

Bartmann, R M, White, G C and Carpenter, L H 1992 Compensatory mortality in a Colorado mule deer population – Wildl Monogr 121 1–39

Bauer, J J 1985 Fecundity patterns of stable and colonizing chamois population of New Zealand and Europe – In Lovari, S (ed), The biology and management of mountain ungulates Croom Helm, London, pp 154–165

Begon, M, Harper, J L and Townsend, C R 1990 Ecology – Blackwell

– and Mortimer, M 1982 Population ecology – Blackwell

Berducou, C 1975 Elements de reflexion pour une géstion rationelle des populations d'isards le mechanisms naturels de regulation de la densite – Bull Off Natl Chasse 3 105–137

Bergerud, A T 1985 Antipredator strategies of caribou dispersion along shorelines – Can J Zool 63 1324–1329

–, Wyett, W and Snider, B 1983 The role of wolf predation in limiting a moose population – J Wildl Manage 47 977–988

Dennis, B and Taper, M L 1994 Density dependence in time series observations of natural populations estimation and testing – Ecol Monogr 64 205–224

Efron, B 1982 The jackknife, the bootstrap and other resampling plans – CBMS-NSF 38, SIAM, Philadelphia

Ferrario, G 1980 Abitudini trofiche e biologia riproduttiva dell' aquila reale (*Aquila chrysaëtos*) nelle Alpi Centrali – Ph D -thesis, Dept Biology, Univ di Milano, Italy

Fox, D R and Ridsdill-Smith, J 1995 Tests for density dependence revisited – Oecologia 103 435–443

Fowler, C W 1981 Comparative population dynamics in large mammals – In Fowler, C W and Smith, T D (eds), Dynamics of large mammals populations John Wiley, pp 437–456

– 1987 A review of density dependence in populations of large mammals – In Genoways, H H (ed), Current mammalogy, Vol 1 Plenum Press, pp 401–441

Fryxell, J A 1987 Food limitation and demography of a migratory antelope, the white-eared kob – Oecologia 72 83–91

–, Greever, J and Sinclair, A R E 1988 Why are migrant ungulates so abundant? – Am Nat 131 781–798

Geist, V 1971 Population dynamics and population quality – In Geist, V (ed) Mountain sheep a study in behaviour and evolution Univ of Chicago Press, pp 280–312

Genchi, C, Manfredi, M T, Roncaglia, R, Sioli, C and Traldi, G 1983 Contributo alla conoscenza degli elminti gastrointestinali del camoscio nella Riserva della Val Belviso – Parasitologia 24 197–202

Grenfell, B T 1988 Gastrointestinal nematode parasites and the stability and productivity of intensive ruminant grazing systems – Phil Trans R Soc Lond B Biol Sci 312 541–563

– 1992 Parasitism and the dynamics of ungulate grazing systems – Am Nat 139 905–929

Grubb, P 1974 Population dynamics of the Soay sheep – In Jewell P A, Milner, C and Boyd, J M (eds), Island survivors the ecology of the Soay sheep of St Kilda Athone Press, Atlantic Highlands, New Jersey, pp 242–272

Berryman, A A 1991 Population theory an essential ingredient in pest prediction, management and policy making – Am Entomol 37 138–142
– 1992 On choosing models for describing and analyzing ecological time series – Ecology 73 694–698
Bobek, B 1977 Summer food as the factor limiting roe deer population size – Nature 268 47–49
Breitenmoser, U and Haller, H 1987 Zur Nahrungsokologie des Luchses *Lynx lynx* in den Schweizerischen Nordalpen – Z Säugetierk 52 168–191
Bulmer, M G 1975 The statistical analysis of density dependence – Biometrics 31 901–911
Capurro, A F 1991 Dinamica poblacional y optimizacion del manejo de una poblacion de *Rupicapra rupicapra* en el Norte de Italia – Ph D thesis, Biol Sci Dept, Univ de Buenos Aires
Caswell, H 1989 Matrix population models – Sinauer
Caughley, G 1970 Population statistics of chamois – Mammalia 34 194–199
Clouet, M 1981 L'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) dans les Pyrenees françaises Resultats de 5 ans d'observations – L'Ois Rév Franç d'Ornithol 51 89–100
Clutton-Brock, T H , Price, O F , Albon, S D , Robertson, A and Jewell, P A 1991 Population regulation in Soay sheep – J Anim Ecol 60 593–608
Couturier, M 1938 Le chamois – Arthaud, Grenoble, France
Damaggio, M L , Rizzoli, A P , Rosà, R , Pugliese, A , Iannelli, M , Merler, S , Zaffaroni, E and Genchi, C 1996 Modello per la descrizione dell'interazione ospite-macroparassita in popolazioni di ungulati selvatici sottoposte a gestione diretta – In Guberti, V (ed), Atti del I convegno nazionale di ecopatologia della fauna selvatica, (in press)
Onderscheka, K , Kutzer, E and Richter, H E 1968 Die Räude der Gemse und ihre Bekämpfung – Z Jagdwiss 14 12–27
Pedrotti, L 1989 Struttura della popolazione di camoscio (*Rupicapra rupicapra rupicapra*) delle Alpi Orobie – Ph D thesis, Dept Biology, Univ di Milano, Italy
Peracino, V and Bassano, B 1987 Fattori di regolazione ed aspetti gestionali relativi ad una specie protetta, camoscio (*Rupicapra rupicapra*), nei territori del Parco Nazionale del Gran Paradiso – Collana Sci P N G P , Torino, Italy
Pollard, E , Lakhani, K H and Rothery, P 1987 The detection of density-dependence from a series of annual censuses – Ecology 68 2046–2055
Royama, T 1977 Population persistence and density dependence – Ecol Monogr 47 1–35
– 1981 Fundamental concepts and methodology for analysis of animal population dynamics, with particular references to univoltine species – Ecol Monogr 51 473–493
– 1992 Analytical population dynamics – Chapman and Hall
Saucy, F 1994 Density dependence in time series of the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris* – Oikos 71 381–392
Schröder, W 1971 Untersuchungen zur Ökologies des Gamswildes (*Rupicapra rupicapra*) in einem Vorkommen der Alpen I and II – Z Jagdwiss 17 113–168, 197–235
– 1985 Management of mountain ungulates – In Lovari, S (ed), The biology and management of mountain ungulates, Croom Helm, London, pp 179–196
Sinclair, A R E 1977 The African buffalo A study of resource limitation – Univ Chicago Press
– 1989 Population regulations in animals – In Cherret, J M (ed), Ecological concepts the contributions of ecology to understanding of Natural World Blackwell
– , Dublin, H and Boner, M 1985 Population regulation of Serengeti wildebeest A test of the food hypothesis – Oecologia 65 266–268
Henninger, C , Banderet, G , Blanc, F and Cantin, R 1986 Situation de l'Aigle royal dans une partie des Prealpes suisses – Nos Oiseaux 38 315–322
Holyoak, M 1993 New insights into testing for density dependence – Oecologia 93 435–444
Hornfeldt, B 1994 Delayed density dependence as a determinant of vole cycles – Ecology 75 791–806
Kuck, L 1977 The impact of hunting on Idaho's Pahsimeroi mountain goat herd – In Samuel, W and Macgregor, W G (eds), Proc 1st Mountain Goat Symp, Kalispell, Montana, pp 212–215
Levi, M 1984 Indagine epidemiologica sulla cheratocongiuntivite infettiva del camoscio (*Rupicapra rupicapra*, L 1758) nelle Alpi Centro Occidentali italiane – Ph D thesis, Medicina Veterinaria, Univ Milano, Italy
Massot, M , Clobert, J , Pilorge, T , Lecomte, J and Barbault, R 1992 Density dependence in the common lizard demographic consequences of a density manipulation – Ecology 73 1742–1756
Meile, P and Bubenik, A 1979 Zur Bedeutung sozialer Ausloser für das Sozialverhalten der Gemse, *Rupicapra rupicapra* (Linnè, 1758) – Säugetierkundliche mitteilungen 27 1–42
Morris, R F 1963 The dynamics of epidemic spruce budworm populations – Entomol Soc Can Mem 31
Murdoch, W W 1970 Population regulation and population inertia – Ecology 51 497–502
– and Reeve, J D 1987 Aggregation of parasitoids and the detection of density dependence in the field – Oikos 50 137–141
Nelson, M E and Melch, L D 1986 Relationship between snow and gray wolf predation on white-tailed deer – J Wildl Manage 50 471–474
Nicholson, A J 1933 The balance of animal populations – J Anim Ecol 2 132–178
– 1988 Tooth wear by food limitation and its life history consequences in wild reindeer – Oikos 51 238–242
– 1990 Density dependence in a fluctuating wild reindeer herd, maternal vs offspring effects – Oecologia 84 442–450
– 1991 What are the effects of predators on large ungulate populations? – Oikos 61 401–411
Solow, A R 1990 Testing for density dependence A cautionary note – Oecologia 83 47–49
– and Steele, J 1990 On sample size, statistical power, and the detection of density dependence – J Anim Ecol 59 1073–1076
Tosi, G and Scherini, G 1989 Valutazione numerica dei Bovidi selvatici in ambiente alpino indicazioni metodologiche – In Fasola, M (ed), Atti II Seminario Italiano sui Censimenti Faunistici dei Vertebrati Suppl Ricerche sulla Biol della Selvaggina, Vol 16 519–532
– and Toso, S 1992 Indicazioni generali per la gestione degli ungulati – Doc Tec Inst Naz Biol Selvaggina, Vol 11
Turchin, P 1990 Rarity of density dependence or population regulation with lags? – Nature 344 660–663
– and Taylor, A D 1992 Complex dynamics in ecological time series – Ecology 73 289–305
Valentincic, V S , Bavdec, S and Kusej, M 1974 Gravidität der gamsgaisen in den Juelischen Alpen – Z Jagdwiss 20 50–53
Volterra, V 1934 Remarques sur la note de M Regnier et Mlle Lambin (Etude d'un cas d'antagonism microbien) – Compt Rend Acad Sci 199 1684–1686
Woodgerd, W 1964 Population dynamics of bighorn sheep on Wildhorse Island – J Wildl Manage 28 381–391