UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI TORINO

Dipartimento di Scienze della Vita e Biologia dei Sistemi

Tesi di Laurea Magistrale in Biologia dell'Ambiente

Classe di laurea LM-6

Effetti del cervo (*Cervus elaphus*) sulla dinamica di popolazione del camoscio alpino (*Rupicapra rupicapra rupicapra*)

Candidato

Mattia Ferrari

Relatore

Sandro Bertolino

Corelatori

Luca Corlatti

Luca Pedrotti

Anno Accademico 2019/2020

Der Strich - Il Trattino

Indice

Riassunto **IV**

Abstract **VI**

1 Introduzione **1**

1.1 Dinamica di popolazione 1

1.2 Drivers della dinamica di popolazione 2

1.3 Competizione interspecifica 3

1.4 Temporalità degli effetti densità dipendenti intraspecifici ed interspecifici 4

1.5 Dinamica spaziale altitudinale 5

2 Inquadramento specifico *Rupicapra rupicapra rupicapra* **7**

2.1 Caratteristiche principali 7

2.2 Struttura della popolazione e riconoscimento 9

2.3 Distribuzione spaziale geografica ed altitudinale 10

2.4 Drivers dinamica di popolazione del camoscio 11

2.4.1 Variabili densità indipendenti 11

2.4.2 Interazione intraspecifica 12

2.4.3 Interazione interspecifica con il cervo 12

2.5 Cervo e camoscio nel Parco Nazionale dello Stelvio 14

3 Ipotesi ed obiettivi **16**

3.1 Dinamica di popolazione 16

3.2 Dinamica spaziale 17

4 Materiali e metodi **19**

4.1 Area di studio 19
4.2 Raccolta dati 21
4.2.1 Conteggi estivi di camoscio 21
4.2.2 Conteggi primaverili di cervo 22
4.2.3 Variabili climatiche 22
4.3 Creazione del dataset 23
4.3.1 Dinamica di popolazione 23
4.3.2 Dinamica spaziale 26
4.4 Analisi statistiche dinamica di popolazione 26
4.4.1 Analisi statistiche preliminari 26
4.4.2 Creazione e selezione dei modelli 27
4.4.3 Path analysis 29
4.5 Analisi statistiche dinamica spaziale 30
4.5.1 Creazione e selezione dei modelli 31

5 Risultati **32**
5.1 Dinamica di popolazione 32
5.1.1 Validazione dei modelli 32
5.1.2 Risultati dei modelli 33
5.1.3 Path analysis 38
5.2 Dinamica spaziale 40

6 Discussione **41**
6.1 Dinamica di popolazione 41
6.2 Dinamica spaziale 45

Letteratura citata **47**

Appendici **54**

A Script dinamica di popolazione **54**

B Script dinamica spaziale **74**

Ringraziamenti **77**

Riassunto

La dinamica spaziale e la dinamica di popolazione di una specie sono influenzate da variabili ambientali densità indipendenti e da interazioni biotiche densità dipendenti, fra cui le interazioni dirette o indirette fra due specie simpatriche. All'interno del Parco Nazionale dello Stelvio il cervo (*Cervus elaphus*) ed il camoscio (*Rupicapra rupicapra*) hanno mostrato un potenziale di competizione; in particolare, è stato dimostrato come il cervo abbia un ruolo importante nell'influenzare negativamente il tasso di crescita della popolazione di camoscio. Lo scopo di questo studio è duplice: approfondire l'indagine degli effetti del cervo sui parametri demografici del camoscio e indagare gli eventuali spostamenti altitudinali estivi del camoscio fra il 1999 ed il 2020 in funzione dell'altitudine del cervo o della variazione di fattori climatici, nello specifico la temperatura media estiva. La prima indagine è stata condotta in particolare su quattro parametri demografici, calcolati sulla base dei conteggi annuali di camoscio effettuati nel Parco fra il 1993 ed il 2020: tasso di natalità, tasso di sopravvivenza dei piccoli, tasso di sopravvivenza delle femmine adulte e tasso di sopravvivenza dei maschi adulti. In accordo con altri studi si è ipotizzato che il cervo influenzasse in maniera negativa, seppur in maniera diversificata, tutti e quattro i parametri demografici analizzati e che un aumento nella quota del cervo, così come un aumento delle temperature, causasse un aumento nella quota di presenza del camoscio. I parametri demografici sono stati analizzati in funzione della densità-dipendenza, delle variabili ambientali e dell'abbondanza di cervo, mentre l'altitudine del camoscio è stata analizzata in funzione dell'altitudine del cervo e delle temperature estive utilizzando, in entrambi i casi, modelli lineari additivi o interattivi. I risultati hanno mostrato come il tasso di natalità sia influenzato negativamente dall'abbondanza di camoscio e dall'effetto interattivo fra abbondanza di cervo e precipitazioni primaverili - estive. Solo le precipitazioni invernali e l'abbondanza del camoscio, in interazione fra loro, hanno mostrato una relazione negativa con il tasso di sopravvivenza dei piccoli. I tassi di sopravvivenza degli adulti sono risultati influenzati negativamente dall'abbondanza di cervo. Il tasso di sopravvivenza delle femmine è risultato influenzato negativamente anche dall'effetto interattivo fra le precipitazioni invernali e la densità di camoscio, mentre il tasso di sopravvivenza dei maschi dalla denso-dipendenza. Le analisi spaziali invece, non hanno mostrato alcun effetto significativo della quota di presenza del cervo e della variazione

di temperatura sull'altitudine media di presenza del camoscio. Questa mancanza di relazioni significative, tuttavia, è presumibilmente attribuibile ad una bassa variabilità nelle quote utilizzate dal camoscio nel periodo considerato, piuttosto che ad una reale assenza di relazioni. In conclusione, la dinamica di popolazione del camoscio all'interno del Parco Nazionale dello Stelvio è risultata essere influenzata da variabili climatiche, dalla densità della popolazione di camosci e dalla competizione con il cervo. Rimane tuttavia da chiarire quali siano i meccanismi responsabili dell'interazione interspecifica fra cervo e camoscio, ovvero se si tratti di un'interferenza diretta fra le due specie o di uno sfruttamento delle risorse da parte del cervo che, di conseguenza, ridurrebbe la quantità di risorse sfruttabili da parte del camoscio.

Abstract

The direct or indirect interaction between species living in sympatry can impact on their population dynamics. In addition to biotic factors, population dynamics is largely affected by climatic and environmental variables. Within the Stelvio National Park, red deer (*Cervus elaphus*) and Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) showed a potential for competition, leading red deer to negatively influence the growth rate of chamois. This study aims to improve the knowledge of this interaction; the goal was twofold: first, I investigated the effects of red deer on four demographic parameters in chamois: birth rate, kid survival, female survival and male survival. Next, I investigated the possible summer upslope shift of chamois in response to red deer increase and/or climatic factors (i.e., average summer temperature). The main hypothesis was that increasing red deer abundance would negatively affect all demographic parameters, and that increased presence of red deer at higher elevations as well as an increase in temperatures would cause an upslope shift of chamois. Demographic parameters were calculated using data from annual counts carried out every summer between 1993 and 2020. Each parameter was related to density-dependence, environmental variables, and red deer abundance within additive or interactive linear models. I found evidence that birth rate was negatively affected by chamois abundance and by the interaction of red deer abundance with spring-summer precipitation. Kid survival had a negative relationship only with the interaction between winter precipitation and chamois abundance. Female and male survival were negatively influenced by red deer abundance. Furthermore, while female survival was negatively influenced by the interactive effect between winter precipitation and chamois abundance, male survival was negatively influenced only by density dependence. The spatial analysis using data from 1999 to 2020 did not show any significant effect of red deer or temperature on chamois mean elevation. This absence of relationships, however, likely owes to a low variability of data in the response variable, rather than in a real absence of relationships. Negative effects of deer on chamois population dynamics in the Stelvio National Park are well supported for several vital rates. However, red deer was not the only variable affecting demographic parameters; climatic variables and chamois population density were also related to these vital rates. This study did not allow to disentangle the mechanisms of interspecific interaction between red deer and Alpine chamois, i.e., whether this was a form of direct

interference or an exploitation of resources by red deer, which would consequently reduce the resources available for chamois.

Capitolo 1

Introduzione

1.1 Dinamica di popolazione

La dinamica di popolazione è lo studio della variazione temporale e spaziale nell'abbondanza, nella densità e nella struttura di una o più popolazioni (Juliano, 2007). Le analisi sulla dinamica di popolazione si possono suddividere in due macrocategorie: la prima si occupa di descrivere a livello quantitativo i cambiamenti nell'abbondanza e nella struttura della popolazione, indagando crescita o declino della stessa; la seconda, invece, si occupa di indagare i processi, biotici e abiotici, che determinano questi cambiamenti (Juliano, 2007). Lo studio della dinamica di popolazione riguarda quindi tutti quei processi dinamici che portano ad una variazione della densità e nel numero di individui all'interno della popolazione come risposta alle interazioni biotiche ed abiotiche (Argentesi et al., 1977). Comprendere la dinamica di una o più popolazioni è molto importante sia per comprendere meglio gli effetti, per esempio, dei cambiamenti climatici, sia per programmare al meglio interventi di conservazione di una specie a rischio estinzione o interventi di gestione di popolazioni (Newman et al., 2014).

I principali parametri demografici di una popolazione sono la natalità, la mortalità, l'immigrazione di nuovi individui all'interno della popolazione o l'emigrazione di individui all'esterno della popolazione studiata (Ferrari, 2019).

Negli erbivori di grandi dimensioni le popolazioni sono spesso strutturate in base a diverse classi di età e sesso. Individui appartenenti ad una determinata classe

di età e sesso, infatti, hanno differenti caratteristiche morfologiche e demografiche rispetto ad individui di una diversa categoria (Gaillard et al., 2000). L'età, in particolare, ha una forte influenza sui tassi di sopravvivenza e di mortalità e per questo motivo viene spesso distinta in tre classi: piccoli, adulti ed anziani. (Caughley, 1966; Jorgenson et al., 1997; Loison et al., 1999). Anche il sesso è spesso associato a differenti tassi di sopravvivenza. Questo è principalmente dovuto sia alla selezione sessuale, che spesso richiede molta energia per la produzione di caratteri sessuali secondari molto sviluppati in uno dei due sessi, sia all'attività di corteggiamento che nei maschi di alcune specie richiede un maggiore dispendio di energie rispetto alle femmine, soprattutto per le lotte fra individui dello stesso sesso (Loison et al. 1999; Clutton-Brock et al., 2007). Alcuni studi tuttavia hanno mostrato come in alcune specie la differenza di sopravvivenza dei vari individui non sia dipendente dal sesso ma esclusivamente dall'età (Loison et al., 1999; Corlatti et al., 2012). L'età oltre ad influenzare i tassi di sopravvivenza influenza anche i tassi di fecondità delle femmine, seppur questo secondo effetto sia meno marcato rispetto a quello sulla sopravvivenza (Eberhardt, 1985). Come detto in precedenza, però, la dinamica di popolazione non studia solo la variazione nell'abbondanza e nella struttura di una popolazione ma anche i fattori che causano queste variazioni; fattori che vengono comunemente chiamati *drivers*.

1.2 Drivers della dinamica di popolazione

L'abbondanza di una popolazione, e di conseguenza la dinamica della popolazione, è regolata non da un singolo preocesso ma dalla somma di più processi, anche molto diversi fra loro, che avvengono in contemporanea (Sæther, 1997). Questi processi alla base delle modifiche nella dinamica di popolazione sono generalmente suddivisi in densità-indipendenti e densità-dipendenti e solitamente sono presenti entrambi nella maggior parte delle popolazioni (Gaillard et al., 2000). I primi, ad esempio, si riferiscono alle variabili climatiche, alla riduzione dell'habitat, alla limitazione alimentare e ad eventi stocastici. Tutti questi fattori sono accomunati dal fatto che il loro effetto possa avvenire in qualsiasi popolazione a discapito della densità e della numerosità degli individui. La densità della popolazione, però, può comunque avere un ruolo importante

nel regolare l'intensità con cui questi fattori intervengono (Sinclair, 2003). Nella letteratura scientifica sono presenti numerosi studi che mostrano l'effetto di variabili ambientali (variabili climatiche, disponibilità di habitat, disponibilità di foraggiamento) sui tassi demografici della popolazione (mortalità, sopravvivenza, fecondità) (Benton et al., 2006). Inverni rigidi, eventi estremi di siccità e condizioni meteorologiche avverse durante la primavera possono causare un aumento nella mortalità sia di piccoli che di adulti o il calo di fecondità delle femmine (Kie et al., 1985; Adams et al., 1995; Modafferi et al., 1997; Creel et al., 2009).

I meccanismi regolatori densità-dipendenti, invece, dipendono dalla densità della popolazione e sono suddivisi in meccanismi interspecifici e meccanismi intraspecifici (Argentesi et al., 1977). Questi ultimi vengono associati a variabili interne della popolazione ed hanno come risultato un aumento della mortalità ed un calo nella natalità, con conseguente diminuzione nell'abbondanza della popolazione, in situazioni di sovraffollamento e viceversa in situazioni di bassa densità (Christian et al., 1964). L'effetto della densità dipendenza di una popolazione sui parametri demografici della dinamica di popolazione è ben conosciuto e supportato dalla letteratura scientifica in numerose classi e specie tra cui: il wapiti (*Cervus canadensis nelsoni*) (Creel et al., 2009), la capra delle nevi (*Oreamnos americanus*) (Houston et al., 1988), il camoscio dei monti Tatra (*Rupicapra rupicapra tatrica*)(Chovancovà et al., 2000) e il cervo codabianca (*Odocoileus virginianus*) (Kie et al., 1985). I meccanismi interspecifici, a differenza di quelli intraspecifici, sono da attribuirsi all'interazione fra specie diverse ma che avvengono sempre sulla base della densità della popolazione regolata. I principali meccanismi interspecifici di regolazione conosciuti sono la predazione, che, se presente, è spesso la principale causa di mortalità dei piccoli (Adams et al., 1995; Linnell et al., 1995), il parassitismo, il commensalismo e la competizione interspecifica (Lang et al., 2013).

1.3 Competizione interspecifica

La competizione interspecifica può essere definita come l'interazione diretta o indiretta fra due organismi che porta ad un cambiamento nella fitness nel caso i cui i due organismi condividano le stesse risorse (Lang et al., 2013). Esistono tre principali forme

di competizione: interferenza (*interference competition*), sfruttamento (*exploitation competition*) e competizione apparente (*apparent competition*). Le prime due, a differenza della competizione apparente, sono considerate come vere competizioni. L'interferenza avviene direttamente fra gli individui mentre lo sfruttamento e la competizione apparente avvengono indirettamente (Helomuzki et al., 2010).

L'interferenza interspecifica avviene quando un individuo di una specie altera direttamente il comportamento di un individuo di un'altra specie attraverso combattimenti o produzione di tossine (Schoener, 1984). Lo sfruttamento invece avviene quando individui di specie diverse competono per le stesse risorse (in particolare il cibo ma anche riparo o territorio); l'utilizzo di una risorsa da parte di un individuo necessariamente causa una diminuzione nella disponibilità della risorsa di interesse per l'altro individuo (Case et al., 1973). Come risultato della competizione interspecifica si può ottenere la scomparsa di una delle due specie o la convivenza fra le due specie: quest'ultima avviene specialmente quando l'interferenza intraspecifica è maggiore dell'interferenza interspecifica (Lang et al., 2013). La competizione apparente, infine, avviene quando individui di specie diverse che non competono direttamente per le stesse risorse hanno un effetto reciproco sulla loro dinamica mediato da un fattore esterno comune ad entrambe le specie, spesso un predatore o un parassita (Holt, 1977). Secondo studi più recenti la competizione apparente può avvenire anche in specie che competono direttamente per le stese risorse se queste ultime non sono limitanti (Hatcher et al., 2006).

1.4 Temporalità degli effetti densità dipendenti intraspecifici ed interspecifici

Il dibattito sui contributi degli effetti densità dipendenti e densità indipendenti sulla dinamica di popolazione è in corso fin dagli anni '50. Recentemente una revisione della letteratura sugli ungulati (Bonenfant et al., 2009) ha cercato di chiarire l'importanza degli effetti densità dipendenti cercando anche di determinare l'esistenza di effetti sequenziali sulla dinamica di popolazione, suggeriti per la prima volta nel 1966 (Lack, 1966). È stato trovato, su base teorica, come gli effetti densità dipendenti su una popolazione, derivanti dall'interazione intraspecifica e interspecifica, si susseguono in

base a densità crescenti. Il primo parametro ad essere influenzato dall'incremento della densità è il tasso di sopravvivenza dei piccoli (*Juvenile survival*) seguito da un aumento nell'età di prima riproduzione (*Age at first reproduction*) e dal declino nei tassi di natalità e fecondità delle femmine (*Adult fecundity*). Solo come ultimo passaggio si ha un aumento nella mortalità, o abbassamento nella sopravvivenza, degli adulti (*Adult survival*) (Fig. 1.4.1).

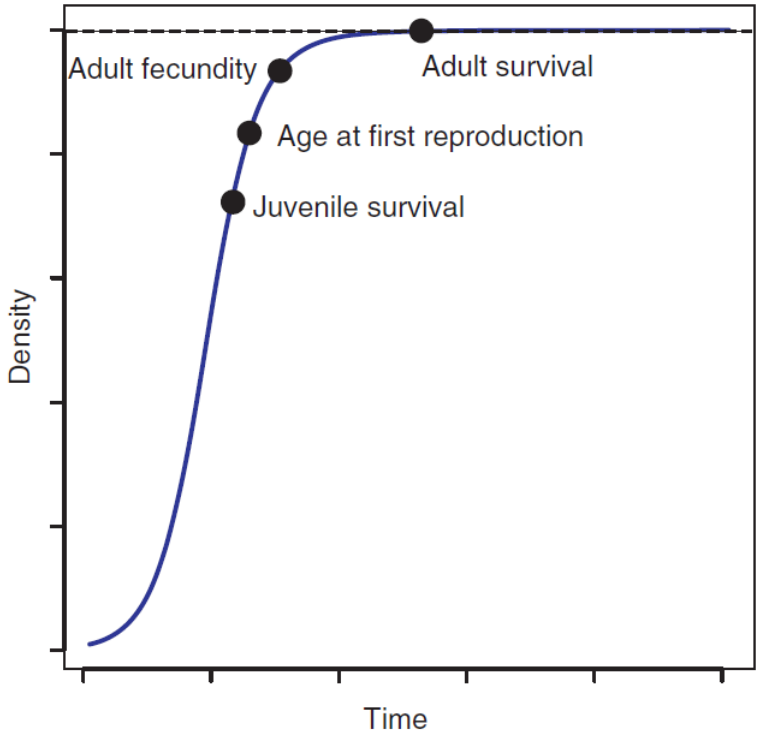

Figura 1.4.1: L'immagine rappresenta l'andamento teorico di una popolazione di ungulati che raggiunge la capacità portante (linea tratteggiata) assumendo una funzione logistica generale. I punti lungo la linea rappresentano la sequenza degli eventi densità dipendenti sulla popolazione (da Bonenfant et al., 2009).
Juvenile survival = sopravvivenza piccoli, *Age at first reproduction* = età di prima riproduzione, *Adult fecundity* = fecondità degli adulti, *Adult survival* = sopravvivenza degli adulti.

1.5 Dinamica spaziale altitudinale

Numerosi drivers che causano modifiche nella dinamica di popolazione possono causare anche modifiche nella dinamica spaziale di selezione dello spazio (Aublet et al., 2009). Inoltre, i cambiamenti spaziali possono essere a loro volta dei *drivers* della dinamica di popolazione ma possono anche modificare l'intenstià con cui altri fattori intervengono sulla dinamica di popolazione (Mason et al., 2017). Spostamenti geografici verso latitudini o quote maggiori a causa del cambiamento climatico sono state riportate

per numerose specie (Chen et al., 2011; White et al., 2017). Oltre al cambiamento climatico, è stato dimostrato come anche le interazioni biotiche interspecifiche possano influenzare lo spostamento latitudinale ed altitudinale delle specie (Araùjo et al., 2007).

In ambiente montano gli spostamenti altitudinali possono portare a modificazioni non solo sull'areale di occupazione di una specie ma anche sulla dinamica della sua popolazione a causa della diminuzione dell'habitat idoneo (Chen et al., 2011). Spostamenti di una specie verso quote maggiori, a causa sia dei cambiamenti climatici sia delle interazioni con altre specie, infatti, si riflettono necessariamente sulla riduzione dello spazio a disposizione che a sua volta comporta un aumento della densità della popolazione. Spostamenti verso quote maggiori, quindi, causano un incremento dei meccanismi regolatori densità dipendenti sia intraspecifici sia interspecifici in quanto si ha una maggiore sovrapposizione dell'areale delle due specie (Mason et al., 2014). Studiare gli spostamenti altitudinali delle specie montane, quindi, è importante non solo per determinare gli effetti del clima o dell'interazione interspecifica sul cambiamento dell'areale occupato, ma anche per determinare possibili meccanismi di modifica nella dinamica della popolazione.

Capitolo 2

Inquadramento specifico *Rupicapra rupicapra rupicapra*

2.1 Caratteristiche principali

Il camoscio alpino (*Rupicapra rupicapra rupicapra* Linnaeus, 1758) è una sottospecie del camoscio nord-occidentale (*Rupicapra rupicapra*) ed è un ungulato della famiglia dei bovidi distribuito su tutto l'arco alpino. Il mantello è di colore variabile in base alla stagione presentandosi di varie tonalità chiare del marrone in estate (Fig. 2.1.1) e colorazioni che vanno dal marrone scuro al grigio scuro fino al nero in inverno (Fig. 2.1.2) (Mustoni et al. 2002). La colorazione della testa è un carattere visivo molto evidente nei camosci perché ricca di contrasti: gola, parte frontale del cranio ed interno delle orecchie appaiono chiari mentre su ogni lato della testa è presente una banda scura che parte dalla base delle corna e raggiunge la bocca (Corlatti et al., 2020). Entrambi i sessi presentano corna uncinate di colore scuro che sono permanenti ed a crescita continua.

La maggior parte dei camosci vive in gruppi di dimensioni e composizione variabile a seconda del periodo dell'anno. Le femmine adulte, assieme ai piccoli ed alla quasi totalità delle giovani femmine, passano gran parte del tempo in gruppi di 10 - 20 individui o più. Assieme alle femmine spesso si possono trovare anche i giovani maschi o subadulti mentre i maschi adulti solo perlopiù solitari e si uniscono alle femmine solo durante il periodo degli amori. I maschi sessualmente maturi possono essere "vaganti"

ovvero si spostano liberamente alla ricerca di femmine con cui accoppiarsi o "territoriali" ovvero difendono delle piccole aree in cui tentano di monopolizzare l'accoppiamento con le femmine. Alla fine del periodo degli amori, che va da metà ottobre a metà dicembre, gli animali si spostano nelle zone di svernamento. La gestazione delle femmine dura circa 6 mesi, il parto avviene solitamente tra metà maggio e metà giugno (valori estremi 1° aprile - 31 luglio) (Fig. 2.1.3) (Mustoni et al. 2002).

Figura 2.1.1: Foto di camoscio con manto estivo (inizio agosto).

Figura 2.1.2: Foto di femmina di camoscio con manto invernale (fine settembre).

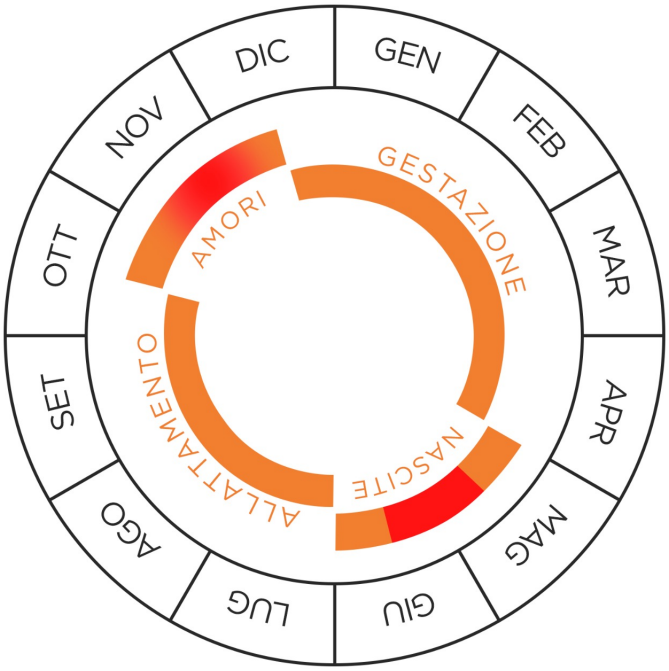

Figura 2.1.3: Schema del ciclo biologico annuale del camoscio.

2.2 Struttura della popolazione e riconoscimento

La classificazione teorica della popolazione in classi di età, che può essere più o meno semplificata, viene fatta in base ad aspetti socio - comportamentali ed in base alla morfologia degli individui. Per la quasi totalità delle operazioni di censimento si utilizza una suddivisione in classi di età abbastanza semplice che prevede le seguenti classi:

- piccoli - con meno di un anno di età
- giovani - con 1 anno di età compiuto (al posto del termine "giovane" gli individui con un anno di età vengono spesso chiamati con il nome inglese o tedesco, rispettivamente *yearling* o *jährling*)
- adulti - con età maggiore di 2 anni (questa categoria può essere, in base alle esigenze ed alle possibilità, suddivisa in: subadulti, 2-3 anni, adulti, 4-10 anni, ed anziani, più di 10 anni)

In natura il riconoscimento del sesso, così come il riconoscimento della classe di età, può essere fatto sulla base di diverse caratteristiche sia morfologiche che comportamentali. Le corna in particolare sono una caratteristica molto osservata che permette di distinguere sesso e classi di età.

2.3 Distribuzione spaziale geografica ed altitudinale

Il camoscio nord-occidentale si trova in tutta l'Europa centro - orientale fino al Caucaso. Il camoscio alpino invece, è distribuito in maniera naturale su tutta la catena delle Alpi (Italia, Francia, Svizzera, Austria, Germania, Slovenia e Croazia settentrionale) e, a seguito di introduzioni, lo si può ritrovare in Slovacchia, Repubblica Ceca ed anche in Nuova Zelanda. In Italia il camoscio alpino ha avuto una riduzione dell'areale, conclusasi negli anni '50, seguita dal recupero di tutto l'areale perso ed attualmente lo si trova ben distribuito su tutte le Alpi con densità differenti in base all'area considerata (Fig. 2.3.1). Le densità più elevate e le popolazioni con un maggior numero di individui sono state registrate nelle province autonome di Trento e Bolzano ed in Piemonte (Mustoni et al. 2002). Sulle Alpi italiane la popolazione di camoscio attualmente si aggira intorno ai 137000 esemplari (iucnredlist.org; Pellicioli, 2019).

Il camoscio vive principalmente su versanti ripidi e rocciosi ma può frequentare anche boschi di conifere e latifoglie, boscaglie di pino mugo, praterie, pietraie ed altre zone tipiche dell'alta montagna. La fascia altitudinale che va dagli 800 ai 2500 m s.l.m. viene generalmente occupata dal camoscio con una zona ottimale fra i 1500 ed i 2400 metri; possono però essere frequentate anche aree a quote più basse o più alte. La differente distribuzione altitudinale dei due sessi, che generalmente vede le femmine ad una quota maggiore rispetto ai maschi, varia da zona a zona ed a seconda del territorio e della densità di popolazione (Mustoni et al. 2002).

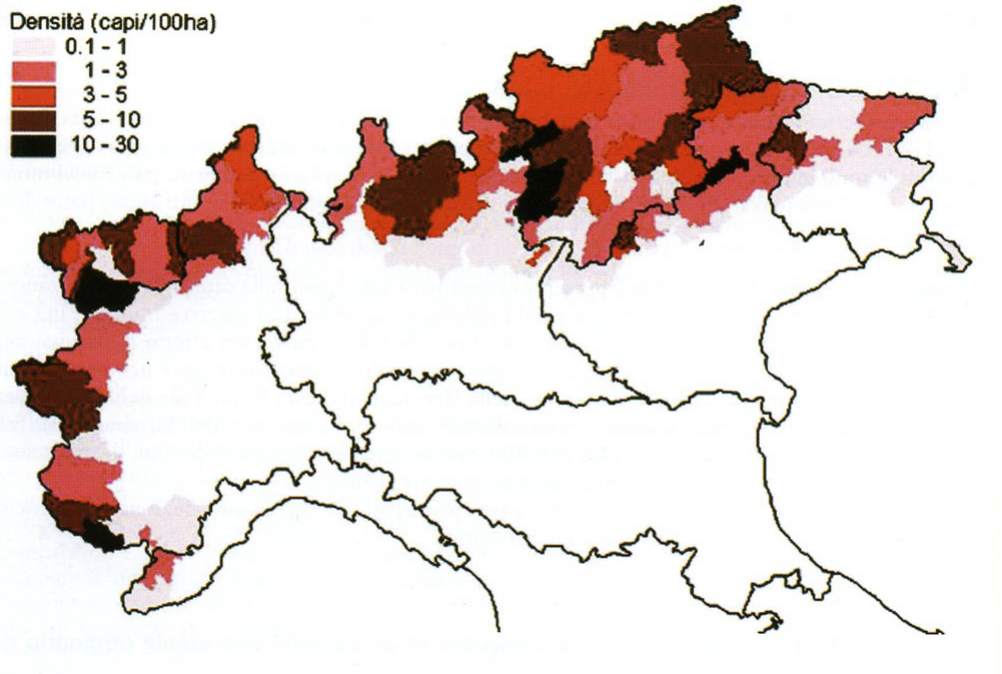

Figura 2.3.1: Distribuzione del camoscio alpino (*Rupicapra rupicapra rupicapra*) sull'arco alpino italiano. All'aumentare dell'intensità del colore rosso corrispondono densità maggiori della popolazione di camoscio (da Mustoni et al. 2002).

2.4 Drivers dinamica di popolazione del camoscio

2.4.1 Variabili densità indipendenti

Gli animali che vivono in ambiente montano, fra cui il camoscio alpino, devono far fronte a condizioni climatiche spesso estremamente variabili e difficili (Parmesan, 2006). Comprendere come il clima influenzi tali animali può facilitare la comprensione degli effetti che i cambiamenti climatici possono avere sulle popolazioni animali in generale (Willisch et al., 2013). È stato dimostrato come variazioni nelle temperature medie stagionali, nella piovosità estiva e nella quantità di precipitazioni invernali, che si riflettono necessariamente nella quantità di neve che si accumula al suolo, comportino una modifica sulla sopravvivenza degli individui di camoscio (Willisch et al., 2013; Chirichella et al., 2021). Inverni particolarmente rigidi possono aumentare notevolmente la mortalità degli individui, soprattutto dei piccoli e dei più deboli, causando un calo nella numerosità totale della popolazione (Jonas et al.,2017).

Gli effetti climatici, densità indipendenti, si osservano spesso attraverso una modifica nella disponibilità e nella qualità del foraggio che a sua volta può portare

a modifiche nei tassi di sopravvivenza (Chirichella et al., 2021). Un aumento delle temperature così come una variazione nella piovosità può portare ad un anticipo nel rinverdimento dell'erba nei pascoli alpini (*greening*). Questo può causare uno sfasamento temporale nella disponibilità di foraggio così come una riduzione nel periodo di disponibilità del foraggio di migliore qualità (Pettorelli et al., 2007). Entrambi questi fenomeni possono avere effetti negativi sulla sopravvivenza degli individui di camoscio e sulla natalità (Pettorelli et al., 2007; Scornavacca et al., 2016; Lovari et al., 2020; Chirichella et al., 2021).

2.4.2 Interazione intraspecifica

In ambiente montano, così come in tutte le zone dove le risorse sono limitate, l'interazione intraspecifica è particolarmente importante. Effetti densità dipendenti legati alla numerosità della popolazione sono conosciuti e riportati anche per il camoscio. Nella letteratura scientifica esistono studi che riportano gli effetti della densità delle popolazioni sulla sopravvivenza dei piccoli (Willisch et al., 2013), degli *yearling* (Willisch et al., 2013; Chirichella et al., 2021) e degli adulti sia maschi che femmine (Capurro et al., 1997; Willisch et al., 2013). In tutti i casi un aumento nella densità della popolazione è associato negativamente alla sopravvivenza. È stato anche dimostrato che, oltre alla sopravvivenza, anche la massa corporea dei giovani camosci diminuisce all'aumentare della densità della popolazione (Garel et al., 2011).

2.4.3 Interazione interspecifica con il cervo

L'alimentazione di cervo (*Cervus elaphus*) e camoscio, dove queste due specie sono simpatriche, ha una percentuale di sovrapposizione media pari a circa l'80% durante tutto l'anno (Bertolino et al., 2009; Lovari et al., 2014). Ciò, specialmente se le risorse sono limitate, è una potenziale causa di competizione fra le due specie. Entrambe le specie sono pascolatori intermedi (*intermediate feeder*) ovvero si alimentano sia di piante erbacee che legnose. In particolare, il camoscio si nutre prevalentemente di graminacee e dicotiledoni ma, a seconda del periodo e della disponibilità, può assumere percentuali importanti di foglie e ramoscelli di arbusti e gemme di latifoglie o conifere. L'alimentazione del cervo, invece, cambia di stagione in stagione e per più della metà è costituita da graminacee, seppur siano molto importanti anche le dicotiledoni, gli apici

vegetativi, le foglie e le cortecce di alberi ed arbusti (Mustoni et al. 2002; Bertolino et al., 2009). Alcuni studi condotti nel Parco Nazionale d'Abruzzo, Lazio e Molise fra il cervo ed il camoscio appenninico (*Rupicapra pyrenaica ornata*) hanno evidenziato come quest'ultimo effettui cambiamenti nella dieta proporzionali alla densità della popolazione di cervo presente nello stesso luogo (Lovari et al., 2014; Ferretti et al., 2015, 2019). Questi studi, inoltre, hanno riportato come la presenza del cervo cambi anche il comportamento alimentare dei camosci, e non solo la composizione della dieta, causando una riduzione nella frequenza di foraggiamento (*bite rate*). Fenomeni simili potrebbero essere potenzialmente presenti anche nelle popolazioni di camoscio alpino in presenza del cervo. Le interpretazioni più plausibili per spiegare la variazione del comportamento alimentare dei camosci sono principalmente tre. In primis l'uso di piante meno appetibili da parte del camoscio porterebbe ad aumentare il tempo di masticazione riducendo il tasso di foraggiamento. Come seconda ipotesi la frammentazione delle aree a buona copertura vegetale porterebbe ad un aumento nel tempo di spostamento da una zona di foraggiamento ad un'altra causando, anche in questo caso, una diminuzione nel tasso di foraggiamento (Lovari et al., 2014; Ferretti et al., 2015). Una terza possibilità è che in pascoli impoveriti aumenti la competizione intraspecifica, in tal caso un maggior stress sociale tra individui può portare ad una maggiore frequenza nella vigilanza piuttosto che nel foraggiamento (Sirot, 2000; Ferretti et al., 2019).

Un' altro possibile meccanismo di interazione interspecifica fra cervo e camoscio è quello legato alle interazioni dirette di aggressione o di allontanamento di una specie causato direttamente o indirettamente dall'altra specie. Questi fenomeni sono abbastanza comuni per quanto riguarda specie predatrici ma possono esistere, seppur in natura siano molto rare, anche fra gli ungulati selvatici ed in particolare fra quelli che condividono le stesse risorse. Fenomeni di aggressione e di allontanamento diretto sono stati registrati all'interno del Parco Regionale della Maremma fra il capriolo (*Capreolus capreolus*) ed il daino (*Dama dama*) con quest'ultimo che è risultato scacciare per più dell'80% dei casi il capriolo, specialmente quando questo non si trovava in gruppo con altri conspecifici (Ferretti et al., 2008, 2011).

2.5 Cervo e camoscio nel Parco Nazionale dello Stelvio

Il Parco Nazionale dello Stelvio presenta una popolazione di camoscio con una buona densità e un'abbondante popolazione di cervi. A partire dal 1983, inoltre, all'interno del settore trentino del Parco vengono effettuati annualmente conteggi standardizzati per la popolazione di cervo e per quella di camoscio. Il cervo, storicamente presente all'interno dei territori del Parco, risultava estinto nei primi anni '70. A partire da quegli anni, però, ha ricolonizzato naturalmente tutti i territori precedentemente occupati; prima con pochi individui e poi con numeri sempre più abbondanti. La crescita della popolazione di cervo è continuata fino a circa l'anno 2000 quando la numerosità si è assestata su un valore medio stimato di circa 1400 individui (abbondanza massima di 2085 esemplari stimati in tutta l'area trentina del Parco, registrata nel 2008) (Bonardi et al., 2017). Il camoscio, invece, dopo un iniziale incremento dell'abbondanza, parallelo all'incremento del cervo, a partire dalla seconda metà degli anni '90 ha subito un calo nel numero degli individui con abbondanza minima pari a 638 individui stimati nel 2019 (Fig. 2.5.1). Questo andamento suggerisce un potenziale impatto negativo del cervo sulla dinamica di popolazione del camoscio (Corlatti et al., 2019).

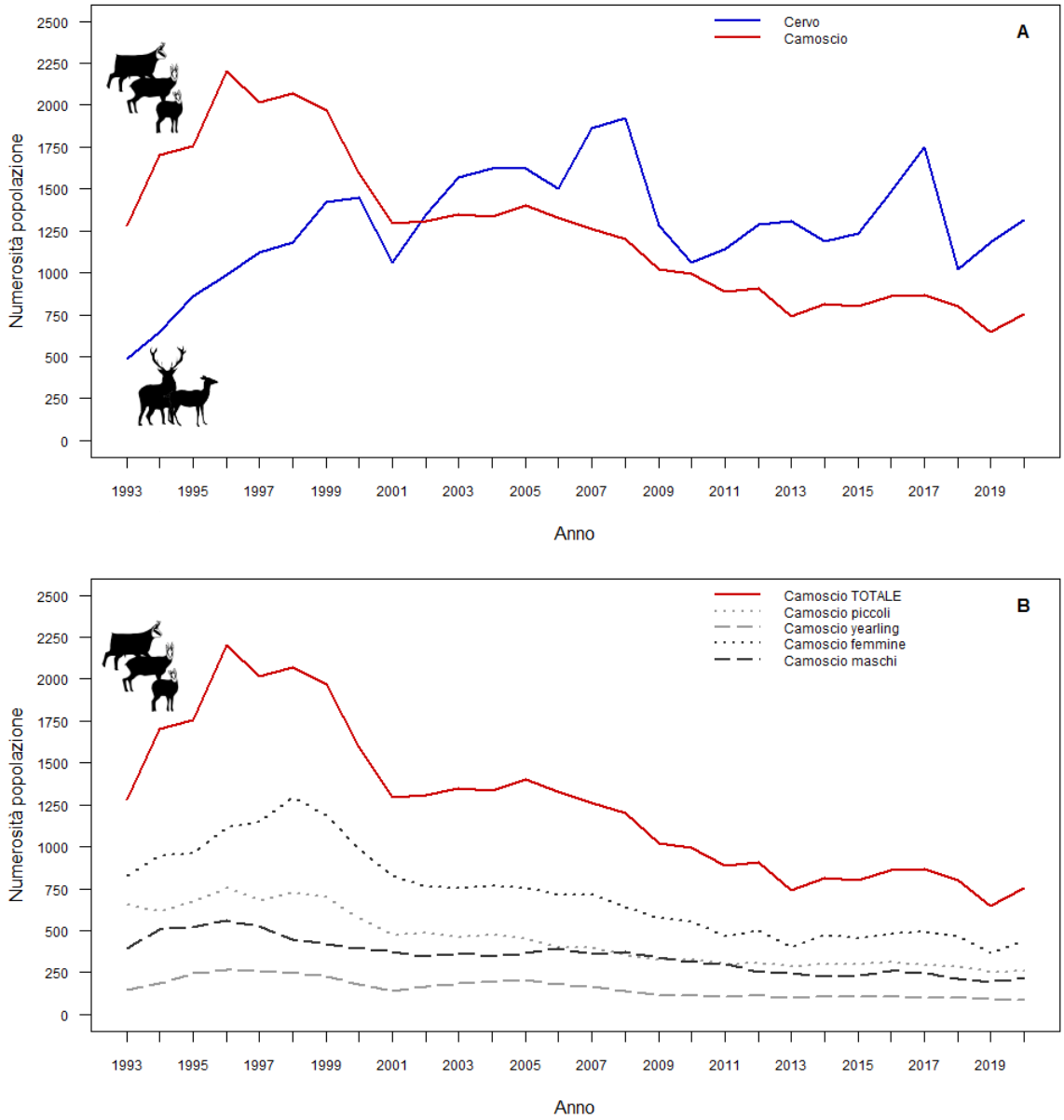

Figura 2.5.1: Trend temporale dell'abbondanza di cervo e camoscio dal 1993 al 2020 nel settore trentino del Parco Nazionale dello Stelvio. **A** Andamento della popolazione di cervo (in blu) e della popolazione di camoscio (in rosso). **B** Andamento totale della popolazione di camoscio (in rosso) con suddivisione della popolazione di camoscio in quattro categorie di età e sesso: piccoli (grigio chiaro punteggiato), *yearling*, ovvero individui di un anno (grigio chiaro tratteggiato), femmine di 2 o più anni (grigio scuro punteggiato) e maschi di 2 o più anni (grigio scuro tratteggiato). Le linee sono state tracciate sulla base dei dati dei conteggi annuali a cui è stato applicato un fattore di sottostima per poi essere ulteriormente filtrati con un modello state - space.

Capitolo 3

Ipotesi ed obiettivi

3.1 Dinamica di popolazione

Corlatti et al. (2019) hanno dimostrato come il tasso di crescita delle popolazioni di camoscio fra l'anno [t] e l'anno [t+1] sia influenzato negativamente dall'abbondanza di cervo all'anno [t-1] oltre che dall'effetto sinergico di precipitazioni invernali e densità di camosci. Questo studio ha come scopo principale quello di indagare come la presenza di cervo e l'interazione fra precipitazioni e densità di camoscio influenzino alcuni parametri demografici quali tasso di natalità, tasso di sopravvivenza dei piccoli, tasso di sopravvivenza degli adulti diviso nei due sessi. Possiamo quindi formulare quattro ipotesi principali:

- IDP1 = la presenza di cervo all'anno [t-1] e l'interazione fra precipitazioni e densità di camoscio influenza il tasso di natalità all'anno [t]
- IDP2 = la presenza di cervo all'anno [t-1] e l'interazione fra precipitazioni e densità di camoscio influenza il tasso di sopravivenza dei piccoli fra l'anno [t] e l'anno [t+1]
- IDP3 = la presenza di cervo all'anno [t-1] e l'interazione fra precipitazioni e densità di camoscio influenza il tasso di sopravivenza delle femmine adulte fra l'anno [t] e l'anno [t+1]
- IDP4 = la presenza di cervo all'anno [t-1] e l'interazione fra precipitazioni e densità di camoscio influenza il tasso di sopravivenza dei maschi adulti fra l'anno

[t] e l'anno [t+1]

In questo studio, inoltre, ci si pone come ulteriore obiettivo quello di indagare una quinta ipotesi IDP5, ovvero che il tasso di crescita della popolazione di camoscio sia influenzato negativamente dal cervo in maniera indiretta attraverso uno dei quattro parametri demografici presi in considerazione.

A partire dalle ipotesi, quindi, i risultati attesi sono che il cervo e l'interazione fra le variabili meteorologiche e la densità dei camosci influenzino negativamente tutti e quattro i tassi considerati; basandosi sulla letteratura scientifica, però, mi aspetto che gli effetti delle variabili prese in considerazione siano differenti sui quattro parametri demografici indagati. Nello specifico mi aspetto che il cervo influenzi maggiormente il tasso di natalità e la sopravvivenza dei piccoli piuttosto che la sopravvivenza degli adulti.

3.2 Dinamica spaziale

L'obbiettivo principale dell'analisi spaziale è verificare se esiste un fattore biotico o abiotico che causi l'eventuale spostamento di quota dei camosci. Poiché i dati altitudinali a disposizione per il camoscio sono esclusivamente estivi, gli unici fattori che ho potuto testare facilmente sono la temperatura media estiva, aprile - luglio, e lo spostamento di quota del cervo. È quindi possibile formulare 4 diverse ipotesi:

- IDS1 = lo spostamento di quota dei camosci è una conseguenza solo delle temperature medie estive (variabili climatiche)
- IDS2 = lo spostamento di quota dei camosci è una conseguenza solo della quota media di presenza del cervo (variabili biotiche)
- IDS3 = lo spostamento di quota dei camosci è una conseguenza dell'interazione fra le temperature medie estive e la quota media di presenza del cervo (variabili sia climatiche che biotiche)
- IDS4 = lo spostamento di quota dei camosci non è dipendente da nessuno dei fattori presi in considerazione

Ci si aspetta che IDS3 sia la più supportata rispetto alle singole IDS1 ed IDS2, mentre IDS4 dovrebbe essere la meno probabile. Questo perché, anche in base alla letteratura scientifica, è ipotizzabile che lo spostamento di quota dei camosci non sia indipendente da fattori climatici e biotici ma dipenda da entrambi questi fattori seppur in maniera differente. Inoltre ci si può aspettare che un innalzamento della temperatura, così come l'innalzamento dei cervi a quote maggiori, siano relazionati positivamente con l'innalzamento dei camosci verso quote maggiori.

Capitolo 4

Materiali e metodi

4.1 Area di studio

Il Parco Nazionale dello Stelvio è situato nelle Alpi centrali italiane (46°422 N, 10°699 E) e si estende su quattro province: Bolzano (Alto Adige), Brescia (Lombardia), Sondrio (Lombardia) e Trento (Trentino) per un totale di circa 130 700 ettari. L'area di studio, che coincide con il settore trentino del Parco, ha un'estensione di 17 528 ettari compresi fra i 1170 e i 3700 metri s.l.m. (Fig. 4.1.1).

Il clima è di tipo alpino con una forte escursione termica fra le stagioni. La temperatura media estiva degli ultimi trent'anni, misurata nelle stazioni meteorologiche presenti in valle, è di circa 14.4 °C con temperatura massima registrata il 27 giugno 2019 pari a 25.7 °C. Mentre la temperatura media invernale dello stesso periodo è di -0.4 °C con picco minimo di -13.2 °C registrato il 27 febbraio 2018. Le precipitazioni medie annue sono approssimativamente di 1000 mm secondo dati degli ultimi vent'anni. Circa il 33% dell'area di studio è coperta da boschi misti di conifere con prevalenza di abete rosso (*Picea abies*), larice (*Larix decidua*) e pino cembro (*Pinus cembra*). Sopra i 2200 m s.l.m. dominano le praterie alpine dove le specie prevalenti sono *Carex curvula*, *Festuca halleri* e *Festuca varia* (Corlatti et al., 2019).

Dal punto di vista faunistico oltre al camoscio ed il cervo, sono presenti fra gli ungulati anche capriolo (*Capreolus capreolus*) e stambecco (*Capra ibex*). Sono inoltre presenti numerose specie di avifauna protette (gipeto *Gypaetus barbatus*, gallo cedrone *Tetrao urogallus*, pernice bianca *Lagopus muta*, picchio rosso maggiore *Dendrocopos*

major) fra cui anche l'aquila reale (*Aquila chrysaetos*) che può avere un impatto predatorio, seppur limitato, sui piccoli di camoscio (Bertolino, 2003; Scornavacca et al., 2005). I grandi predatori quali orso (*Ursur arctos*) e lupo (*Canis lupus*) sono invece rari, con la presenza stabile del secondo solo negli ultimi anni.

All'interno dell'area di studio la presenza umana è relativamente abbondante. Oltre a piccoli centri abitati situati in valle, l'attività antropica è presente anche in quota, soprattutto legata alle attività turistica e lavorativa con sfruttamento dei pascoli alpini per attività pastorali di ovini e bovini. La caccia è vietata su tutto il territorio del Parco.

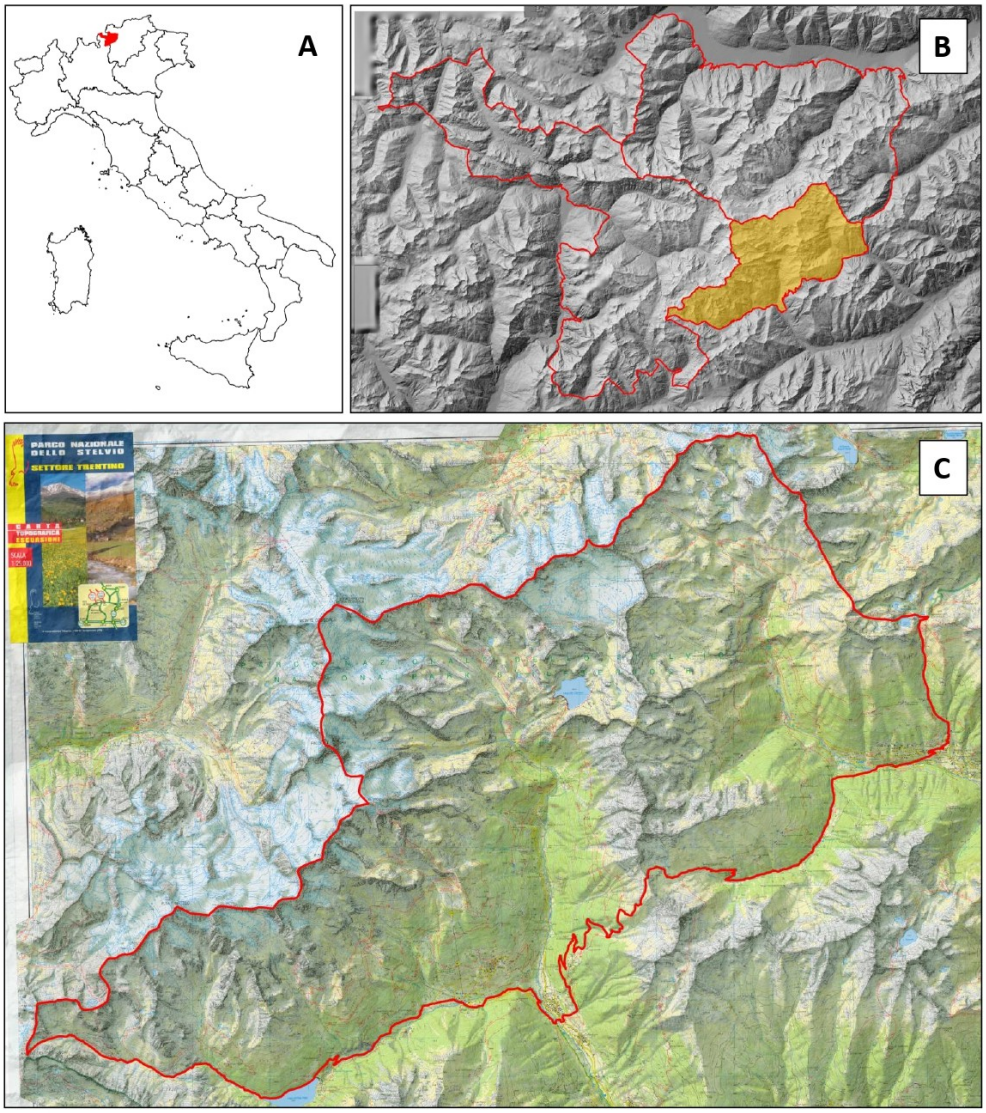

Figura 4.1.1: Inquadramento geografico dell'area di studio. **A** Localizzazione del Parco Nazionale dello Stelvio all'interno dei conifni nazionali italiani (in rosso l'area del Parco). **B** Parco Nazionale dello Stelvio suddiviso nei tre settori: Parco lombardo, Parco altoatesino e Parco trentino (in rosso i confini del parco e dei tre settori, in giallo il settore trentino). **C** Area di studio ovvero il settore trentino del Parco Nazionale dello Stelvio (in rosso i confini dell'area di studio)

4.2 Raccolta dati

4.2.1 Conteggi estivi di camoscio

La stima del numero di camosci viene effettuata utilizzando il metodo del *block count*, ovvero il conteggio degli animali attraverso osservazioni dirette degli individui da posizioni di vantaggio o lungo transetti (Loison et al., 2006; Herrero et al., 2011; Corlatti et al., 2015). Questo metodo prevede la suddivisione del territorio in parcelle che vengono definite sulla base della morfologia del territorio (es. valli, torrenti, creste). Ciascuna parcella viene indagata singolarmente e simultaneamente ai settori limitrofi; ogni anno, a fine luglio, dalle 5:00 alle 10:00, due operatori qualificati percorrono a piedi l'intero settore cercando a vista gli animali tramite l'ausilio di binocoli e cannocchiali ad alto ingrandimento. Ogni avvistamento viene registrato, con particolare attenzione al numero di individui per gruppo, al sesso ed alla loro età. Gli individui vengono classificati in piccoli (meno di un anno), *yearlings* (di un anno compiuto), femmine adulte e maschi adulti (con più di due anni); nel caso non sia possibile determinare con certezza il sesso gli individui vengono classificati come indeterminati. Viene inoltre segnata la localizzazione di ogni gruppo che deve essere riportata su carte geografiche prestampate. Quest'ultimo protocollo, assieme al continuo collegamento radio fra i gruppi per segnalare gli spostamenti degli animali attraverso parcelle limitrofe, riduce di molto il rischio di doppie segnalazioni. Durante questi censimenti si riportano, complete di numerosità dei gruppi, suddivisione in sessi e localizzazione, anche le osservazioni di cervi.

All'interno dell'area di studio sono state individuate 37 parcelle che coprono un'area di 13 400 ettari (media $\pm$ deviazione standard: 392 $\pm$ 179 ettari). La durata dei censimenti è di 4 giorni suddivisi nell'arco di due settimane; la divisione delle parcelle nei quattro giorni viene effettuata in modo da minimizzare la possibilità di doppi conteggi (generalmente si separano le parcelle di valli diverse o di versanti opposti della stessa valle).

Il numero totale di camosci contati in tutti i settori rappresenta la dimensione stimata della popolazione all'interno dell'area di studio. Questo metodo di stima della popolazione è stato confrontato con il metodo di cattura, marcatura e riavvistamento (considerato come uno dei migliori metodi per ottenere la stima della numerosità di una

popolazione di ungulati) ed è risultato che i dati raccolti tramite il conteggio diretto degli animali da punti di vantaggio, nonostante una sottostima costante di anno in anno dell'effettivo numero degli individui all'interno della popolazione, siano attendibili per determinare la dinamica di popolazione (Loison et al., 2006). È stato inoltre mostrato, sulla base del confronto dei dati grezzi con dati dalla quale è stato tolto l'errore di osservazione, che i conteggi a vista da punti di vantaggio comportino un basso errore di osservazione (Corlatti et al., 2019).

4.2.2 Conteggi primaverili di cervo

La dimensione della popolazione di cervo viene stimata attraverso la tecnica dei conteggi primaverili con faro (*spring spotlight count*) (Corlatti et al., 2016; Bonardi et al., 2017). Ogni anno, nel periodo fra aprile e maggio, vengono condotte tre sessioni di conteggio che consistono nel percorrere con un'autovettura le strade forestali presenti nel fondovalle dell'area di studio. Durante ogni sessione vengono percorse le stesse strade in un orario compreso fra le 23:00 e le 3:00 per individuare ,tramite l'ausilio di un faro direzionale, i gruppi di cervi, dei quali vengono determinate sia la dimensione sia la suddivisione in fasce di età e sesso. Su ogni vettura sono presenti tre operatori con mansioni diverse: uno addetto alla guida, uno addetto all'utilizzo del faro direzionale per l'individuazione dei gruppi di cervi ed il terzo addetto alla determinazione delle caratteristiche del gruppo sopra menzionate.

Solo i dati relativi alla sessione di monitoraggio che presenta il maggior numero di individui contati vengono utilizzati per le analisi (Corlatti et al., 2016; Bonardi et al., 2017). Come per il metodo di *block count* utilizzato per i camosci, anche questo metodo di stima della popolazione è stato confrontato con il metodo di cattura marcatura e riavvistamento ed anche in questo caso è risultato che i dati raccolti con la tecnica dello *spotlight counts* sono attendibili ai fini dello studio della dinamica di popolazione (Corlatti et al., 2016; Bonardi et al., 2017).

4.2.3 Variabili climatiche

I dati meteorologici, utilizzati sia per l'analisi demografica che per quella spaziale, sono stati ricavati da una stazione meteorologica, facente parte della rete di stazioni meteo provinciale, presente all'interno dell'area di studio. I dati utilizzati sono quelli

relativi alla temperatura giornaliera (in °C) e quelli delle precipitazioni giornaliere (in mm di precipitazione). Le temperature giornaliere sono state utilizzate per ottenere la temperatura media stagionale del periodo di aprile - luglio mentre le precipitazioni giornaliere sono state sommate per ottenere le precipitazioni totali dei periodi gennaio - marzo e aprile - luglio.

4.3 Creazione del dataset

I dati raccolti per l'analisi demografica fanno riferimento ad un arco temporale compreso tra il 1993 e il 2020, per un totale di 28 anni. Il *dataset* usato per le analisi spaziali invece comprende dati raccolti dal 1999 fino al 2020, con l'esclusione dell'anno 2000, per un totale di 21 anni.

4.3.1 Dinamica di popolazione

Di anno in anno i dati provenienti da ciascun conteggio, primaverile ed estivo, sono diventati parte di un *dataset* generale, aggiornato annualmente, che raccoglie tutte le informazioni relative ai gruppi di animali avvistati. Da questo *dataset* è stato in seguito costruito un *subset*. In particolare, ai fini delle analisi sono state inserite le seguenti variabili: abbondanza di camoscio all'anno [t] ed all'anno [t-1] ricavate dai censimenti estivi, abbondanza di cervo all'anno [t-1] ricavata dai censimenti primaverili, i quattro parametri demografici analizzati e i dati meteorologici, in particolare i dati di precipitazione. Per correttezza biologica tutti i dati meteorologici sono stati suddivisi in anni biologici nonostante tutti gli altri dati siano organizzati in anni solari. Quindi, i dati relaitvi alle precipitazioni invernali dell'anno solare [t+1] sono stati confrontati con i dati demografici dell'anno solare [t] (Fig. 4.3.1). Per la creazione del grafico dei trend temporali delle popolazioni di cervo e camoscio (Fig. 2.5.1) e per il calcolo dei parametri demografici è stato inoltre creato ed utilizzato un secondo *dataset* contenente le informazioni relative alla composizione della popolazione di camoscio (numero di piccoli, di *yearling* di femmine adulte e di maschi adulti). In questo secondo *dataset* gli individui che, durante i censimenti, venivano classificati come indeterminati sono stati suddivisi fra *yearling*, femmine e maschi adulti sulla base dei rapporti annuali fra queste tre categorie.

I dati provenienti da conteggi a vista sottostimano la reale dimensione della popolazione. Per questo sono stati applicati dei fattori di sottostima, pari a 0.35 per i dati di cervo (Bonardi et al., 2017) e 0.20 per i dati di camoscio (Corlatti et al., 2015), per avere dei dati il più possibile vicini alla realtà. I due fattori sono stati ottenuti dalla comparazione di diversi metodi per la valutazione della numerosità di popolazione. Oltre all'applicazione dei fattori di sottostima, tutti i dati sono stati ulteriormente filtrati con un modello *state-space* il quale permette di separare il reale andamento della popolazione dagli errori derivanti dall'osservazione che possono qunidi essere esclusi per ottenere solo l'effettiva abbondanza della popolazione (Corlatti et al., 2019; Kavčić et al., 2019).

Per verificare le ipotesi sono stati calcolati quattro parametri demografici: *Birth Rate*, ovvero il tasso di natalità all'anno [t], calcolato come il rapporto tra il numero di piccoli all'anno [t] e il numero di femmine all'anno [t]; *Kid Survival*, ovvero il tasso di sopravivenza dei piccoli fra l'anno [t] e l'anno [t+1], calcolato come il rapporto fra il numero di *yearling* all'anno [t+1] ed il numero di piccoli all'anno [t]; *Female Survival*, ovvero il tasso di sopravivenza delle femmine adulte fra l'anno [t] e l'anno [t+1], calcolato come il rapporto fra il numero di femmine adulte all'anno [t+1] e la somma tra il numero di femmine adulte all'anno [t] e metà del numero di *yearling* all'anno [t]; *Male Survival* ovvero il tasso di sopravivenza dei maschi adulti fra l'anno [t] e l'anno [t+1], calcolato come il rapporto fra il numero di maschi adulti all'anno [t+1] e la somma tra il numero di maschi adulti all'anno [t] e metà del numero di *yearling* all'anno [t] (Fig. 4.3.1). Il calcolo dei tassi di sopravvivenza degli adulti, sia femmine che maschi, comprende l'inserimento al denominatore di metà degli *yearling* all'anno [t]. Questo parametro serve per tenere conto del fatto che gli *yearling* dell'anno [t] all'anno [t+1] saranno adulti ed in particolare metà di questi saranno femmine e metà maschi in quanto, per i camosci, non c'è differenza significativa nel tasso di mortalità dei due sessi (Corlatti et al., 2012).

$$Tasso\ di\ natalità = \frac{piccoli\ [t]}{femmine\ [t]}$$

$$Tasso\ di\ sopravvivenza\ dei\ piccoli = \frac{yearling\ [t+1]}{piccoli\ [t]}$$

$$Tasso\ di\ sopravvivenza\ delle\ femmine\ adulte = \frac{femmine\ [t+1]}{femmine\ [t] + \frac{1}{2}yearling\ [t]}$$

$$Tasso\ di\ sopravvivenza\ dei\ maschi\ adulti = \frac{maschi\ [t+1]}{maschi\ [t] + \frac{1}{2}yearling\ [t]}$$

I dati utilizzati per i calcoli, derivanti da un processo di censimento, possono risentire di errori e può quindi capitare di ottenere valori superiori a 1 nei tassi di sopravvivenza. Questo sarebbe sbagliato da un punto di vista biologico e per tale motivo sì è ritenuto necessario standardizzare tutti i valori finali dei parametri demografici. I tassi di sopravvivenza degli individui adulti, sia femmine che maschi, sono stati quindi standardizzati dividendo tutti i risultati per il valore massimo ottenuto in modo da avere valori finali compresi fra 0 e 1 mantenendo però costante il rapporto tra un anno e l'altro.

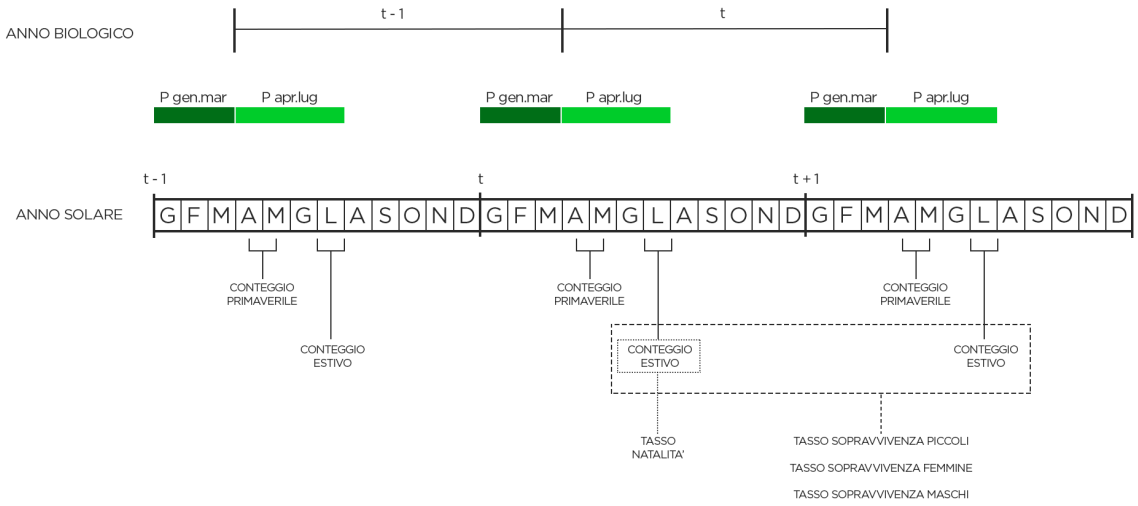

Figura 4.3.1: Linea del tempo con la successione degli eventi sulla base della suddivisione in anni solari (suddivsi nei mesi) e in anni biologici; vengono riportate le precipitazioni invernali e le precipitazioni primaverili - estive (rispettivamente verde scuro e verde chiaro) ed i conteggi annuali primaverili di cervo ed estivi di camoscio. Vengono inoltre riportati i parametri demografici calcolati indicando la provenienza temporale dei dati utilizzati per il calcolo.

4.3.2 Dinamica spaziale

Il *dataset* utilizzato per le analisi di dinamica spaziale, come per le analisi di dinamica di popolaione, è stato ricavato dal *dataset* generale aggiornato annualmente. I dati utilizzati sono quelli relativi ad ogni singolo avvistamento di camosci avvenuto durante i censimenti estivi a partire dal 1999 ad oggi. Ciascuna osservazione, oltre al numero di camosci osservato, con e senza piccoli, riporta l'altitudine alla quale sono stati osservati, la temperatura media della stagione primaverile dell'anno e l'altitudine media complessiva di tutti i cervi individuati durante i censimenti estivi dell'anno.

Non esistono dati riguardanti l'anno 2000 in quanto in quell'anno non è stato effettuato alcun tipo di censimento.

4.4 Analisi statistiche dinamica di popolazione

Per indagare la variazione dei quattro parametri demografici in funzione delle variabili predittive prese in considerazione ho utilizzato un approccio basato sulla costruzione di modelli lineari. Per le analisi statistiche è stato utilizzato il programma R 3.6.1 (R Core Team 2020) in RStudio 1.2.5001 (RStudio Team 2019).

4.4.1 Analisi statistiche preliminari

Inizialmente ho indagato le relazioni tra i predittori e le variabili di risposta utilizzando il pacchetto PerformanceAnalytics (Brian & Carl 2020). Questo permette di capire quali sono le variabili indipendenti che hanno un effetto potenziale sulla variabile dipendente analizzata di volta in volta. Sulla base dei risultati ottenuti ho poi creato quattro modelli lineari globali, uno per ciascuna variabile dipendente (tasso di natalità, tasso di sopravvivenza dei piccoli, tasso di sopravvivenza delle femmine e tasso di sopravvivenza dei maschi), utilizzando la funzione *lm*. Il modello globale differisce leggermente fra *birth rate* e le altre variabili dipendenti in quanto il tasso di natalità è calcolato all'anno [t] mentre i tre tassi di sopravvivenza sono calcolati fra l'anno [t] e l'anno [t+1]. Questo implica che le tempistiche con cui le variabili indipendenti influenzano la variabile dipendente sono differenti.

I modelli globali generati sono i seguenti:

$$Tasso\ di\ natalità_{[t]} \sim \beta_0 \ + \ \beta_1 \cdot Tasso\ di\ natalità_{[t-1]} \ + \ (\beta_2 \cdot P\ gen.mar_{[t-1]} \ + \ \beta_3 \cdot P\ apr.lug_{[t-1]}) \ \times \ (\beta_4 \cdot N\ camosci_{[t-1]} \ + \ \beta_5 \cdot N\ cervi_{[t-1]})$$

$$Tasso\ di\ sopravvivenza\ dei\ piccoli_{[t]} \sim \beta_0 \ + \ \beta_1 \cdot Tasso\ di\ sopravvivenza\ dei\ piccoli_{[t-1]} \ + \ (\beta_2 \cdot P\ gen.mar_{[t]} \ + \ \beta_3 \cdot P\ apr.lug_{[t]}) \ \times \ (\beta_4 \cdot N\ camosci_{[t]} \ + \ \beta_5 \cdot N\ cervi_{[t-1]})$$

$$Tasso\ di\ sopravvivenza\ delle\ femmine_{[t]} \sim \beta_0 \ + \ \beta_1 \cdot Tasso\ di\ sopravvivenza\ delle\ femmine_{[t-1]} \ + \ (\beta_2 \cdot P\ gen.mar_{[t]} \ + \ \beta_3 \cdot P\ apr.lug_{[t]}) \ \times \ (\beta_4 \cdot N\ camosci_{[t]} \ + \ \beta_5 \cdot N\ cervi_{[t-1]})$$

$$Tasso\ di\ sopravvivenza\ dei\ maschi_{[t]} \sim \beta_0 \ + \ \beta_1 \cdot Tasso\ di\ sopravvivenza\ dei\ maschi_{[t-1]} \ + \ (\beta_2 \cdot P\ gen.mar_{[t]} \ + \ \beta_3 \cdot P\ apr.lug_{[t]}) \ \times \ (\beta_4 \cdot N\ camosci_{[t]} \ + \ \beta_5 \cdot N\ cervi_{[t-1]})$$

Tutti i modelli contengono un termine autoregressivo (autocorrelazione temporale), ovvero il primo parametro che ha struttura $\beta_1 \cdot Variabile\ di\ risposta_{[t-1]}$ in modo da tenere in considerazione la correlazione temporale rilevata durante le analisi preliminari. Di ogni modello globale sono state ispezionate la distribuzione dei residui tramite la funzione *simulateResiduals* del pacchetto DHARMa (Hartig 2020), l'autocorrelazione temporale, tramite la funzione *check_ autocorrelation* del pacchetto performance e tramite la funzione *testTemporalAutocorrelation* del pacchetto DHARMa (Hartig 2020), ed il Variance Inflaction Factor (VIF), tramite la funzione *vif* del pacchetto car (Fox & Weisberg 2019).

4.4.2 Creazione e selezione dei modelli

Per verificare le quattro ipotesi relative allo studio sulla dinamica di popolazione, a partire dai quattro modelli globali sono stati ricavati 19 modelli più semplici per ogni variabile dipendente considerata. Questi 19 modelli sono stati creati tenendo in considerazione l'ecologia e la biologia del camoscio (la lista di tutti i modelli utilizzati è riportata nello script di R della dinamica di popolazione, Appendice A). In ogni

modello lineare, oltre alla variabile di autocorrelazione, sono stati inseriti al massimo 3 predittori alla volta. Questo è stato fatto per evitare problemi di *overfitting* dei dati e per mantenere la regola secondo cui servono almeno 7-10 *datapoint* per variabile inserita all'interno del modello (Kutner et al., 2004).

La selezione dei modelli migliori è stata effettuata utilizzando due differenti metodologie. In primo luogo, i modelli sono stati classificati secondo il loro valore di AICc (*Aikake Information Criterion* per campioni di piccole dimensioni). Valori più bassi di AICc indicano modelli relativamente migliori; per questo motivo, per ogni parametro demografico, sono stati selezionati solo i modelli che presentano un ΔAICc inferiore a 4 dal modello migliore. In secondo luogo, i modelli sono stati classificati secondo il loro valore di RMSE (*Root Mean Square Error*) che quantifica l'errore del modello. Il modello migliore selezionato con il metodo dell'RMSE è quello che presenta errore quadratico medio inferiore rispetto agli altri. Questo secondo metodo è stato applicato perché, rispetto all'AICc, permette di controllare meglio eventuali porblemi di adattamento eccessivo (*overfitting*) oltre che per effettuare un ulteriore controllo della selezione dei modelli, rispetto al solo metodo dell'AICc.

Come per i modelli globali, anche i modelli selezionati tramite AICc sono stati validati applicando le funzioni *simulateResiduals* e *testTemporalAutocorrelation* del pacchetto DHARMa (Hartig 2020) e la funzione *check_model* del pacchetto performance (Lüdecke, Makowski, Waggoner & Patil 2020). Quest'ultima funzione permette di verificare, in maniera visiva, che il modello non violi le assunzioni dei modelli lineari. Le prime due funzioni, invece, permettono di effettuere un controllo, sempre in maniera visiva, rispettivamente della distribuzione dei residui e dell'autocorrelazione temporale.

La stima dei coefficienti (*effect size* e intervallo di confidenza al 95%) è stata ottenuta mediando i parametri dei modelli validati (cioè con $\Delta\text{AICc} < 4$) per ogni parametro demografico. Infine, sono stati indagati graficamente gli effetti marginali delle variabili predittive con il pacchetto visreg (Breheny & Burchett 2017).

4.4.3 Path analysis

Per verificare l'ipotesi IDP5, ovvero che l'abbondanza di cervo influenzi negativamente il tasso di crescita della popolazione di camoscio non direttamente, ma mediato dal tasso di nascite e dai tassi di sopravvivenza di piccoli ed adulti, ho utilizzato il metodo della *path analysis*. Questo metodo permette di stimare gli effetti diretti ed indiretti di un modello causale creato a priori sulla base della plausibilità biologica e sulla base della mia ipotesi. Per poter applicare il metodo della *path analysis* sono stati quindi generati quattro modelli ipotetici di causa-effetto fra le variabili analizzate. Il modello A tiene conto dell'interazione diretta fra la densità del cervo nell'anno [t-1] e il tasso di natalità (*birth rate*) nell'anno [t], dell'interazione diretta fra il tasso di nascite ed il tasso di crescita della popolazione di camoscio (Y camosci) e dell'interazione indiretta fra la densità del cervo nell'anno [t-1] ed il tasso di crescita della popolazione di camoscio nell'anno [t] mediata appunto dal tasso di natalità. Gli altri tre modelli rispecchiano la stessa struttura modificando però il tasso che media fra densità del cervo e la crescita della popolazione di camoscio; nei modelli B, C e D troviamo rispettivamente tasso di sopravvivenza dei piccoli (*kid survival*), tasso di sopravvivenza delle femmine (*female survival*) e tasso di sopravvivenza dei maschi (*male survival*) (Fig. 4.4.1).

Di seguito un esempio lineare e non schematizzato delle interazioni per il tasso di natalità:
Regressione fra abbondanza di cervo all'anno [t-1] e tasso di natalità all'anno [t]

$$Tasso\ di\ natalità_{[t]} \sim a\ \times\ N\ cervi_{[t-1]}$$

Regressione fra tasso di nastalità all'anno [t] e tasso di crescita della popolazione di camoscio all'anno [t]

$$Y\ camosci \sim b\ \times\ Tasso\ di\ natalità_{[t]}$$

Effetto indiretto della abbondanza di cervo all'anno [t-1] sul tasso di crescita della popolazione di camoscio all'anno [t]

$$a\ \times\ b$$

Per verificre che i modelli causali ipotizzati fossero coerenti con i dati ho utilizzato il test del chi quadro supportato dal RMSEA (*Root Mean Square Error of Approximation*). I modelli sono stati classificati anche in base all'AICc (*Aikake Information Criterion* per campioni di piccole dimensioni) mantenendo validi solo i modelli con AICc più basso (ΔAICc < 2), ovvero i modelli migliori.

Con il metodo della path analysis non solo si verifica l'effettiva presenza dell'interazione indiretta, mediata da altri fattori, fra abbondanza di cervo ed il tasso di crescita della popolazione di camoscio ma si riesce anche a quantificare l'effetto di questa interazione indiretta.

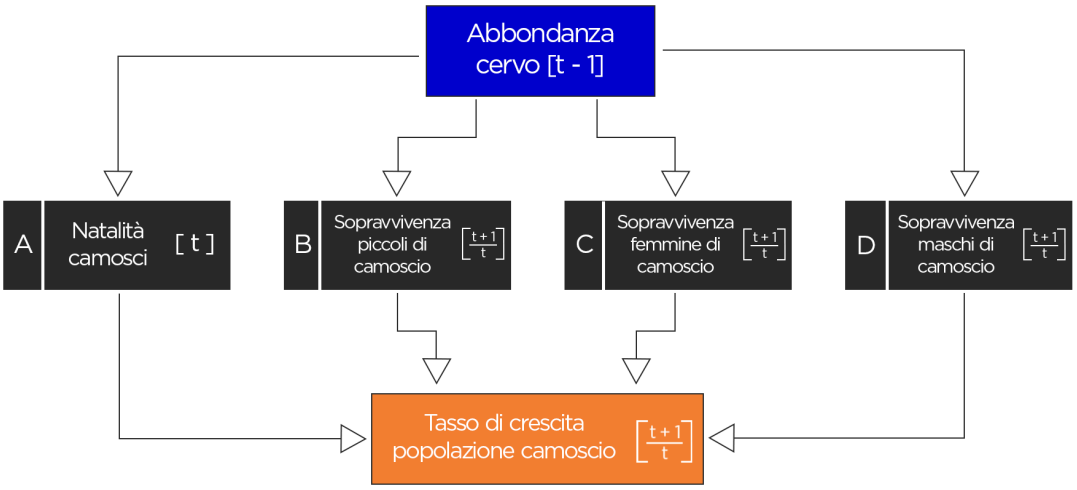

Figura 4.4.1: Rappresentazione grafica dello schema generale dell'ipotesi di partenza IDP5 in cui i quattro tassi demografici (A tasso di natalità; B tasso di sopravvivenza dei piccoli; C tasso di sopravvivenza delle femmine adulte; D tasso di sporavvivenza dei maschi adulti) rappresentano le varibili che mediano l'influenza del cervo sul tasso di crescita della popolazione di camoscio.

4.5 Analisi statistiche dinamica spaziale

Per indagare la variazione dell'altitudione di presenza del camoscio in funzione delle variabili predittive prese in considerazione ho utilizzato un approccio basato sulla costruzione di modelli lineari. Per le analisi statistiche è stato utilizzato il programma R 3.6.1 (R Core Team 2020) in RStudio 1.2.5001 (RStudio Team 2019).

4.5.1 Creazione e selezione dei modelli

Per verificare le quattro ipotesi relative allo studio sulla dinamica spaziale del camoscio sono stati costruiti quattro modelli lineari inserendo come variabili indipendenti la temperatura estiva e l'altitudine di cervo e come fattore random l'anno dell'osservazione. Di seguito vengono riportati i quattro modelli:

$$Altitudine\ camosci \sim \beta_0 \ + \ \beta_1 \cdot T\ apr.lug \ + \ (\beta_2 \cdot Anno)$$

$$Altitudine\ camosci \sim \beta_0 \ + \ \beta_1 \cdot Altitudine\ cervi \ + \ (\beta_2 \cdot Anno)$$

$$Altitudine\ camosci \sim \beta_0 \ + \ \beta_1 \cdot T\ apr.lug \ + \ \beta_2 \cdot Altitudine\ cervi \ + \ (\beta_3 \cdot Anno)$$

$$Altitudine\ camosci \sim \beta_0 \ + \ \beta_1 \cdot T\ apr.lug \ \times \ \beta_2 \cdot Altitudine\ cervi \ + \ (\beta_3 \cdot Anno)$$

Essendo il dato della quota dei camosci legato ad un gruppo di individui, la numerosità del gruppo deve essere tenuta in considerazione per evitare che gruppi piccoli abbiano un'influenza sproporzionata nella stima dei parametri. In ogni modello, quindi, nel parametro *weight* del modello, è stato inserito il numero di individui adulti contati per ciascuna osservazione. Viene usato il solo numero degli adulti in quanto sono solo quest'ultimi che possono essere influenzati dalle variabili indagate mentre i piccoli tendenzialmente seguono gli adulti. In caso di osservazioni di solo piccoli si è associato un peso pari alle osservazioni con un solo adulto.

Per verificare eventuali problemi di collinearità tra i predittori sono stati utilizzati i valori di VIF (*Variance Inflaction Factor*), fissando come limite massimo un valore di 3. Dopodiché ogni modello è stato validato utilizzando la funzione *check_model* del pacchetto performance (Lüdecke, Makowski, Waggoner & Patil 2020). I modelli migliori sono stati selezionati sulla base del valore di AIC; ovvero sono stati selezionati solo i modelli con ΔAIC < 4. I risultati finali sono stati ottenuti facendo la media di tutti i modelli selezionati e validati.

Capitolo 5

Risultati

5.1 Dinamica di popolazione

5.1.1 Validazione dei modelli

L'ispezione visiva dei residui dei modelli globali del tasso di natalità (*Birth rate*) e dei tassi di sopravvivenza di piccoli e maschi (*Kid survival* e *Male survival*) non ha evidenziato violazioni alle assunzioni dei modelli lineari (linearità, normalità dei residui, omoschedasticità, indipendenza delle variabili). Il modello globale del tasso di sopravvivenza delle femmine (*Female survival*), invece, presenta qualche problema minore nella distribuzione dei residui, probabilmente dovuta ad una sovra-parametrizzazione del modello. L'inserimento di un termine auto regressivo in ciascun modello ha permesso di eliminare il problema dell'autocorrelazione temporale evidenziato dalle analisi preliminari. Il test di Durbin - Watson, condotto sui modelli, non denota infatti nessuna correlazione temporale con un anno di ritardo. Tasso di natalità: test Durbin - Watson = 2,5281 e p-value = 0,1503; tasso sopravvivenza piccoli: test Durbin - Watson = 1,6979 e p-value = 0,4245; tasso sopravvivenza femmine: test Durbin - Watson = 2,2857 e p-value = 0,4504; tasso sopravvivenza maschi: test Durbin - Watson = 1,8620 e p-value = 0,7165.

L'ispezione della multicollinearità attraverso il *Variance Inflaction Factor* (VIF) mostra problemi solo per quanto riguarda il modello del tasso di natalità ed in particolare il cervo all'anno [t-1] che presenta collinearità con il tasso di natalità all'anno [t-1]

(VIF = 3,1198). Per verificare se la multicollinearità fosse un effettivo problema ho creato un nuovo modello senza termie autoregressivo il quale non ha dato problemi di multicollinearità. Confrontando poi i risultati di questo secondo modello con quelli del modello iniziale ho visto che non ci sono variazioni significative fra i due modelli il che mi permette di classificare i problemi di multicollinearità come ininfluenti.

I due metodi di selezione dei modelli (AICc e RMSE) hanno riportato risultati simili. In particolare, sono stati considerati come competitivi solo i modelli con ΔAICc < 4 (Tabella 5.1.1). La stima dei parametri è stata ottenuta attraverso la media dei parametri di questi modelli.

5.1.2 Risultati dei modelli

I modelli selezionati per il tasso di natalità includono la precipitazione primaverile - estiva dell'anno [t-1], la popolazione di cervo all'anno [t-1], la loro interazione e la numerosità della popolazione di camoscio in uno dei due modelli. La stima dei parametri suggerisce come il tasso di natalità sia influenzato positivamente dalle precipitazioni primaverili - estive mentre l'abbondanza della popolazione dei camosci e l'interazione fra le precipitazioni e la numerosità dei cervi mostrano una relazione negativa con il tasso di natalità (Tabella 5.1.2, Fig. 5.1.1). I modelli selezionati per il tasso di sopravvivenza dei piccoli sono molti, anche diversi fra loro. A discapito dell'elevato numero di modelli selezionati però, solo la precipitazione invernale dell'anno [t+1] ed il numero dei camosci dell'anno [t], in sinergia fra loro, hanno una reazione negativa significativa con il tasso di sopravvivenza dei piccoli (Tabella 5.1.2, Fig. 5.1.2). Per il tasso di sopravvivenza delle femmine è stato selezionato un solo modello. Entrambi i fattori inclusi nel modello, popolazione di cervo all'anno [t-1] ed interazione fra precipitazioni invernale all'anno [t+1] e popolazione di camoscio all'anno [t] risultano significativi e mostrano una relazione negativa con il tasso di sopravvivenza delle femmine adulte (Tabella 5.1.2, Fig. 5.1.3). Infine, la stima dei parametri dei modelli selezionati per il tasso di sopravvivenza dei maschi adulti evidenzia come quest'ultimo sia negativamente relazionato con la popolazione di cervo all'anno [t-1] e con la popolazione di camoscio all'anno [t] (Tabella 5.1.2, Fig. 5.1.4).

L'ispezione visiva dei residui dei singoli modelli non presenta alcuna violazione alle assunzioni dei modelli lineari.

Tabella 5.1.1: Struttura dei modelli migliori per i quattro parametri demografici di camoscio analizzati (tasso di natalità, tasso di sopravvivenza dei piccoli, tasso di sopravvivenza delle femmine adulte e tasso di sopravvivenza dei maschi adulti) all'interno del settore trentino del Parco Nazionale dello Stelvio fra il 1993 ed il 2020. La tabella riporta la struttura dei modelli con ΔAICc<4 per ciascun parametro, delta AICc (ΔAICc) ovvero la differenza dei risultati del test di verifica delle informazioni di Akaike dal risultato del modello migliore, il peso del modello (Peso) ovvero la probabilità relativa che quel modello sia il più plausibile, l'indice di bontà di adattamento del modello (R2) ed il valore dell'errore quadratico medio (RMSE).

Modelli	**ΔAICc**	**Peso**	**R^2**	**RMSE**
Tasso natalità (Birth rate)				
$\text{Tasso_natalità}_{[t/t]} \sim \text{Tasso_natalità}_{[t-1]} + \text{P_apr.lug}_{[t-1]} \times \text{N_cervi}_{[t-1]} + \text{N_camosci}_{[t-1]}$	0,00	0,670	0,785	0,042
$\text{Tasso_natalità}_{[t/t]} \sim \text{Tasso_natalità}_{[t-1]} + \text{P_apr.lug}_{[t-1]} \times \text{N_cervi}_{[t-1]}$	2,25	0,217	0,736	0,042
Tasso sopravvivenza piccoli (Kid survival)				
$\text{Tasso_sop_piccoli}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_piccoli}_{[t-1]} + \text{P_gen.mar}_{[t+1]}$	0,00	0,244	0,412	0,037
$\text{Tasso_sop_piccoli}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_piccoli}_{[t-1]} + \text{P_gen.mar}_{[t+1]} \times \text{N_camosci}_{[t]}$	0,74	0,169	0,523	0,037
$\text{Tasso_sop_piccoli}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_piccoli}_{[t-1]} + \text{N_cervi}_{[t-1]}$	1,60	0,110	0,376	0,037
$\text{Tasso_sop_piccoli}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_piccoli}_{[t-1]} + \text{P_apr.lug}_{[t]}$	1,77	0,101	0,372	0,037
$\text{Tasso_sop_piccoli}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_piccoli}_{[t-1]} + \text{N_camosci}_{[t]}$	1,82	0,098	0,371	0,037
$\text{Tasso_sop_piccoli}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_piccoli}_{[t-1]} + \text{P_gen.mar}_{[t+1]} + \text{N_cervi}_{[t-1]}$	3,02	0,054	0,412	0,039
$\text{Tasso_sop_piccoli}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_piccoli}_{[t-1]} + \text{P_gen.mar}_{[t+1]} + \text{N_camosci}_{[t]}$	3,04	0,053	0,412	0,039
$\text{Tasso_sop_piccoli}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_piccoli}_{[t-1]} + \text{P_gen.mar}_{[t+1]} \times \text{N_camosci}_{[t]}$	3,79	0,037	0,534	0,038
Tasso sopravvivenza femmine adulte (Female survival)				
$\text{Tasso_sop_femmine}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_femmine}_{[t-1]} + \text{P_gen.mar}_{[t+1]} \times \text{N_camosci}_{[t]} + \text{N_cervi}_{[t-1]}$	0,00	0,795	0,655	0,064
Tasso sopravvivenza maschi adulti (Male survival)				
$\text{Tasso_sop_maschi}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_maschi}_{[t-1]} + \text{N_cervi}_{[t-1]} + \text{N_camosci}_{[t]}$	0,00	0,396	0,395	0,071
$\text{Tasso_sop_maschi}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_maschi}_{[t-1]} + \text{N_cervi}_{[t-1]}$	2,11	0,138	0,268	0,075
$\text{Tasso_sop_maschi}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_maschi}_{[t-1]} + \text{P_apr.lug}_{[t]} + \text{N_cervi}_{[t-1]} + \text{N_camosci}_{[t]}$	2,72	0,102	0,409	0,074
$\text{Tasso_sop_maschi}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_maschi}_{[t-1]} + \text{P_gen.mar}_{[t+1]} + \text{N_cervi}_{[t-1]} + \text{N_camosci}_{[t]}$	2,99	0,089	0,403	0,074
$\text{Tasso_sop_maschi}_{[(t+1)/t]} \sim \text{Tasso_sop_maschi}_{[t-1]} + \text{P_gen.mar}_{[t+1]} \times \text{N_cervi}_{[t-1]}$	3,84	0,058	0,384	0,079

Tabella 5.1.2: Stima mediata dei parametri dei modelli selezionati con ΔAICc<4 suddivisi per i quattro parametri demografici di camoscio analizzati (tasso di natalità, tasso di sopravvivenza dei piccoli, tasso di sopravvivenza delle femmine adulte e tasso di sopravvivenza dei maschi adulti) all'interno del settore trentino del Parco Nazionale dello Stelvio fra il 1993 ed il 2020. In particolare viene riportato: il coefficiente della retta stimata (Coefficiente), l'errore standard (ES) e l'intervallo di confidenza al 95% suddiviso nel limite inferiore (ICI) e nel limite superiore (ICS). In grassetto i risultati significativi.

Parametri	**Coefficiente**	**ES**	**ICI**	**ICS**
Tasso natalità (Birth rate)				
Intercetta	0,561	0,007	0,546	0,575
Tasso_natalità$_{[t-1]}$	0,016	0,012	- 0,007	0,040
P_apr.lug$_{[t-1]}$	**0,026**	**0,010**	**0,006**	**0,046**
N_cervi$_{[t-1]}$	- 0,022	0,013	- 0,048	0,004
N_camosci$_{[t-1]}$	**- 0,021**	**0,010**	**- 0,039**	**- 0,002**
N_cervi$_{[t-1]}$ × P_apr.lug$_{[t-1]}$	**- 0,022**	**0,007**	**- 0,035**	**- 0,008**
Tasso sopravvivenza piccoli (Kid survival)				
Intercetta	0,382	0,007	0,369	0,396
Tasso_sop_piccoli$_{[t-1]}$	0,022	0,008	0,007	0,037
P_gen.mar$_{[t+1]}$	- 0,011	0,008	- 0,026	0,004
N_camosci$_{[t]}$	0,001	0,007	- 0,013	0,015
N_camosci$_{[t]}$ × P_gen.mar$_{[t+1]}$	**- 0,014**	**0,006**	**- 0,026**	**- 0,001**
N_cervi$_{[t-1]}$	- 0,001	0,008	- 0,018	0,015
P_apr.lug$_{[t]}$	- 0,002	0,007	- 0,017	0,012
Tasso sopravvivenza femmine adulte (Female survival)				
Intercetta	0,737	0,011	0,714	0,760
Tasso_sop_femmine$_{[t-1]}$	- 0,023	0,013	- 0,049	0,003
P_gen.mar$_{[t+1]}$	- 0,014	0,012	- 0,039	0,011
N_camosci$_{[t]}$	- 0,010	0,012	- 0,035	0,016
N_cervi$_{[t-1]}$	**- 0,050**	**0,012**	**- 0,076**	**- 0,024**
N_camosci$_{[t]}$ × P_gen.mar$_{[t+1]}$	**- 0,040**	**0,011**	**- 0,062**	**- 0,017**
Tasso sopravvivenza maschi adulti (Male survival)				
Intercetta	0,736	0,013	0,709	0,762
Tasso_sop_maschi$_{[t-1]}$	0,007	0,015	- 0,024	0,037
N_cervi$_{[t-1]}$	**- 0,043**	**0,016**	**- 0,075**	**- 0,011**
N_camosci$_{[t]}$	**- 0,030**	**0,015**	**- 0,059**	**- 0,002**
P_gen.mar$_{[t+1]}$	- 0,010	0,014	- 0,038	0,019
P_apr.lug$_{[t]}$	- 0,003	0,015	- 0,032	0,026
N_cervi$_{[t-1]}$ × P_gen.mar$_{[t+1]}$	- 0,047	0,025	- 0,096	0,001

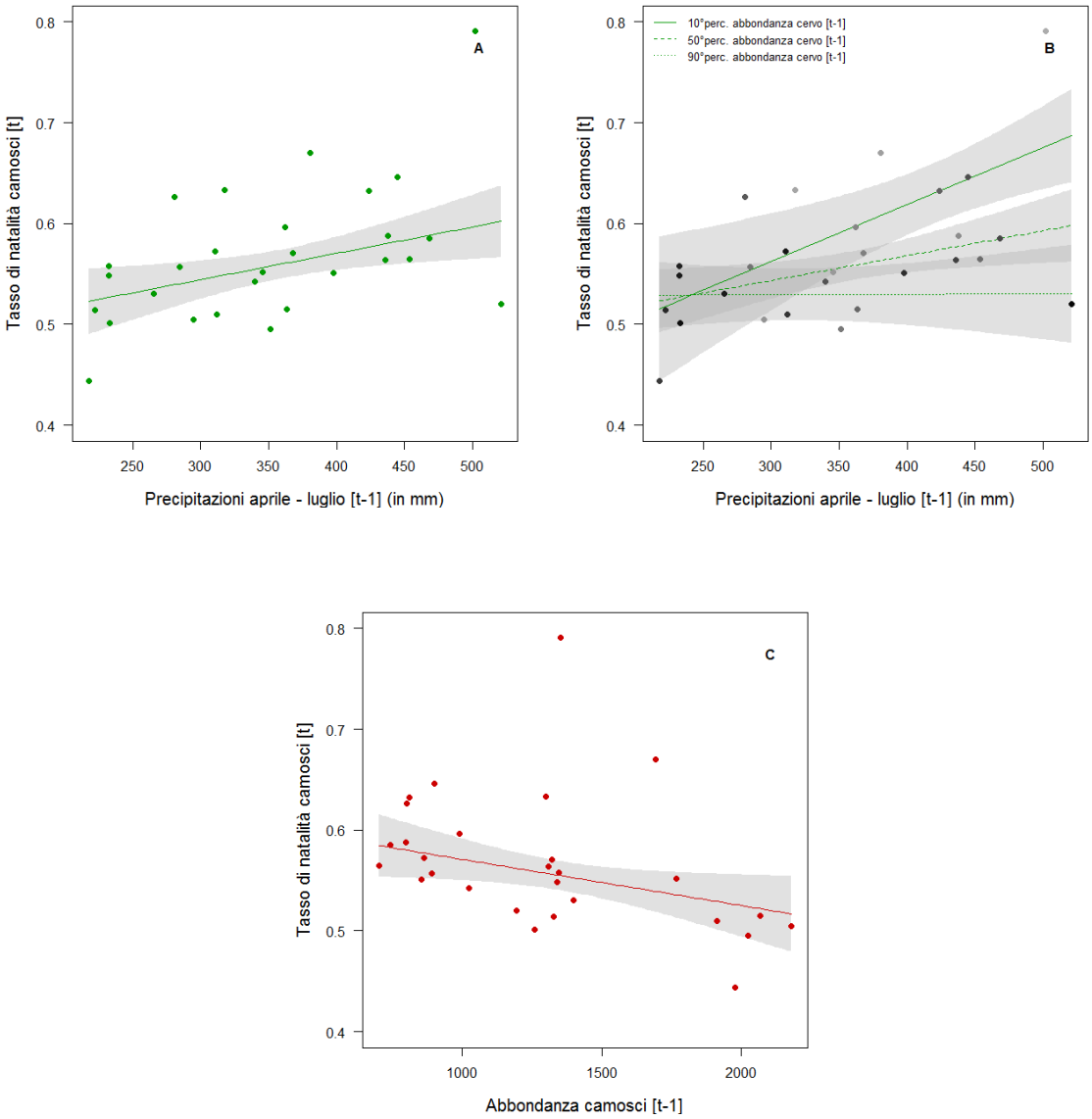

Figura 5.1.1: Effetto marginale delle variabili che spiegano la variazione del tasso di natalità all'interno di una popolazione di camoscio nel settore trentino del Parco Nazionale dello Stelvio tra il 1993 e il 2020. In particolare, nel riquadro **A**, Il tasso di natalità in funzione della precipitazione primaverile - estiva dell'anno [t-1] in mm. Nel riquadro **B**, l'effetto sinergico della precipitazione primaverile - estiva dell'anno [t-1] e dell'abbondanza di cervo dell'anno [t-1] (espressa in percentili) sul tasso di natalità. Nel riquadro **C**, l'effetto dell'abbondanza di camosci all'anno [t-1] sul tasso di natalità dell'anno [t]. Le regioni in grigio rappresentano l'intervallo di confidenza al 95%. I punti in scala di grigio rispecchiano l'abbondanza crescente di cervo.

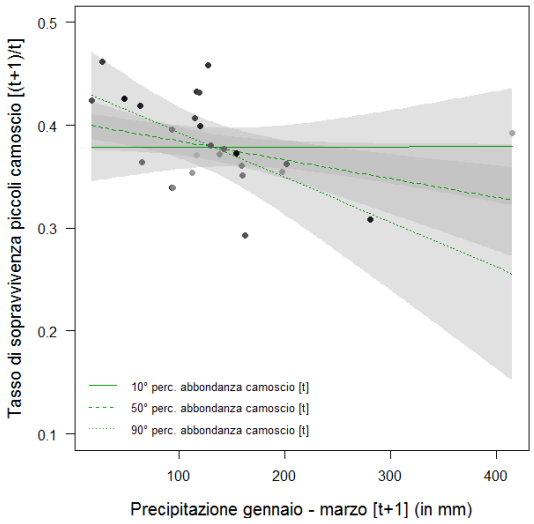

Figura 5.1.2: Effetto marginale delle variabili che spiegano la variazione del tasso di sopravvivenza dei piccoli all'interno di una popolazione di camoscio nel settore trentino del Parco Nazionale dello Stelvio tra il 1993 e il 2020. In particolare viene mostrato l'effetto sinergico della precipitazione invernale dell'anno [t+1] e dell'abbondanza di camoscio dell'anno [t] (espressa in percentili, 10°, 50° e 90° percentile). Le regioni in grigio rappresentano l'intervallo di confidenza al 95%. I punti in scala di grigio rispecchiano l'abbondanza crescente di camoscio.

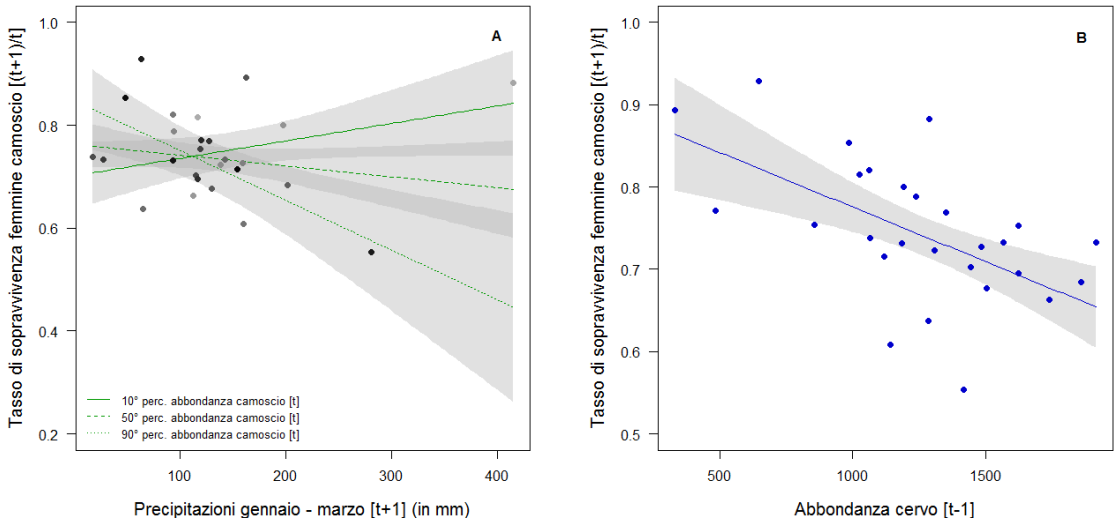

Figura 5.1.3: Effetto marginale delle variabili che spiegano la variazione del tasso di sopravvivenza delle femmine adulte all'interno di una popolazione di camoscio nel settore trentino del Parco Nazionale dello Stelvio tra il 1993 e il 2020. Nel riquadro **A** è rappresentato il tasso di sopravvivenza delle femmine in funzione dell'effetto sinergico delle precipitazioni invernali dell'anno solare [t+1] in mm e dell'abbondanza di camoscio dell'anno [t] (espressa in percentili, 10°, 50° e 90° percentile). Nel riquadro **B** viene rappresentato il tasso di sopravvivenza in relazione diretta con l'effetto dell'abbondanza di cervo dell'anno [t-1]. Le regioni in grigio rappresentano l'intervallo di confidenza al 95%. I punti in scala di grigio rispecchiano l'abbondanza crescente di cervo.

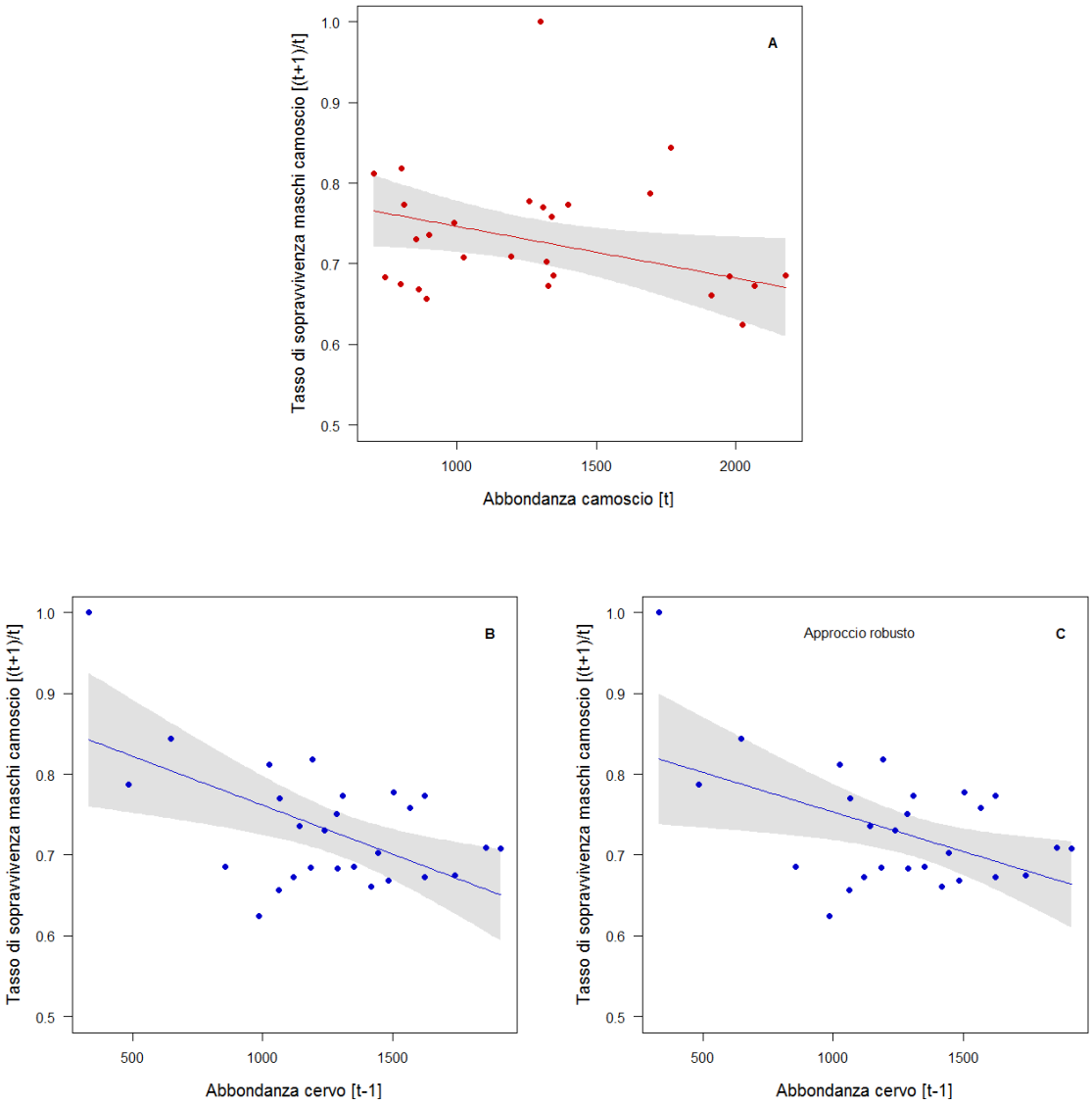

Figura 5.1.4: Effetto marginale delle variabili che spiegano la variazione del tasso di sopravvivenza dei maschi adulti all'interno di una popolazione di camoscio nel settore trentino del Parco Nazionale dello Stelvio tra il 1993 e il 2020. Nel riquadro **A** è rappresentato l'effetto diretto densità dipendente della numerosità della popolazione di camoscio all'anno [t] su tasso di sopravvivenza dei maschi. Nel riguardo **B** viene rappresentato il tasso di sopravvivenza in funzione dell'effetto diretto del'abbondanza di cervo dell'anno [t-1]. Un punto potrebbe influenzare la pendenza della retta di regressione; l'utilizzo di un approccio robusto (riquadro **C**) non mostra particolari variazioni nella relazione. Le regioni in grigio rappresentano l'intervallo di confidenza al 95%.

5.1.3 Path analysis

I risultati della *path analysis* mostrano come siano stati selezionati solo due dei quattro modelli costruiti per indagare il potenziale effetto indiretto dell'abbondanza di cervo sul tasso di crescita del camoscio mediato dai quattro parametri demografici (χ^2 p-value > 0.05 e RMSEA 0.6; Tomer Pugesek, 2003). Nello specifico, il modello A e il modello C, sulla base del loro valore di AICc, sono stati classificati come modelli migliori

(Tabella 5.1.3). I risultati dei due modelli selezionati mostrano come l'abbondanza di cervo abbia un effetto indiretto sul tasso di crescita del camoscio mediato dal tasso di natalità e dalla sopravvivenza delle femmine adulte. In particolare, l'effetto indiretto dell'abbondanza di cervo mediato dai due parametri sul tasso di crescita sembra essere simile (Fig. 5.1.5).

Tabella 5.1.3: Significatività dei modelli causali creati per lo studio tramite path analisys (influenza del cervo sul tasso di crescita della popolazione di camoscio mediata da: Modello A = tasso di natalità. Modello B = tasso di sopravvivenza dei piccoli. Modello C = tasso di sopravvivenza delle femmine adulte. Modello D = tasso di sopravvivenza dei machi adulti). Vengono riportati, per ciascun modello causale, il valore del test del chi - quadro (χ^2), i gradi di libertà (GL), il p-value per il test del chi - quadro (χ^2 p-value), il valore dell'errore quadratico medio dell'approssimazione (*Root Mean Square Error of Approximation*) (RMSEA), il p-value dell'errore quadratico medio dell'approssimazione (RMSEA p-value) ed il valore del test di verifica delle informazioni di Akaike per piccoli campioni (AICc). In grassetto i modelli selezionati come significativi.

Modelli	χ^2	**GL**	χ^2 **p-value**	**RMSEA**	**RMSEA p-value**	**AICc**
Modello A	**0,529**	**1**	**0,467**	**0,000**	**0,482**	**- 140,364**
Modello B	13,027	1	<0,001	0,667	<0,001	- 128,776
Modello C	**1,010**	**1**	**0,315**	**0,020**	**0,331**	**- 142,231**
Modello D	4,082	1	0,043	0,038	0,050	- 114,510

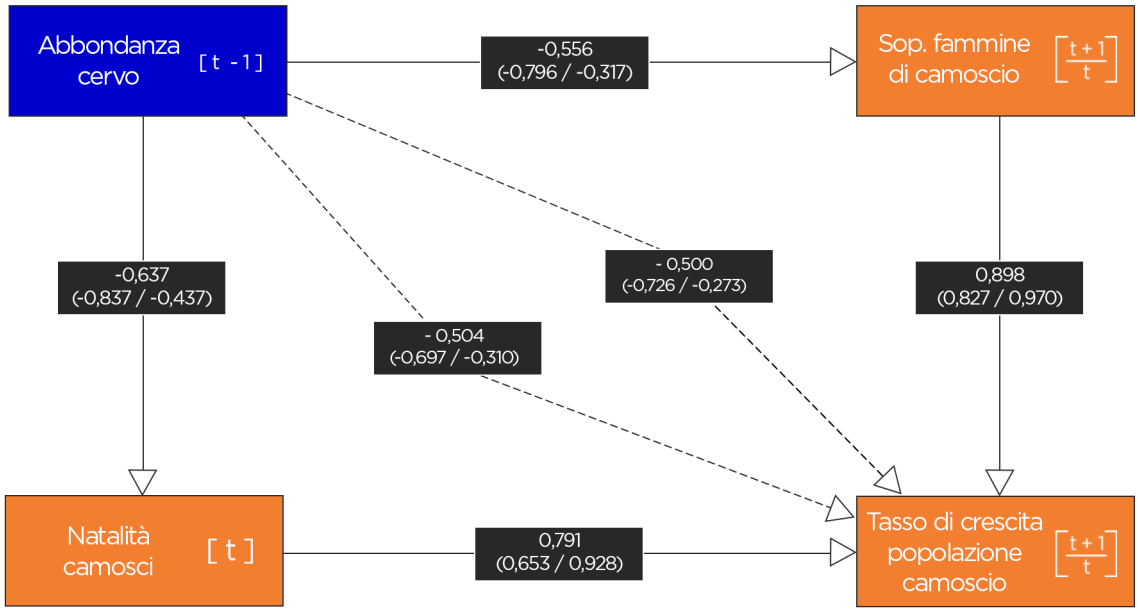

Figura 5.1.5: Schema dei risultati dei due modelli causali selezionati in cui il cervo influenza indirettamente il tasso di crescita della popolazione di camosco tramite effetti diretti sia sul tasso di natalità dei camosci (modello causale A) sia sul tasso di sopravvivenza delle femmine adulte (modello causale C).

5.2 Dinamica spaziale

L'ispezione visiva dei quattro i modelli non ha evidenziato nessuna violazione delle assunzioni dei modelli lineari. L'analisi del *Variance Inflaction Factor* (VIF) non ha mostrato problemi di multicollinearità fra le variabili indipendenti. La selezione dei modelli tramite AIC non ha evidenziato nessun modello come migliore in assoluto in quanto tutti i modelli hanno un ΔAIC entro 2,55 dal modello con AIC più basso.

I risultati finali derivanti dalla media di tutti i modelli (Tabella 5.2.1, Fig. 5.2.1) mostrano effetti non statisticamente significativi.

Tabella 5.2.1: Stima mediata dei parametri dei modelli lineari creati per spiegare lo spostamento altitudinale dei camosci all'interno del settore trentino del Parco Nazionale dello Stelvio fra il 1999 ed il 2020. In particolare viene riportato il coefficiente della retta stimata (Coefficiente), l'errore standard (ES) e l'intervallo di confidenza al 95% suddiviso nel limite inferiore (ICI) e nel limite superiore (ICS).

Parametri	**Coefficiente**	**ES**	**ICI**	**ICS**
Altitudine camoscio				
Intercetta	2623,595	8,566	2606,806	2640,385
T_apr.lug	8,458	8,696	-8,587	25,502
Altitudine_cervo	9,289	9,134	-8,613	27,191
Altitudine_cervo × T_apr.lug	-5,845	9,297	-24,068	12,378

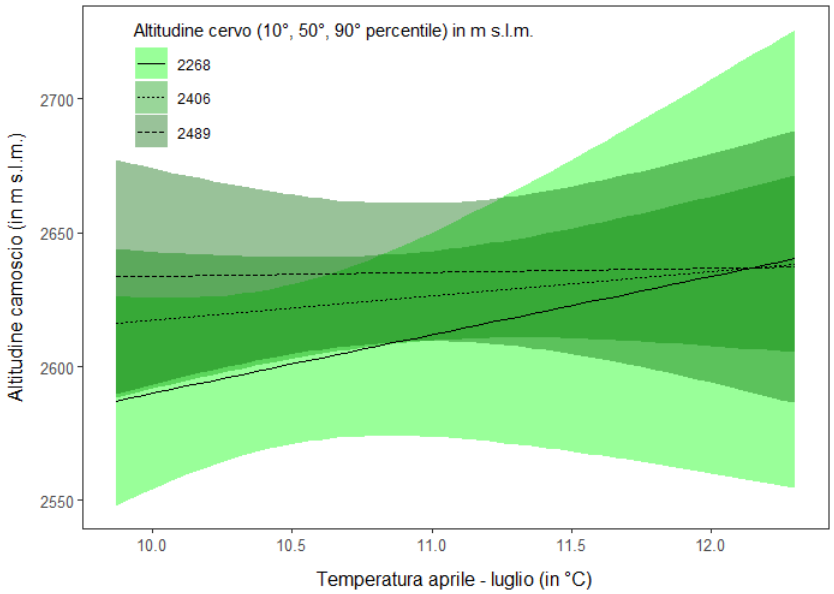

Figura 5.2.1: Effetto marginale non statisticamente significativo delle variabili che cercano di spiegare gli spostamenti altitudinali della popolazione di camoscio all'interno del settore trentino del Parco nazionale dello Stelvio fra il 1999 ed il 2020. In particolare è rapresentata l'altitudine dei camosci (in m s.l.m.) all'anno [t] in funzione dell'effetto interattivo delle temperature primaverili - estive (in °C) all'anno [t] e dell'altitudine dei cervi (in m s.l.m.) all'anno [t] (espressa in percentili, 10°, 50° e 90° percentile). Le regioni in verde rappresentano l'intervallo di confidenza al 95%.

Capitolo 6

Discussione

6.1 Dinamica di popolazione

La popolazione di camoscio risulta influenzata, in maniera diversa per i diversi tassi demografici, dalle variabili climatiche, dalla denso-dipendenza e dalla competizione interspecifica con il cervo. In particolare, l'effetto densità dipendente dell'abbondanza di camosci è evidente in tutti e quattro i tassi. Le variabili meteorologiche influenzano tutti i parametri eccetto la sopravvivenza dei maschi adulti. Nello specifico le precipitazioni primaverili - estive influenzano direttamente (in maniera positiva) ed in interazione con l'abbondanza di cervi (in maniera negativa), il tasso di natalità mentre le precipitazioni invernali, solo in sinergia con l'abbondanza dei camosci, influenzano negativamente il tasso di sopravvivenza dei piccoli e quello delle femmine. Il cervo invece, a differenza di quanto atteso, sembra non influenzare il tasso di sopravvivenza dei piccoli, seppur influenzi negativamente tutti gli altri parametri (tasso di natalità e sopravvivenza degli adulti, sia maschi che femmine). Il potenziale effetto del cervo sul camoscio viene supportato anche dalle analisi dei modelli causali (*path analysis*). In particolare, il cervo sembra avere un effetto negativo indiretto sul tasso di crescita della popolazione di camoscio mediato dal tasso di natalità e dalla sopravvivenza delle femmine.

Tasso di natalità

Il tasso di natalità risulta influenzato positivamente dalle precipitazioni di aprile - luglio con un ritardo temporale di un anno. Questo, seppur non dimostrabile

con i dati utilizzati, è probabilmente associato al fatto che maggiori precipitazioni favoriscano la presenza di maggior foraggio, o foraggio di miglior qualità (Ferretti et al., 2019). La presenza di foraggio migliore, oltre a favorire la sopravvivenza degli individui di camoscio (Pettorelli et al., 2007; Ferretti et al., 2015, 2019), favorisce anche il raggiungimento, da parte delle femmine di camoscio, di una condizione corporea favorevole alla gestazione ed al concepimento (Pettorelli et al., 2007). È possibile che il cervo, avendo una dieta che si sovrappone a quella del camoscio (Bertolino et al., 2009), riduca la qualità e la quantità di foraggio disponibile alle femmine di camoscio causando una riduzione della salute e nelle condizioni corporee delle femmine che a sua volta si riflettono su una riduzione del tasso di natalità. Nella Figura 5.1.1 riquadro B è particolarmente evidente come l'aumento dell'abbondanza di cervo annulli l'effetto positivo delle precipitazioni primaverili - estive sul tasso di natalità di camoscio. Un effetto simile di riduzione del tasso di natalità a causa della riduzione del foraggiamento disponibile è stato studiato nel Parco Nazionale d'Abruzzo, Lazio e Molise sul tasso di natalità del camoscio appenninico a seguito della reintroduzione di alcuni esemplari di cervo all'interno del Parco (Lovari et al., 2014).

Si nota come rimanga comunque importante e significativo l'effetto densità dipendente della popolazione di camoscio sul tasso di natalità, nonostante alcuni studi riportino risultati opposti (Capurro et al., 1997). Nello specifico uno studio condotto da Willisch et al. (2013) ha dimostrato come il tasso di natalità sia negativamente influenzato dalla densità delle femmine di camoscio, il che fa supporre che l'effetto negativo di un aumento della popolazione di camoscio sulla natalità è sempre mediato dalla disponibilità di foraggio per le femmine.

Tasso di sopravvivenza dei piccoli

L'effetto negativo delle precipitazioni invernali e della densità di camoscio sul tasso di sopravvivenza dei piccoli è ampiamente supportato nella letteratura scientifica (Willisch et al., 2013; Lovari et al., 2014; Ferretti et al., 2015, 2019; Scornavacca et al., 2016; Chirichella et al., 2021). È stato dimostrato come un calo nella quantità e nella qualità dell'alimentazione, così come un aumento della competizione per il cibo, causi un aumento della mortalità invernale dei piccoli di ungulati alpini. Questo è dovuto al fatto che le femmine adottano un approccio conservativo limitando le

cure materne al fine di mantenere maggiori risorse per la propria sopravvivenza così da avere in futuro nuove possibilità di riproduzione (Therrien et al., 2008; Willisch et al., 2013; Scornavacca et al., 2016). Molti studi riportano anche l'importanza del cervo sul calo della sopravvivenza dei piccoli di camoscio, soprattutto in maniera indiretta in conseguenza del calo nella quantità di foraggio a seguito del pascolamento del cervo (Lovari et al., 2014; Ferretti et al., 2015, 2019; Scornavacca et al., 2016). Dalle analisi svolte, tuttavia, e a differenza delle ipotesi iniziali, il cervo non sembra influenzare il tasso di sopravvivenza dei piccoli. Esistono due possibili spiegazioni, non necessariamente in opposizione fra loro, per spiegare tale assenza di influenza. Come prima spiegazione è possibile che esistano fattori (ad esempio la qualità di foraggio o modifiche comportamentali del camoscio in presenza del cervo) che non sono stati presi in considerazione nelle anailsi ma che hanno un'influenza importante sul tasso indagato. Come seconda spiegazione è possibile che l'influenza del cervo sul tasso di sopravvivenza dei piccoli sia avvenuta in passato e le analisi, effettuate su dati raccolti fra il 1993 ed il 2020, non sono state in grado di rilevare tale fenomeno. Sulla base dello studio condotto da Bonenfant et al. (2009), quindi, sembrerebbe che all'interno del Parco l'effetto densità dipendente dei camosci e l'effetto dell'interazione fra cervi e camosci sia già in una fase avanzata in cui il calo della natalità ed il calo della sopravvivenza degli adulti siano prevalenti piuttosto che un calo nella sopravvivenza dei piccoli.

Tasso di sopravvivenza adulti, femmine e maschi

Il tasso di sopravvivenza degli adulti di camoscio, suddiviso nei due sessi, viene influenzato da variabili simili. In entrambi i sessi la sopravvivenza sembrerebbe influenzata negativamente dall'abbondanza di cervi, con un ritardo temporale di un anno. Il fatto che il cervo influenzi direttamente la sopravvivenza degli adulti è un risultato importante; numerosi studi, infatti, hanno trovato effetti del cervo sul tasso di sopravvivenza dei piccoli di camoscio o sul tasso di natalità (Lovari et al., 2014; Ferretti et al., 2015, 2019) mentre non sono ancor stati pubblicati studi su eventuali effetti demografici da pate del cervo sugli adulti di camoscio. Questo, in linea con quanto riportato per il tasso di sopravvivenza dei piccoli, è un ulteriore supporto all'ipotesi che all'interno del settore trentino del Parco Nazionale dello Stelvio l'effetto del cervo possa agire da diversi anni e sia in fase avanzata (cf. Bonenfant et al., 2009).

Un altro effetto evidente su entrambi i tassi di sopravvivenza degli adulti di camosci è quello derivante dalla densità della popolazione della stessa specie. Sebbene ci siano pochi studi che analizzino la sopravvivenza degli individui adulti di *Rupicapra rupicapra*, l'effetto negativo densità dipendente della competizione intraspecifica è ben supportato nella letteratura scientifica (Capurro et al., 1997; Willisch et al., 2013) seppur dimostrato con ritardi temporali differenti.

Solo il tasso di sopravivenza delle femmine adulte, invece, sembra risentire di un effetto da parte dei fattori meteorologici. In particolare, le precipitazioni invernali, in interazione con l'effetto densità dipendente, sembrano avere un effetto negativo significativo sulla sopravvivenza delle femmine. Quanto trovato sembrerebbe essere in contrasto con altri studi effettuati in passato. Uno studio condotto sulle Alpi svizzere riporta come le precipitazioni invernali, nello specifico l'abbondanza di neve, abbia un effetto negativo sui maschi di camoscio ma non sulle femmine (Willisch et al., 2013), ovvero un risultato opposto da quanto evidenziato dalle mie analisi. Una possibile spiegazione di ciò può essere che nella popolazione delle Alpi svizzere gli effetti negativi nel manto nevoso sulle femmine, più che riflettersi sulla sopravvivenza di quest'ultime, abbia determinato un calo nella sopravvivenza dei piccoli che dipendevano dalle femmine. All'interno del Parco Nazionale dello Stelvio invece, probabilmente, gli effetti delle precipitazioni invernali si riflettono sia sulla sopravvivenza dei piccoli sia su quella delle femmine.

Il risultato secondo cui il cervo influenza in modo negativo il tasso di crescita della popolazione di camoscio (Corlatti et al., 2019), viene quindi confermato dalle analisi svolte anche considerando separatamente differenti classi di età e non solo la popolazione nel suo insieme. Nello specifico la tecnica della *path analysis* ha permesso di evidenziare come siano i tassi di natalità e di sopravvivenza delle femmine a mediare l'effetto negativo della densità di cervo sul tasso di crescita della popolazione di camoscio. La presenza di cervo è quindi da classificare come un fattore importante che influenza diversi tassi demografici della popolazione di camoscio seppur non sia l'unica variabile che influenzi tali tassi. Dalle analisi svolte è risultato come le variabili di densità intrinseche della popolazione di camosci e le variabili climatiche siano altrettanto importanti al pari dell'abbondanza dei cervi. Potrebbero inoltre esistere

numerose altre variabili che varrebbe la pena di indagare, prima fra tutte la qualità del foraggio (Lovari et al., 2020) e la percentuale di presenza di diverse tipologie di piante all'interno dell'area di studio così come lo spostamento altitudinale di vari tipi di piante dovuto al cambiamento climatico (Büntgen et al., 2017).

Supportata l'interazione negativa fra cervo e camoscio, rimane tuttavia da indagare se la competizione interspecifica fra queste due specie avvenga per azioni dirette di interferenza, quali possono essere l'aggressione diretta o allontanamento, spontaneo o forzato, dei camosci dai luoghi in cui è presente il cervo. Oppure per azioni indirette di sfruttamento delle stesse risorse o in ogni caso riduzione delle risorse disponibili. Non è inoltre da escludere che possano attuarsi entrambi i meccanismi contemporaneamente.

6.2 Dinamica spaziale

Le analisi relative allo spostamento altitudinale dei camosci non hanno dato risultati significativi. Seppur ritenuta la meno probabile, l'ipotesi IDS4, ovvero quella secondo cui né la temperatura né i cervi causassero spostamenti di quota nei camosci, è risultata essere la più supportata dai risultati delle mie analisi. Questo risultato non trova però supporto nella letteratura scientifica in quanto l'innalzamento di quota dei camosci, e di altri ungulati montani, a causa del'innalzamento delle temperature è già stato potenzialmente dimostrato da numerosi studi (Mason et al., 2014; Büntgen et al., 2017; White et al., 2018) così come l'effetto di altre specie (Mason et al., 2014).

Il fatto che le variabili considerate non sembrano avere un'influenza sullo spostamento altitudinale dei camosci può avere numerose spiegazioni; in primo luogo, il fatto che nel periodo considerato nelle analisi (1999 - 2020) non ci sia uno spostamento altitudinale importante bensì una costante fluttuazione nella quota media dei camosci. Dalle analisi preliminari, infatti, era evidente come la popolazione di camoscio avesse avuto un innalzamento della quota media a partire dagli anni '90 finendo però attorno all'anno 2000. Questo trova riscontro anche in uno studio, condotto su camosci nelle Alpi orientali svizzere, dove gli spostamenti altitudinali maggiori dei camosci sono concentrati fra il 1993 ed il 2001 (Büntgen et al., 2017). Un'altra possibile spiegazione del fatto che nessun fattore considerato sia significativo è quella che la dinamica spaziale

dei camosci venga influenzata maggiormente da parametri invernali (precipitazioni invernali ed utilizzo invernale dello spazio da parte dei cervi) piuttosto che estivi (Brivio et al., 2016); parametri che non ho potuto indagare. Alla luce anche di ciò sembrerebbe quindi maggiormente corretto dire che le analisi da me svolte non siano sufficientemente robuste e non tengano conto di un sufficiente numero di parametri e dati per confermare l'ipotesi nulla IDS4. Un altro possibile fattore confondente di cui non ho tenuto conto nelle mie analisi è che alcune popolazioni di camoscio rispondano ai cambiamenti della temperatura ed alla presenza di altre specie modificando maggiormente il loro comportamento piuttosto che spostandosi altitudinalmente (Mason et al., 2014; Brivio et al., 2016).

Sono quindi necesari studi più approfonditi per verificare se anche con le condizioni climatiche e biologiche presenti all'interno del Parco Nazionale dello Stelvio abbiano un effetto sullo spostamento altitudinale del camoscio, come riportato da altri studi, e per verificare se il cervo possa avere un effetto simile a quello imputato alle pecore riportato da Mason et al. (2014).

Letteratura citata

Adams, L. G., Singer, F. J., & Dale, B. W. (1995). Caribou calf mortality in Denali national park, Alaska. *The Journal of Wildlife Management*, 584-594.

Araújo, M. B., & Luoto, M. (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography, 16*(6), 743-753.

Argentesi, F., de Bernardi, R., di Cola, E. G. (1977). Valutazione di Parametri Caratteristici Della Dinamica di Popolazioni Naturali a Riproduzione Continua, Rilevanti ai Fini di Un'Analisi Ambientale. *Italian Journal of Zoology, 44*:1-2, 23-42.

Aublet, J. F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D., & Bassano, B. (2009). Temperature constraints of foraging behaviour of male Apline ibex (Capra ibex) in summer. *Oecologia, 159*(1), 237-247.

Benton, T. G., Plaistow, S. J., & Coulson, T. N. (2006). Complex population dynamics and complex causation: devils, details and demography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 273*(1591), 1173-1181.

Bertolino, S. (2003). Herd defensive behaviour of chamois, Rupicapra rupicapra, in response to predation on the young by a golden eagle, Aquila chrysaetos. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft, 49*(3), 233-236.

Bertolino, S., Di Montezemolo, N. C., & Bassano, B. (2009). Food-niche relationships within a guild of alpine ungulates including an introduced species. *Journal of Zoology, 277*(1), 63-69.

Bonardi, A., Corlatti, L., Bragalanti, N., & Pedrotti, L. (2017). The role of weather and density dependence on population dynamics of Alpine-dwelling red deer. *Integrative zoology, 12*(1), 61-76.

Bonenfant, C., Gaillard, J. M., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M., ... &

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

Breheny P and Burchett W (2017). Visualization of Regression Models Using visreg. The R Journal, 9: 56-71.

Brian G. Peterson and Peter Carl (2020). PerformanceAnalytics: Econometric Tools for Performance and Risk Analysis. R package version 2.0.4. https://CRAN.R-project.org/package=PerformanceAnalytics

Brivio, F., Bertolucci, C., Tettamanti, F., Filli, F., Apollonio, M., & Grignolio, S. (2016). The weather dictates the rhythms: Alpine chamois activity is well adapted to ecological conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 70*(8), 1291-1304.

Büntgen, U., Greuter, L., Bollmann, K., Jenny, H., Liebhold, A., Galván, J. D., ... & Mysterud, A. (2017). Elevational range shifts in four mountain ungulate species from the S wiss A lps. *Ecosphere, 8*(4), e01761.

Büntgen, U., Krusic, P. J., Verstege, A., Sangüesa-Barreda, G., Wagner, S., Camarero, J. J., ... & Esper, J. (2017). New tree-ring evidence from the Pyrenees reveals Western Mediterranean climate variability since medieval times. *Journal of Climate, 30*(14), 5295-5318.

Capurro, A. F., Gatto, M., & Tosi, G. (1997). Delayed and inverse density dependence in a chamois population of the Italian Alps. *Ecography, 20*(1), 37-47.

Case, T. J., & Gilpin, M. E. (1974). Interference competition and niche theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 71*(8), 3073-3077.

Caughley, G. (1966). Mortality patterns in mammals. *Ecology, 47*(6), 906-918.

Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science, 333*(6045), 1024-1026.

Chirichella, R., Stephens, P. A., Mason, T. H., & Apollonio, M. (2021). Contrasting Effects of Climate Change on Alpine Chamois. *The Journal of Wildlife Management, 85*(1), 109-120.

Chovancová, B., & Gömöry, D. (2000). Influence of some climatic factors and predators on the population size of Tatra chamois in the Tatra National Park. *Anthropozoologica, 31*, 173-184.

Christian, J. J., & Davis, D. E. (1964). Endocrines, behavior, and population. *Science, 146*(3651), 1550-1560.

Clutton-Brock, T. H., & Isvaran, K. (2007). Sex differences in ageing in natural populations of vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 274*(1629), 3097-3104.

Corlatti, L., Bonardi, A., Bragalanti, N., & Pedrotti, L. (2019). Long-term dynamics of Alpine ungulates suggest interspecific competition. *Journal of Zoology, 309*(4), 241-249.

Corlatti, L., Fattorini, L., & Nelli, L. (2015). The use of block counts, mark-resight and distance sampling to estimate population size of a mountain-dwelling ungulate. *Population Ecology, 57*(2), 409-419.

Corlatti, L., Gugiatti, A., & Pedrotti, L. (2016). Spring spotlight counts provide reliable indices to track changes in population size of mountain-dwelling red deer Cervus elaphus. *Wildlife Biology, 22*(6), 268-276.

Corlatti, L., Lebl, K., Filli, F., & Ruf, T. (2012). Unbiased sex-specific survival in Alpine chamois. *Mammalian Biology, 77*(2), 135-139.

Corlatti, L., & Sivieri, S. (2020). Face markings in Northern chamois: cues of dominance?. *Mammalian Biology, 100*, 559-565.

Creel, S., & Creel, M. (2009). Density dependence and climate effects in Rocky Mountain elk: an application of regression with instrumental variables for population time series with sampling error. *Journal of Animal Ecology, 78*(6), 1291-1297.

Eberhardt, L. L. (1985). Assessing the dynamics of wild populations. *The Journal of wildlife management*, 997-1012.

Ferrari, A. (2019). Struttura, dinamica ed accrescimento della popolazione. *Biopillis.net.*

Ferretti, F., Corazza, M., Campana, I., Pietrocini, V., Brunetti, C., Scornavacca, D., & Lovari, S. (2015). Competition between wild herbivores: reintroduced red deer and Apennine chamois. *Behavioral Ecology, 26*(2), 550-559.

Ferretti, F., Lovari, S., & Stephens, P. A. (2019). Joint effects of weather and interspecific competition on foraging behavior and survival of a mountain herbivore. *Current zoology, 65*(2),

165-175.

Ferretti, F., Sforzi, A., & Lovari, S. (2008). Intolerance amongst deer species at feeding: roe deer are uneasy banqueters. *Behavioural processes, 78*(3), 487-491.

Ferretti, F., Sforzi, A., & Lovari, S. (2011). Behavioural interference between ungulate species: roe are not on velvet with fallow deer. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 65*(5), 875-887.

Florian Hartig (2020). DHARMa: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.3.3.0. https://CRAN.R-project.org/package=DHARMa

Gaillard, J. M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N. G., Loison, A., & Toigo, C. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of ecology and Systematics, 31*(1), 367-393.

Garel, M., Gaillard, J. M., Jullien, J. M., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2011). Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. *Journal of Mammalogy, 92*(5), 1112-1117.

Hatcher, M. J., Dick, J. T., & Dunn, A. M. (2006). How parasites affect interactions between competitors and predators. *Ecology Letters, 9*(11), 1253-1271.

Herrero, J., García-Serrano, A., Prada, C., & Fernández-Arberas, O. (2011). Using block counts and distance sampling to estimate populations of chamois. *Pirineos, 166*, 123-133.

Holomuzki, J. R., Feminella, J. W., & Power, M. E. (2010). Biotic interactions in freshwater benthic habitats. *Journal of the North American Benthological Society, 29*(1), 220-244.

Holt, R. D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical population biology, 12*(2), 197-229.

Houston, D. B., & Stevens, V. (1988). Resource limitation in mountain goats: a test by experimental cropping. *Canadian Journal of Zoology, 66*(1), 228-238.

John Fox and Sanford Weisberg (2019). An R Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/

Jonas, T., Geiger, F., & Jenny, H. (2008). Mortality pattern of the Alpine chamois: the influence of snow-meteorological factors. *Annals of Glaciology, 49*, 56-62.

Jorgenson, J. T., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J. M., & Wishart, W. D. (1997). Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology, 78*(4), 1019-1032.

Juliano, S. A. (2007). Population dynamics. *Journal of the American Mosquito Control Association, 23*(2 Suppl), 265.

Kavčić, K., Corlatti, L., Safner, T., Gligora, I., & Šprem, N. (2019). Density-dependent decline of early horn growth in European mouflon. *Mammalian Biology, 99*, 37-41.

Kie, J. G., & White, M. (1985). Population dynamics of white-tailed deer (Odocoileus virginianus) on the Welder Wildlife Refuge, Texas. *The Southwestern Naturalist*, 105-118.

Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J., Neter, J. & Li, W. (2004). Applied linear statistical models, 4th Ed. Chicago, IL: McGraw Hill.

Lack, D.L. (1966) Population Studies of Birds. Clarendon Press, Oxford, England.

Lang, J. M. & Benbow, M. E. (2013). Species Interactions and Competition. *Nature Education Knowledge* 4(4):8

Linnell, J. D., Aanes, R., & Andersen, R. (1995). Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. *Wildlife Biology, 1*(1), 209-223.

Loison, A., Appolinaire, J., Jullien, J. M., & Dubray, D. (2006). How reliable are total counts to detect trends in population size of chamois Rupicapra rupicapra and R. pyrenaica?. *Wildlife Biology, 12*(1), 77-88.

Loison, A., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J. M., Jorgenson, J. T., & Jullien, J. M. (1999). Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology, 80*(8), 2539-2554.

Lovari, S., Ferretti, F., Corazza, M., Minder, I., Troiani, N., Ferrari, C., & Saddi, A. (2014). Unexpected consequences of reintroductions: competition between reintroduced red deer and Apennine chamois. *Animal Conservation, 17*(4), 359-370.

Lovari, S., Franceschi, S., Chiatante, G., Fattorini, L., Fattorini, N., & Ferretti, F. (2020). Climatic changes and the fate of mountain herbivores. *Climatic Change, 162*(4), 2319-2337.

Lüdecke, Makowski, Waggoner & Patil (2020). Assessment of Regression Models Performance. CRAN. Available from ttps://easystats.github.io/performance/

Mason, T. H., Brivio, F., Stephens, P. A., Apollonio, M., & Grignolio, S. (2017). The behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species. *Behavioral ecology, 28*(3), 908-918.

Mason, T. H., Stephens, P. A., Apollonio, M., & Willis, S. G. (2014). Predicting potential responses to future climate in an alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. *Global change biology, 20*(12), 3872-3882.

Modafferi, R. D., & Becker, E. F. (1997). Survival of radiocollared adult moose in lower Susitna River Valley, southcentral Alaska. *The Journal of wildlife management*, 540-549.

Mustoni A., Pedrotti L., Zanon E., Tosi G. (2002). Unguati delle Apli. Cles (TN): Nitidia Immagine Editrice

Newman, K. B., Buckland, S. T., Morgan, B. J. T., King, R., Borchers, D. L., Cole, D. J., Besbeas, P., Gimenez, O., Thomas, L. (2014).Modelling Population Dynamics. Springer New York Heidelberg Dordrecht London

Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst., 37*, 637-669.

Pellicioli, L. (2019). Quaderno UNCZA studi e ricerche n°2/2019. Ed. Fidc.

Pettorelli, N., Pelletier, F., Hardenberg, A. V., 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.

R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

RStudio Team (2019). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL http://www.rstudio.com/.

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

(1983). Field experiments on interspecific competition. *The american naturalist, 122*(2), 240-285.

Scornavacca, D., & Brunetti, C. (2016). Cooperative defence of female chamois successfully deters an eagle attack. *Mammalia, 80*(4), 453-456.

Scornavacca, D., Lovari, S., Cotza, A., Bernardini, S., Brunetti, C., Pietrocini, V., & Ferretti, F. (2016). Pasture quality affects juvenile survival through reduced maternal care in a mountain-dwelling ungulate. *Ethology, 122*(10), 807-817.

Sinclair, A. R. E. (2003). Mammal population regulation, keystone processes and ecosystem dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 358*(1438), 1729-1740.

Sirot, E. (2000). An evolutionarily stable strategy for aggressiveness in feeding groups. *Behavioral Ecology, 11*(4), 351-356.

Therrien, J. F., Côté, S. D., Festa-Bianchet, M., & Ouellet, J. P. (2008). Maternal care in white-tailed deer: trade-off between maintenance and reproduction under food restriction. *Animal Behaviour, 75*(1), 235-243.

Tomer, A. & Pugesek, B.H. (2003). Guidelines for the implementation and publication of structural equation models. In Pugesek, B.H., Tomer, A. von Eye, A. (Editors). Structural equation modeling: applications in ecological and evolutionary biology, pp. 125-140. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

White, K. S., Gregovich, D. P., & Levi, T. (2018). Projecting the future of an alpine ungulate under climate change scenarios. *Global change biology, 24*(3), 1136-1149.

Willisch, C. S., Bieri, K., Struch, M., Franceschina, R., Schnidrig-Petrig, R., Ingold, P. (2013). Climate effects on demographic parameters in an unhunted population of Alpine chamois (Rupicapra rupicapra). *Journal of mammalogy, 94*(1), 173-182.

Appendice A

Script dinamica di popolazione

```
1  ##############################################################################
2  # DISENTANGLING DEMOGRAPHIC EFFECTS OF RED DEER ON CHAMOIS POPULATION DYNAMICS
3  # .R code for data analysis
4  ##############################################################################
5
6  # CONTENTS
7
8  # 1) LOAD & INSPECT DATA
9      # 1.1) Load dataset
10     # 1.2) Define variables
11 # 2) LOAD LIBRARIES
12 # 3) PRELIMINARY GRAPHS
13 # 4) PRELIMINARY DATA EXPLORATION
14 # 5) GLOBAL MODEL INSPECTION
15     # 5.1) Fit global linear models
16     # 5.2) Inspect residuals of global linear models
17     # 5.3) Check VIF for global linear models
18 # 6) FIT MODELS FOR CHAMOIS DEMOGRAPHIC PARAMETERS
19     # 6.1) Formulate hypotheses (H1-H2-H3-H4-H5)
20     # 6.2) Define model structure for H1-H2-H3-H4
21     # 6.3) FIT OLS MODELS
22           # 6.3.1) Modeling birth rate
23           # 6.3.2) Modeling kid survival
24           # 6.3.3) Modeling adult female survival
25           # 6.3.4) Modeling adult male survival
26 # 7) MODEL SELECTION
27     # 7.1) Using AICc
28     # 7.2) Using RMSE
29 # 8) MODEL VALIDATION
30 # 9) MODEL AVERAGING RESULTS
31 # 10) PLOT MARGINAL EFFECTS SIGNIFICANT PREDICTORS FROM MODELS
32 # 11) PATH ANALYSIS
33
34 #=============================================================================
35 # 1) LOAD DATA
36 #=============================================================================
37
38 #-----------------------------------------------------------------------------
39 # 1.1) Load dataset
40 #-----------------------------------------------------------------------------
41
42 data_dem_chamois_deer_popolation_structure <- read.csv(file.choose(), h=T, sep = ";")
       # dataset = Dataset_chamois_deer_population_structure    this dataset contains
       filtered values derived from state space models
43 data_dem_chamois_deer <- read.csv2(file.choose(), h=T) # dataset = Dataset_chamois_
       deer_FINAL    this dataset contains filtered values derived from state space
       models
44
45 #-----------------------------------------------------------------------------
```

```
46 # 1.2) Define variables
47 #-------------------------------------------------------------------------------
48
49 head(data_dem_chamois_deer)
50
51 # Year_N = year t
52 # N_chamois = chamois population size at year t
53 # N_chamois_1 = chamois population size at year t-1
54 # N_deer_1 = deer population size at year t-1
55 # Y_chamois = chamois growth rate[t] = N_chamois[t+1] / N_chamois[t]
56 # Birth_rate_t = Kids[t] / Female_adult[t]
57 # Birth_rate_t_1 = Kids[t-1] / Female_adult[t-1]
58 # Kid survival = proportion of kids that survive from year t to year t+1. Yearling[t+1
      ] / kids[t]
59 # Kid survival_1 = proportion of kids that survive from year t-1 to year t. Yearling[t
      ] / kids[t-1]
60 # Female survival = proportion of females that survive from year  t to year t+1.
      Female_adult[t+1] / [Female_adult(t) + 1/2(Yearling(t))]
61 # Female survival_1 = proportion of females that survive from year t-1 to year t.
      Female_adult[t] / [Female_adult(t-1) + 1/2(Yearling(t-1))]
62 # Male survival = proportion of male that survive from year  t to year t+1. Male_adult
      [t+1] / [Male_adult(t) + 1/2(Yearling(t))]
63 # Male survival_1 = proportion of males that survive from year t-1 to year t. Male_
      adult[t] / [Male_adult(t-1) + 1/2(Yearling(t-1))]
64 # P_apr.jul = cumulated precipitation (in mm) between April and July of year t
65 # P1_apr.jul = cumulated precipitation (in mm) between April and July of year t-1
66 # P_jan.mar = cumulated precipitation (in mm) between January and March of year t+1
67 # P1_jan.mar = cumulated precipitation (in mm) between January and March of year t
68
69 #================================================================================
70 # 2) LOAD LIBRARIES
71 #================================================================================
72
73 library(PerformanceAnalytics) # to inspect pairwise correlations
74 library(DHARMa) # to inspect model residual diagnostics and temporal correlation
75 library(car) # to inspect VIF
76 library(performance) # to calculate R2 and inspect temporal correlation
77 library(MuMIn) # to rank and average models based on AICc
78 library(rms) # to rank models based on RMSE
79 library(dplyr) # to rearrange dataframes
80 library(hcci) # to run wild bootstrapping
81 library(parameters) # to inspect model results
82 library(visreg) # to plot marginal effects
83 library(robustbase) # to fit robust models
84 library(lavaan) # to run path analysis
85
86
87 #================================================================================
88 # 3) PRELIMINARY GRAPHS
89 #================================================================================
90
91 #Plot 10 x 10 inches
92 Y<-c(0:26,2500)
93 par(mfrow=c(2,1), mar=c(4,5,1,2), oma = c(0, 0, 0, 0))
94 plot(data_dem_chamois_deer_popolation_structure$Year_N, Y, col="white", xaxt='n',
      yaxt='n', las=1, ann=TRUE, ylab="Numerosit  popolazione", xlab="Anno")
95 axis(side=2, at=seq(0,2500,by=250), las=2, cex.axis=0.75, lwd.ticks=0.75)
96 axis(side=1, at=seq(1993, 2020, by=1), las=1, cex.axis=0.75, lwd.ticks=0.75)
97 lines(data_dem_chamois_deer_popolation_structure$Year_N, data_dem_chamois_deer_
      popolation_structure$N_deer, lty=1, col="#0000CC",lwd=2)
98 lines(data_dem_chamois_deer_popolation_structure$Year_N, data_dem_chamois_deer_
      popolation_structure$N_chamois, lty=1, col="#CC0000",lwd=2)
99 text(2020, 2450, "A", cex = 1, font = 2)
100 legend(2010,2600, legend = c("Cervo","Camoscio"), lty = c(1,1),
101        col = c("#0000CC","#CC0000"), lwd = 2, bty = "n", cex=0.75)
102
103 plot(data_dem_chamois_deer_popolation_structure$Year_N, Y, col="white", xaxt='n',
      yaxt='n', las=1, ann=TRUE, ylab="Numerosit  popolazione", xlab="Anno")
104 axis(side=2, at=seq(0,2500,by=250), las=2, cex.axis=0.75, lwd.ticks=0.75)
105 axis(side=1, at=seq(1993, 2020, by=1), las=1, cex.axis=0.75, lwd.ticks=0.75)
106 lines(data_dem_chamois_deer_popolation_structure$Year_N, data_dem_chamois_deer_
      popolation_structure$N_chamois, lty=1, col="#CC0000",lwd=2)
107 lines(data_dem_chamois_deer_popolation_structure$Year_N, data_dem_chamois_deer_
```

```
    popolation_structure$N_chamois_K, lty=3, col="#999999",lwd=2)
lines(data_dem_chamois_deer_popolation_structure$Year_N, data_dem_chamois_deer_
    popolation_structure$N_chamois_Y, lty=5, col="#999999",lwd=2)
lines(data_dem_chamois_deer_popolation_structure$Year_N, data_dem_chamois_deer_
    popolation_structure$N_chamois_F_ad, lty=3, col="#333333",lwd=2)
lines(data_dem_chamois_deer_popolation_structure$Year_N, data_dem_chamois_deer_
    popolation_structure$N_chamois_M_ad, lty=5, col="#333333",lwd=2)
text(2020, 2450, "B", cex = 1, font = 2)
legend(2010,2600, legend = c("Camoscio TOTALE", "Camoscio piccoli", "Camoscio yearling
    ","Camoscio femmine","Camoscio maschi"), lty = c(1,3,5,3,5),
       col = c("#CC0000","#999999", "#999999","#333333","#333333"), lwd = 2, bty = "n"
           , cex=0.75)


# Plot 10 x 5 inches
par(mfrow=c(5,1), mar=c(4,5,1,2), oma = c(0, 0, 0, 0))

# Red deer population size
plot(data_dem_chamois_deer$Year_N, data_dem_chamois_deer$N_deer, col = "white", xaxt =
     'n',  yaxt = 'n', las = 1, ann = TRUE, ylab = "N_red deer [t]", xlab = NA)
axis(side = 2, at = seq(500, 2000, by = 250), las = 2, cex.axis = 0.75, lwd.ticks = 0.
    75)
axis(side = 1, at=seq(1993, 2020, by = 1), las = 1, cex.axis = 0.75, lwd.ticks = 0.75)
lines(data_dem_chamois_deer$Year_N, data_dem_chamois_deer$N_deer, col = "black", lwd =
     1.5)
text(2020, 1775, "A", cex = 1, font = 2)

# Birth rate
plot(data_dem_chamois_deer$Year_N, data_dem_chamois_deer$Birth_rate_t, col = "white",
    xaxt = 'n', yaxt = 'n', las = 1, ann = TRUE, ylab = "Birth rate [t]", xlab = NA)
axis(side = 2, at = seq(0, 1, by = 0.05), las = 2, cex.axis = 0.75, lwd.ticks = 0.75)
axis(side = 1, at = seq(1993, 2020, by = 1), las = 1, cex.axis = 0.75, lwd.ticks = 0.7
    5)
lines(data_dem_chamois_deer$Year_N, data_dem_chamois_deer$Birth_rate_t, col = "black",
     lwd = 1.5)
text(2020, 0.76, "B", cex = 1, font = 2)

# Kid survival
plot(data_dem_chamois_deer$Year_N, data_dem_chamois_deer$Kid_survival, col = "white",
    xaxt = 'n',  yaxt = 'n', las = 1, ann = TRUE, ylab = "Kid survival [(t+1)/t]",
    xlab = NA)
axis(side = 2, at = seq(0, 1, by = 0.05), las = 2, cex.axis = 0.75, lwd.ticks = 0.75)
axis(side = 1, at = seq(1993, 2019, by = 1), las = 1, cex.axis = 0.75, lwd.ticks = 0.7
    5)
lines(data_dem_chamois_deer$Year_N, data_dem_chamois_deer$Kid_survival, col = "black",
     lwd = 1.5)
text(2020, 0.45, "C", cex = 1, font = 2)

# Female survival
plot(data_dem_chamois_deer$Year_N, data_dem_chamois_deer$Female_survival, col = "white
    ", xaxt = 'n',  yaxt = 'n', las = 1, ann = TRUE, ylab = "Female survival [(t+1)/t]
    ", xlab = NA)
axis(side = 2, at = seq(0, 1, by = 0.05), las = 2, cex.axis = 0.75, lwd.ticks = 0.75)
axis(side = 1, at = seq(1993, 2019, by = 1), las = 1, cex.axis = 0.75, lwd.ticks = 0.7
    5)
lines(data_dem_chamois_deer$Year_N, data_dem_chamois_deer$Female_survival, col = "
    black", lwd = 1.5)
text(2020, 0.9, "D", cex = 1, font = 2)

# Male survival
plot(data_dem_chamois_deer$Year_N, data_dem_chamois_deer$Male_survival, col = "white",
     xaxt = 'n',  yaxt = 'n', las = 1, ann = TRUE, ylab = "Male survival [(t+1)/t]",
    xlab = "Year")
axis(side = 2, at = seq(0, 1, by = 0.05), las = 2, cex.axis = 0.75, lwd.ticks = 0.75)
lines(data_dem_chamois_deer$Year_N, data_dem_chamois_deer$Male_survival, col="black",
    lwd=1.5)
axis(side = 1, at = seq(1993, 2019, by = 1), las = 1, cex.axis = 0.75, lwd.ticks = 0.7
    5)
text(2020, 0.97, "E", cex = 1, font = 2)


#=============================================================================
# 4) PRELIMINARY DATA ANALYSIS
```

```
157 #============================================================================
158
159 # Graphical check of pairwise correlations
160
161 PerformanceAnalytics::chart.Correlation(data_dem_chamois_deer)
162
163
164 #============================================================================
165 # 5) GLOBAL MODEL INSPECTION
166 #============================================================================
167
168 #----------------------------------------------------------------------------
169 # 5.1) Fit global linear models
170 #----------------------------------------------------------------------------
171
172 mod.global.1.br <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + (scale(P1_jan.mar) +
        scale(P1_apr.jul)) * (scale(N_chamois_1)+scale(N_deer_1)), data = data_dem_chamois
        _deer)
173 mod.global.2.ks <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + (scale(P_jan.mar) + scale
        (P_apr.jul)) * (scale(N_chamois)+scale(N_deer_1)), data = data_dem_chamois_deer)
174 mod.global.3.fs <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + (scale(P_jan.mar) +
         scale(P_apr.jul)) * (scale(N_chamois)+scale(N_deer_1)), data = data_dem_chamois_
        deer)
175 mod.global.4.ms <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + (scale(P_jan.mar) +
        scale(P_apr.jul)) * (scale(N_chamois)+scale(N_deer_1)), data = data_dem_chamois_
        deer)
176
177 #----------------------------------------------------------------------------
178 # 5.2) Inspect residuals of global linear models
179 #----------------------------------------------------------------------------
180
181 # mod.global.1.br
182 sim.resid.mod.global.1.br <- simulateResiduals(mod.global.1.br)
183 plot(sim.resid.mod.global.1.br) # the overall fit is OK!
184 par(mfrow = c(4,1))
185 plotResiduals(sim.resid.mod.global.1.br, form = data_dem_chamois_deer$P1_jan.mar, xlab
         = "P1_jan.mar")
186 plotResiduals(sim.resid.mod.global.1.br, form = data_dem_chamois_deer$P1_apr.jul, xlab
         = "P1_apr.jul")
187 plotResiduals(sim.resid.mod.global.1.br, form = data_dem_chamois_deer$N_chamois_1,
        xlab = "N_chamois_1")
188 plotResiduals(sim.resid.mod.global.1.br, form = data_dem_chamois_deer$N_deer_1, xlab =
         "N_deer_1")
189 testTemporalAutocorrelation(sim.resid.mod.global.1.br, time = data_dem_chamois_deer$
        Year_N) # test temporal correlation
190 check_autocorrelation(mod.global.1.br) # test temporal correlation
191
192 # mod.global.2.ks
193 sim.resid.mod.global.2.ks  <- simulateResiduals(mod.global.2.ks)
194 plot(sim.resid.mod.global.2.ks) # the overall fit is OK!
195 par(mfrow=c(4,1))
196 plotResiduals(sim.resid.mod.global.2.ks, form = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$P_jan.
        mar), xlab = "P_jan.mar")
197 plotResiduals(sim.resid.mod.global.2.ks, form = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$P_apr.
        jul), xlab = "P_apr.jul")
198 plotResiduals(sim.resid.mod.global.2.ks, form = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$N_
        chamois), xlab = "N_chamois")
199 plotResiduals(sim.resid.mod.global.2.ks, form = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$N_deer
        _1), xlab = "N_deer_1")
200 testTemporalAutocorrelation(sim.resid.mod.global.2.ks, time = (na.omit(data_dem_
        chamois_deer)$Year_N)) # test temporal correlation
201 check_autocorrelation(mod.global.2.ks) # test temporal correlation
202
203 # mod.global.3.fs
204 sim.resid.mod.global.3.fs <- simulateResiduals(mod.global.3.fs)
205 plot(sim.resid.mod.global.3.fs) # the overall fit is OK!
206 par(mfrow=c(4,1))
207 plotResiduals(sim.resid.mod.global.3.fs, form = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$P_jan.
        mar), xlab = "P_jan.mar")
208 plotResiduals(sim.resid.mod.global.3.fs, form = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$P_apr.
        jul), xlab = "P_apr.jul")
209 plotResiduals(sim.resid.mod.global.3.fs, form = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$N_
        chamois), xlab = "N_chamois")
```

```
plotResiduals(sim.resid.mod.global.3.fs, form = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$N_deer_1), xlab = "N_deer_1")
testTemporalAutocorrelation(sim.resid.mod.global.3.fs, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$Year_N)) # test temporal correlation
check_autocorrelation(mod.global.3.fs) # test temporal correlation

# mod.global.4.ms
sim.resid.mod.global.4.ms <- simulateResiduals(mod.global.4.ms)
plot(sim.resid.mod.global.4.ms) # the overall fit is OK!
par(mfrow=c(4,1))
plotResiduals(sim.resid.mod.global.4.ms, form = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$P_jan.mar), xlab = "P_jan.mar")
plotResiduals(sim.resid.mod.global.4.ms, form = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$P_apr.jul), xlab = "P_apr.jul")
plotResiduals(sim.resid.mod.global.4.ms, form = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$N_chamois), xlab = "N_chamois")
plotResiduals(sim.resid.mod.global.4.ms, form = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$N_deer_1), xlab = "N_deer_1")
testTemporalAutocorrelation(sim.resid.mod.global.4.ms, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$Year_N)) # test temporal correlation
check_autocorrelation(mod.global.4.ms) # test temporal correlation

#-------------------------------------------------------------------------------
# 5.3) Check VIF for global linear models
#-------------------------------------------------------------------------------

vif(mod.global.1.br) # > 3 for scale(N_deer_1)
# refit model without autoregressive term
mod.global.1.brVIF <- glm(Birth_rate_t ~ (scale(P1_jan.mar) + scale(P1_apr.jul)) * (scale(N_chamois_1)+scale(N_deer_1)), data = data_dem_chamois_deer)
vif(mod.global.1.brVIF) # < 3
# check consequences of multicollinearity on scale(N_deer_1) estimates
parameters(mod.global.1.br, ci=0.95, digits=3, ci_digits=3)
parameters(mod.global.1.brVIF, ci=0.95, digits=3, ci_digits=3)
vif(mod.global.2.ks) # < 3
vif(mod.global.3.fs) # < 3
vif(mod.global.4.ms) # < 3


#===============================================================================
# 6) FIT MODELS FOR CHAMOIS GROWTH RATE PARAMETERS
#===============================================================================

#-------------------------------------------------------------------------------
# 6.1) Formulate hypotheses (H1-H2-H3-H4-H5)
#-------------------------------------------------------------------------------

# Corlatti et al. (2019) found that chamois growth rate between year [t] and [t+1]
# was affected by red deer abundance at year [t-1].
# In Corlatti et al. (2019), chamois growth rate was calculated excluding kids,
# therefore we expect it to be affected by birth rate at year [t], kid survival
# between year [t] and [t+1] (thereby allowing for yearling recruitment),
# adult female and male survival between year [t] and [t+1]. In principle,
# each one of these parameters may thus be influenced by red deer abundance
# with 1-year time lag. Chamois growth rate, however, was not only negatively
# affected by deer density, but also by the synergistic effect of
# winter precipitation at [t+1] and chamois density at [t] (Corlatti et al., 2019).
# In this study we therefore aim to assess the non-mutually exclusive hypotheses that,
# in chamois, red deer density at [t-1] and the interaction of winter precipitation
# at [t+1] and chamois density at [t] negatively affect:
# H1) birth rate at time [t];
# H2) kid survival between time [t] and [t+1];
# H3) adult female survival between time [t] and [t+1];
# H4) adult male survival between time [t] and [t+1].
# The hypothesized effects are shown in Fig. 1 in the Manuscript.
# We also aim to test if the red deer negative effect on chamois growth rate is
# mediated by birth rate, kid survival, adult female survival or adult male survival (H5).


#-------------------------------------------------------------------------------
# 6.2) Define model structure for H1-H2-H3-H4
#-------------------------------------------------------------------------------
```

```
274
275 # For birth rate
276 "Birth_rate_t ~ scale(P1_jan.mar) * scale(N_chamois_1) + scale(N_deer_1)" # medium
    term interactive effect of winter precipitation and chamois density on female
    condition and medium term effect of red deer on female condition
277 "Birth_rate_t ~ scale(P1_jan.mar) * scale(N_deer_1) + scale(N_chamois_1)" # medium
    term interactive effect of winter precipitation and red deer density on female
    condition and medium term effect of density dependence on female condition
278 "Birth_rate_t ~ scale(P1_apr.jul) * scale(N_chamois_1) + scale(N_deer_1)"# medium term
     interactive effect of spring-summer precipitation and chamois density on female
    condition and medium term effect of red deer density on female condition
279 "Birth_rate_t ~ scale(P1_apr.jul) * scale(N_deer_1) + scale(N_chamois_1)" # medium
    term interactive effect of spring-summer precipitation and red deer density on
    female condition and medium term effect of density dependence on female condition
280 "Birth_rate_t ~ scale(P1_jan.mar) * scale(N_deer_1)" # medium term interactive effect
    of winter precipitation and red deer density on female condition
281 "Birth_rate_t ~ scale(P1_apr.jul) * scale(N_deer_1)" # medium term interactive effect
    of spring-summer precipitation and red deer density on female condition
282 "Birth_rate_t ~ scale(P1_jan.mar) + scale(N_chamois_1) + scale(N_deer_1)" # medium
    term addictive effect of winter precipitation, density dependence and red deer
    density on female condition
283 "Birth_rate_t ~ scale(P1_apr.jul) + scale(N_deer_1) + scale(N_chamois_1)" # medium
    term addictive effect of spring-summer precipitation, density dependence and red
    deer density on female condition
284 "Birth_rate_t ~ scale(P1_jan.mar) + scale(N_deer_1)" # medium term addictive effect of
     winter precipitation and red deer density on female condition
285 "Birth_rate_t ~ scale(P1_apr.jul) + scale(N_deer_1)" # medium term addictive effect of
     spring-summer precipitation and red deer density on female condition
286 "Birth_rate_t ~ scale(N_deer_1) + scale(N_chamois_1)" # medium term effect of density
    dependence and medium term effect of red deer on female condition
287 "Birth_rate_t ~ scale(N_deer_1)" # medium term effect of red deer on female condition
288 "Birth_rate_t ~ scale(P1_jan.mar) * scale(N_chamois_1)" # medium term interactive
    effect of winter precipitation and density dependence on female condition
289 "Birth_rate_t ~ scale(P1_apr.jul) * scale(N_chamois_1)" # medium term interactive
    effect of spring-summer precipitation and density dependence on female condition
290 "Birth_rate_t ~ scale(P1_jan.mar) + scale(N_chamois_1)" # medium term addictive effect
     of winter precipitation and density dependence on female condition
291 "Birth_rate_t ~ scale(P1_apr.jul) + scale(N_chamois_1)" # medium term addictive effect
     of spring-summer precipitation and density dependence on female condition
292 "Birth_rate_t ~ scale(P1_jan.mar)" # medium term effect of winter precipitation on
    female condition
293 "Birth_rate_t ~ scale(P1_apr.jul)" # medium term effect of spring-summer precipitation
     on female condition
294 "Birth_rate_t ~ scale(N_chamois_1)" # medium term effect of density dependence on
    female condition
295
296 # For kid survival
297 "Kid_survival ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_chamois) + scale(N_deer_1)" # interaction
    between short term effect of winter precipitation and medium term effect of
    chamois density dependence on kid condition and long term effect of red deer on
    female condition
298 "Kid_survival ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_deer_1) + scale(N_chamois)" # interaction
    between short term effect of winter precipitation and long term effect of red deer
     on female condition and medium term effect of chamois density dependence on
    female condition
299 "Kid_survival ~ scale(P_apr.jul) * scale(N_chamois) + scale(N_deer_1)" # interaction
    between medium term effect of spring-summer precipitation and medium term effect
    of density dependence on kid condition and long term effect of red deer on female
    condition
300 "Kid_survival ~ scale(P_apr.jul) * scale(N_deer_1) + scale(N_chamois)" # interaction
    between medium term effect of  spring-summer precipitation and long term effect of
     red deer on female condition and medium term effect of chamois density dependence
     on kid condition
301 "Kid_survival ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_deer_1)" # interaction between short term
    effect of winter precipitation and long term effect of red deer on female
    condition
302 "Kid_survival ~ scale(P_apr.jul) * scale(N_deer_1)" # interaction between medium term
    effect of spring-summer precipitation and long term effect of red deer on female
    condition
303 "Kid_survival ~ scale(P_jan.mar) + scale(N_chamois) + scale(N_deer_1)" # short term
    effect of winter precipitation and medium term effect of chamois density
    dependence on kid condition and long term effect of red deer density on female
    condition
```

```
304 "Kid_survival ~ scale(P_apr.jul) + scale(N_deer_1) + scale(N_chamois)" # medium term
    effect of spring-summer precipitation and medium term effect of chamois density
    dependence on kid condition and long term effect of red deer density on female
    condition
305 "Kid_survival ~ scale(P_jan.mar) + scale(N_deer_1) "# short term effect of winter
    precipitation on kid condition and long term effect of red deer density on female
    condition
306 "Kid_survival ~ scale(P_apr.jul) + scale(N_deer_1)" # medium term effect of winter
    precipitation on kid condition/female condition and long term effect of red deer
    density on female condition
307 "Kid_survival ~ scale(N_deer_1) + scale(N_chamois)" # medium term effect of density
    dependence and long term effect of red deer density on female condition
308 "Kid_survival ~ scale(N_deer_1)" # long term effect of red deer density on female
    condition
309 "Kid_survival ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_chamois)" # interaction between short term
    effect of winter precipitation and medium term effect of chamois density
    dependence on kid condition
310 "Kid_survival ~ scale(P_apr.jul) * scale(N_chamois)" # interaction between short term
    effect of spring-summer precipitation and medium term effect of chamois density
    dependence on kid condition/female condition
311 "Kid_survival ~ scale(P_jan.mar) + scale(N_chamois)" # short term effect of winter
    precipitation on kid condition and medium term effect of chamois density
    dependence on kid/female condition
312 "Kid_survival ~ scale(P_apr.jul) + scale(N_chamois)" # medium term effect of spring-
    summer precipitation on kid condition and medium term effect of chamois density
    dependence on kid/female condition
313 "Kid_survival ~ scale(P_jan.mar)" # short term effect of winter precipitation on kid
    condition
314 "Kid_survival ~ scale(P_apr.jul)" # short term effect of spring-summer precipitation
    on kid/female condition
315 "Kid_survival ~ scale(N_chamois)" # medium term effect of chamois density dependence
    on kid/female condition
316
317 # For adult female survival
318 "Female_survival ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_chamois) + scale(N_deer_1) "# short term
     interactive effect of winter precipitation and  density dependence and long term
    effect of red deer density on female condition
319 "Female_survival ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_deer_1) + scale(N_chamois)" # short term
     interactive effect of winter precipitation and long term effect of red deer
    density on female condition and short term effect of density dependence on female
    condition
320 "Female_survival ~ scale(P_apr.jul) * scale(N_chamois) + scale(N_deer_1)" # medium
    term interactive effect of spring-summer precipitation and  density dependence and
     long term effect of red deer density on female condition
321 "Female_survival ~ scale(P_apr.jul) * scale(N_deer_1) + scale(N_chamois)" #interaction
     of medium-term spring-summer precipitation and long-term effect of deer density
    on female condition and medium term effect of density dependence on female
    condition
322 "Female_survival ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_deer_1)" # interaction of short-term
    winter precipitation and long-term effect of deer density on female condition
323 "Female_survival ~ scale(P_apr.jul) * scale(N_deer_1)" # interaction of medium-term
    spring-summer precipitation and long-term effect of deer density on female
    condition
324 "Female_survival ~ scale(P_jan.mar) + scale(N_chamois) + scale(N_deer_1)" # short term
     effect of winter precipitation, medium term effect of density dependence and ling
     term effect of red deer density on female condition
325 "Female_survival ~ scale(P_apr.jul) + scale(N_deer_1) + scale(N_chamois)" # medium
    term effect of spring-summer precipitation, medium term effect of density
    dependence and ling term effect of red deer density on female condition
326 "Female_survival ~ scale(P_jan.mar) + scale(N_deer_1)" # short term effect of winter
    precipitation and long term effect of red deer density on female condition
327 "Female_survival ~ scale(P_apr.jul) + scale(N_deer_1)" # medium term effect of spring-
    summer precipitation and long term effect of red deer density on female condition
328 "Female_survival ~ scale(N_deer_1) + scale(N_chamois)" # medium term effect of density
     dependence and long term effect of red deer density on female condition
329 "Female_survival ~ scale(N_deer_1)" # long term effect of red deer density on female
    condition
330 "Female_survival ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_chamois)" # interaction of short term
    effect of winter precipitation and medium term effect of density dependence on
    female condition
331 "Female_survival ~ scale(P_apr.jul) * scale(N_chamois)" # interaction of medium term
    effect of spring-summer precipitation and medium term effect of density dependence
     on female condition
```

```
"Female_survival ~ scale(P_jan.mar) + scale(N_chamois)" # short term effect of winter precipitation and medium term effect of density dependence on female condition
"Female_survival ~ scale(P_apr.jul) + scale(N_chamois)" # medium term effect of spring precipitation and medium term effect of density dependence on female condition
"Female_survival ~ scale(P_jan.mar)" # short term effect of winter precipitation on female condition
"Female_survival ~ scale(P_apr.jul)" # medium term effect of spring precipitation on female condition
"Female_survival ~ scale(N_chamois)" # medium term effect of density dependence on female condition


# For adult male survival
"Male_survival ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_chamois) + scale(N_deer_1)" # short term interactive effect of winter precipitation and density dependence and long term effect of red deer density on male condition
"Male_survival ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_deer_1) + scale(N_chamois)" # short term interactive effect of winter precipitation and long term effect of red deer density on female condition and short term effect of density dependence on male condition
"Male_survival ~ scale(P_apr.jul) * scale(N_chamois) + scale(N_deer_1)" # medium term interactive effect of spring-summer precipitation and  density dependence and long term effect of red deer density on male condition
"Male_survival ~ scale(P_apr.jul) * scale(N_deer_1) + scale(N_chamois)" # interaction of medium-term spring-summer precipitation and long-term effect of deer density on female condition and medium term effect of density dependence on male condition
"Male_survival ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_deer_1)" # interaction of short-term winter precipitation and long-term effect of deer density on male condition
"Male_survival ~ scale(P_apr.jul) * scale(N_deer_1)" # interaction of medium-term spring-summer precipitation and long-term effect of deer density on male condition
"Male_survival ~ scale(P_jan.mar) + scale(N_chamois) + scale(N_deer_1)" # short term effect of winter precipitation, medium term effect of density dependence and ling term effect of red deer density on male condition
"Male_survival ~ scale(P_apr.jul) + scale(N_deer_1) + scale(N_chamois)" # medium term effect of spring-summer precipitation, medium term effect of density dependence and ling term effect of red deer density on male condition
"Male_survival ~ scale(P_jan.mar) + scale(N_deer_1)" # short term effect of winter precipitation and long term effect of red deer density on male condition
"Male_survival ~ scale(P_apr.jul) + scale(N_deer_1)" # medium term effect of spring-summer precipitation and long term effect of red deer density on male condition
"Male_survival ~ scale(N_deer_1) + scale(N_chamois)" # medium term effect of density dependence and long term effect of red deer density on male condition
"Male_survival ~ scale(N_deer_1)" # long term effect of red deer density on male condition
"Male_survival ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_chamois)" # interaction of short term effect of winter precipitation and medium term effect of density dependence on male condition
"Male_survival ~ scale(P_apr.jul) * scale(N_chamois)" # interaction of medium term effect of spring-summer precipitation and medium term effect of density dependence on male condition
"Male_survival ~ scale(P_jan.mar) + scale(N_chamois)" # short term effect of winter precipitation and medium term effect of density dependence on male condition
"Male_survival ~ scale(P_apr.jul) + scale(N_chamois)" # medium term effect of spring precipitation and medium term effect of density dependence on male condition
"Male_survival ~ scale(P_jan.mar)" # medium term effect of winter precipitation on male condition
"Male_survival ~ scale(P_apr.jul)" # medium term effect of spring precipitation on male condition
"Male_survival ~ scale(N_chamois)" # medium term effect of density dependence on male condition


#-------------------------------------------------------------------------
# 6.3) FIT OLS MODELS
#-------------------------------------------------------------------------

# all models include an autoregressive term to account for temporal correlation issues detected in preliminary analyses

#+++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++
# 6.3.1) Modeling birth rate
#+++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++

```

```
371 # we start with models including red deer
372 mod.1.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_jan.mar) * scale(N_
        chamois_1) + scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
373 mod.2.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_jan.mar) * scale(N_
        deer_1) + scale(N_chamois_1), data = data_dem_chamois_deer)
374 mod.3.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_apr.jul) * scale(N_
        chamois_1) + scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
375 mod.4.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_apr.jul) * scale(N_
        deer_1) + scale(N_chamois_1), data = data_dem_chamois_deer)
376 mod.5.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_jan.mar) * scale(N_
        deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
377 mod.6.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_apr.jul) * scale(N_
        deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
378 mod.7.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_jan.mar) + scale(N_
        chamois_1) + scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
379 mod.8.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_apr.jul) + scale(N_
        deer_1) + scale(N_chamois_1), data = data_dem_chamois_deer)
380 mod.9.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_jan.mar) + scale(N_
        deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
381 mod.10.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_apr.jul) + scale(N_
        deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
382 mod.11.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(N_deer_1) + scale(N_
        chamois_1), data = data_dem_chamois_deer)
383 mod.12.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(N_deer_1), data = data
        _dem_chamois_deer)
384 # then we fit models without red deer
385 mod.13.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_jan.mar) * scale(N_
        chamois_1), data = data_dem_chamois_deer)
386 mod.14.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_apr.jul) * scale(N_
        chamois_1), data = data_dem_chamois_deer)
387 mod.15.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_jan.mar) + scale(N_
        chamois_1), data = data_dem_chamois_deer)
388 mod.16.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_apr.jul) + scale(N_
        chamois_1), data = data_dem_chamois_deer)
389 mod.17.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_jan.mar), data =
        data_dem_chamois_deer)
390 mod.18.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(P1_apr.jul), data =
        data_dem_chamois_deer)
391 mod.19.br.lm <- lm(Birth_rate_t ~ scale(Birth_rate_t_1) + scale(N_chamois_1), data =
        data_dem_chamois_deer)
392
393 #++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++
394 # 6.3.2) Modeling kid survival
395 #++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++
396
397 # we start with models including red deer
398 mod.1.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_jan.mar) * scale(N_
        chamois) + scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
399 mod.2.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_jan.mar) * scale(N_
        deer_1) + scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
400 mod.3.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_apr.jul) * scale(N_
        chamois) + scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
401 mod.4.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_apr.jul) * scale(N_
        deer_1) + scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
402 mod.5.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_jan.mar) * scale(N_
        deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
403 mod.6.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_apr.jul) * scale(N_
        deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
404 mod.7.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_jan.mar) + scale(N_
        chamois) + scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
405 mod.8.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_apr.jul) + scale(N_
        deer_1) + scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
406 mod.9.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_jan.mar) + scale(N_
        deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
407 mod.10.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_apr.jul) + scale(N_
        deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
408 mod.11.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(N_deer_1) + scale(N_
        chamois), data = data_dem_chamois_deer)
409 mod.12.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(N_deer_1), data = data
        _dem_chamois_deer)
410 # then we fit models without red deer
411 mod.13.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_jan.mar) * scale(N_
        chamois), data = data_dem_chamois_deer)
```

```
412 mod.14.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_apr.jul) * scale(N_
        chamois), data = data_dem_chamois_deer)
413 mod.15.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_jan.mar) + scale(N_
        chamois), data = data_dem_chamois_deer)
414 mod.16.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_apr.jul) + scale(N_
        chamois), data = data_dem_chamois_deer)
415 mod.17.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_jan.mar), data =
        data_dem_chamois_deer)
416 mod.18.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(P_apr.jul), data =
        data_dem_chamois_deer)
417 mod.19.ks.lm <- lm(Kid_survival ~ scale(Kid_survival_1) + scale(N_chamois), data =
        data_dem_chamois_deer)
418
419 #++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++
420 # 6.3.3) Modeling adult female survival
421 #++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++
422
423 # we start with models including red deer
424 mod.1.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_jan.mar) *
        scale(N_chamois) + scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
425 mod.2.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_jan.mar) *
        scale(N_deer_1) + scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
426 mod.3.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_apr.jul) *
        scale(N_chamois) + scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
427 mod.4.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_apr.jul) *
        scale(N_deer_1) + scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
428 mod.5.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_jan.mar) *
        scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
429 mod.6.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_apr.jul) *
        scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
430 mod.7.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_jan.mar) +
        scale(N_chamois) + scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
431 mod.8.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_apr.jul) +
        scale(N_deer_1) + scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
432 mod.9.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_jan.mar) +
        scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
433 mod.10.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_apr.jul) +
        scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
434 mod.11.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(N_deer_1) +
        scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
435 mod.12.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(N_deer_1), data
        = data_dem_chamois_deer)
436 # then we fit models without red deer
437 mod.13.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_jan.mar) *
        scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
438 mod.14.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_apr.jul) *
        scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
439 mod.15.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_jan.mar) +
        scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
440 mod.16.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_apr.jul) +
        scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
441 mod.17.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_jan.mar), data
         = data_dem_chamois_deer)
442 mod.18.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(P_apr.jul), data
         = data_dem_chamois_deer)
443 mod.19.fs.lm <- lm(Female_survival ~ scale(Female_survival_1) + scale(N_chamois), data
         = data_dem_chamois_deer)
444
445 #++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++
446 # 6.3.4) Modeling adult male  survival
447 #++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++++
448
449 # we start with models including red deer
450 mod.1.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_jan.mar) * scale(N_
        chamois) + scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
451 mod.2.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_jan.mar) * scale(N_
        deer_1) + scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
452 mod.3.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_apr.jul) * scale(N_
        chamois) + scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
453 mod.4.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_apr.jul) * scale(N_
        deer_1) + scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
454 mod.5.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_jan.mar) * scale(N_
        deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
```

```
455 mod.6.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_apr.jul) * scale(N_
        deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
456 mod.7.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_jan.mar) + scale(N_
        chamois) + scale(N_deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
457 mod.8.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_apr.jul) + scale(N_
        deer_1) + scale(N_chamois), data = data_dem_chamois_deer)
458 mod.9.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_jan.mar) + scale(N_
        deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
459 mod.10.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_apr.jul) + scale(N
        _deer_1), data = data_dem_chamois_deer)
460 mod.11.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(N_deer_1) + scale(N_
        chamois), data = data_dem_chamois_deer)
461 mod.12.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(N_deer_1), data =
        data_dem_chamois_deer)
462 # then we fit models without red deer
463 mod.13.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_jan.mar) * scale(N
        _chamois), data = data_dem_chamois_deer)
464 mod.14.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_apr.jul) * scale(N
        _chamois), data = data_dem_chamois_deer)
465 mod.15.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_jan.mar) + scale(N
        _chamois), data = data_dem_chamois_deer)
466 mod.16.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_apr.jul) + scale(N
        _chamois), data = data_dem_chamois_deer)
467 mod.17.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_jan.mar), data =
        data_dem_chamois_deer)
468 mod.18.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(P_apr.jul), data =
        data_dem_chamois_deer)
469 mod.19.ms.lm <- lm(Male_survival ~ scale(Male_survival_1) + scale(N_chamois), data =
        data_dem_chamois_deer)
470
471
472 #============================================================================
473 # 7) MODEL SELECTION
474 #============================================================================
475
476 #----------------------------------------------------------------------------
477 # 7.1) USING AICc
478 #----------------------------------------------------------------------------
479
480 # birth rate
481 selection.br.lm <- model.sel(mod.1.br.lm, mod.2.br.lm, mod.3.br.lm, mod.4.br.lm, mod.5
        .br.lm, mod.6.br.lm, mod.7.br.lm, mod.8.br.lm, mod.9.br.lm,
482                              mod.10.br.lm, mod.11.br.lm, mod.12.br.lm, mod.13.br.lm,
                                     mod.14.br.lm, mod.15.br.lm, mod.16.br.lm, mod.17.br.
                                     lm,
483                              mod.18.br.lm, mod.19.br.lm)
484 selection.br.lm # mod.4.br.lm
485
486
487 # kid survival
488 selection.ks.lm <- model.sel(mod.1.ks.lm, mod.2.ks.lm, mod.3.ks.lm, mod.4.ks.lm,mod.5.
        ks.lm, mod.6.ks.lm, mod.7.ks.lm, mod.8.ks.lm, mod.9.ks.lm,
489                              mod.10.ks.lm, mod.11.ks.lm, mod.12.ks.lm, mod.13.ks.lm,
                                     mod.14.ks.lm, mod.15.ks.lm, mod.16.ks.lm, mod.17.ks.
                                     lm,
490                              mod.18.ks.lm, mod.19.ks.lm)
491 selection.ks.lm # mod.17.ks.lm
492
493
494 # adult female survival
495 selection.fs.lm <- model.sel(mod.1.fs.lm, mod.2.fs.lm, mod.3.fs.lm, mod.4.fs.lm, mod.5
        .fs.lm, mod.6.fs.lm, mod.7.fs.lm, mod.8.fs.lm, mod.9.fs.lm,
496                              mod.10.fs.lm, mod.11.fs.lm, mod.12.fs.lm,mod.13.fs.lm,
                                     mod.14.fs.lm, mod.15.fs.lm, mod.16.fs.lm, mod.17.fs.
                                     lm,
497                              mod.18.fs.lm, mod.19.fs.lm)
498 selection.fs.lm # mod.1.fs.lm
499
500
501 # adult male survival
502 selection.ms.lm <- model.sel(mod.1.ms.lm, mod.2.ms.lm, mod.3.ms.lm, mod.4.ms.lm, mod.5
        .ms.lm, mod.6.ms.lm, mod.7.ms.lm, mod.8.ms.lm, mod.9.ms.lm,
503                              mod.10.ms.lm, mod.11.ms.lm, mod.12.ms.lm,mod.13.ms.lm,
```

```
                                    mod.14.ms.lm, mod.15.ms.lm, mod.16.ms.lm, mod.17.ms.
                                    lm,
504                                 mod.18.ms.lm, mod.19.ms.lm)
505 selection.ms.lm # mod.11.ms.lm
506
507
508 #-------------------------------------------------------------------------
509 # 7.2) USING RMSE
510 #-------------------------------------------------------------------------
511
512 # Define function to extract the bias-corrected RMSE
513 boot.validation = function(model, dataset){ # create function to calculate bias-
        corrected RMSE
514   valid.model <- ols(formula(model), data = dataset, x = TRUE, y = TRUE)
515   validation.model <- validate(valid.model, B = 1000, bw = FALSE) # run bootstrap
        model validation (1000 bootstraps)
516   RMSE.optimistic <- sqrt(validation.model[2,1]) # 'optimistic' RMSE on full data,
        free estimation of parameter
517   RMSE.train <- sqrt(validation.model[2,2]) # mean 'train' RMSE on bootstrap samples,
        free estimation of parameter
518   RMSE.test <- sqrt(validation.model[2,3]) # mean 'test' RMSE on full data, freezing
        parameter estimates for each bootstrap sample
519   round((RMSE.optimistic - (RMSE.train-RMSE.test)), 3) # bias-corrected RMSE estimate
520 }
521
522
523 # birth rate
524 br.lm.model.name <- list("mod.1.br.lm", "mod.2.br.lm", "mod.3.br.lm", "mod.4.br.lm","
        mod.5.br.lm", "mod.6.br.lm", "mod.7.br.lm", "mod.8.br.lm", "mod.9.br.lm",
525                          "mod.10.br.lm", "mod.11.br.lm", "mod.12.br.lm","mod.13.br.lm"
                               , "mod.14.br.lm", "mod.15.br.lm", "mod.16.br.lm","mod.17.
                               br.lm","mod.18.br.lm","mod.19.br.lm")
526
527 for (i in br.lm.model.name){
528   br.lm.model.name[i] = boot.validation(get(i), data_dem_chamois_deer)} # apply
        bootstrap validation recursively to all the models in the list and return bias-
        corrected RMSE values
529
530 model.br <- (as.character(br.lm.model.name))[1:19] # extract model names
531 BIAS.CORRECTED.RMSE.br <- as.numeric((as.vector(br.lm.model.name))[20:38]) # extract
        bias-corrected RMSE values
532 RMSE.br.df <- as.data.frame(cbind(model.br, BIAS.CORRECTED.RMSE.br)) # create
        dataframe with model names and bias-corrected RMSE values
533 RMSE.br.df <- arrange(RMSE.br.df, BIAS.CORRECTED.RMSE.br) # sort bias-corrected RMSE
        values in ascending order
534 RMSE.br.df # mod.4.br.lm has the lowest RMSE value
535
536 # kid survival
537 ks.lm.model.name <- list("mod.1.ks.lm", "mod.2.ks.lm", "mod.3.ks.lm", "mod.4.ks.lm","
        mod.5.ks.lm", "mod.6.ks.lm", "mod.7.ks.lm", "mod.8.ks.lm", "mod.9.ks.lm",
538                          "mod.10.ks.lm", "mod.11.ks.lm", "mod.12.ks.lm","mod.13.ks.lm"
                               , "mod.14.ks.lm", "mod.15.ks.lm", "mod.16.ks.lm","mod.17.
                               ks.lm",
539                          "mod.18.ks.lm","mod.19.ks.lm")
540
541 for (i in ks.lm.model.name){
542   ks.lm.model.name[i] = boot.validation(get(i), data_dem_chamois_deer)} # apply
        bootstrap validation recursively to all the models in the list and return bias-
        corrected RMSE values
543
544 model.ks <- (as.character(ks.lm.model.name))[1:19] # extract model names
545 BIAS.CORRECTED.RMSE.ks <- as.numeric((as.vector(ks.lm.model.name))[20:38]) # extract
        bias-corrected RMSE values
546 RMSE.ks.df <- as.data.frame(cbind(model.ks, BIAS.CORRECTED.RMSE.ks)) # create
        dataframe with model names and bias-corrected RMSE values
547 RMSE.ks.df <- arrange(RMSE.ks.df, BIAS.CORRECTED.RMSE.ks) # sort bias-corrected RMSE
        values in ascending order
548 RMSE.ks.df # mod.12.ks.lm has the lowest value, egual to mod.14.ks.ls, mod.17.ks.ls
        and mod.19.ks.ls
549
550 # adult female survival
551 fs.lm.model.name <- list("mod.1.fs.lm", "mod.2.fs.lm", "mod.3.fs.lm", "mod.4.fs.lm","
        mod.5.fs.lm", "mod.6.fs.lm", "mod.7.fs.lm", "mod.8.fs.lm", "mod.9.fs.lm",
```

```
552                          "mod.10.fs.lm", "mod.11.fs.lm", "mod.12.fs.lm","mod.13.fs.lm"
                                 , "mod.14.fs.lm", "mod.15.fs.lm", "mod.16.fs.lm","mod.17.
                                 fs.lm",
553                          "mod.18.fs.lm","mod.19.fs.lm")
554
555  for (i in fs.lm.model.name){
556    fs.lm.model.name[i] = boot.validation(get(i), data_dem_chamois_deer)} # apply
         bootstrap validation recursively to all the models in the list and return bias-
         corrected RMSE values
557
558  model.fs <- (as.character(fs.lm.model.name))[1:19] # extract model names
559  BIAS.CORRECTED.RMSE.fs <- as.numeric((as.vector(fs.lm.model.name))[20:38]) # extract
       bias-corrected RMSE values
560  RMSE.fs.df <- as.data.frame(cbind(model.fs, BIAS.CORRECTED.RMSE.fs)) # create
       dataframe with model names and bias-corrected RMSE values
561  RMSE.fs.df <- arrange(RMSE.fs.df, BIAS.CORRECTED.RMSE.fs) # sort bias-corrected RMSE
       values in ascending order
562  RMSE.fs.df # mod.1.fs.lm has the lowest value
563
564
565  # adult male survival
566  ms.lm.model.name <- list("mod.1.ms.lm", "mod.2.ms.lm", "mod.3.ms.lm", "mod.4.ms.lm","
       mod.5.ms.lm", "mod.6.ms.lm", "mod.7.ms.lm", "mod.8.ms.lm", "mod.9.ms.lm",
567                          "mod.10.ms.lm", "mod.11.ms.lm", "mod.12.ms.lm","mod.13.ms.lm"
                                 , "mod.14.ms.lm", "mod.15.ms.lm", "mod.16.ms.lm","mod.17.
                                 ms.lm",
568                          "mod.18.ms.lm","mod.19.ms.lm")
569
570
571  for (i in ms.lm.model.name){
572    ms.lm.model.name[i] = boot.validation(get(i), data_dem_chamois_deer)} # apply
         bootstrap validation recursively to all the models in the list and return bias-
         corrected RMSE values
573
574  model.ms <- (as.character(ms.lm.model.name))[1:19] # extract model names
575  BIAS.CORRECTED.RMSE.ms <- as.numeric((as.vector(ms.lm.model.name))[20:38]) # extract
       bias-corrected RMSE values
576  RMSE.ms.df <- as.data.frame(cbind(model.ms, BIAS.CORRECTED.RMSE.ms)) # create
       dataframe with model names and bias-corrected RMSE values
577  RMSE.ms.df <- arrange(RMSE.ms.df, BIAS.CORRECTED.RMSE.ms) # sort bias-corrected RMSE
       values in ascending order
578  RMSE.ms.df # mod.11.ms.lm has the lowest value
579
580
581  #============================================================================
582  # 8) MODEL VALIDATION
583  #============================================================================
584
585  # model validation made for OLS models with delta AICc < 4
586
587  # birth rate
588
589  check_model(mod.4.br.lm)
590  sim.mod.4.br.lm <- simulateResiduals(mod.4.br.lm, n=5000)
591  plot(sim.mod.4.br.lm)
592  testTemporalAutocorrelation(sim.mod.4.br.lm, time = data_dem_chamois_deer$Year_N) #
       test temporal correlation
593
594  check_model(mod.6.br.lm)
595  sim.mod.6.br.lm <- simulateResiduals(mod.6.br.lm, n=5000)
596  plot(sim.mod.6.br.lm)
597  testTemporalAutocorrelation(sim.mod.6.br.lm, time = data_dem_chamois_deer$Year_N) #
       test temporal correlation
598
599
600  # kid survival
601
602  check_model(mod.17.ks.lm)
603  sim.mod.17.ks.lm <- simulateResiduals(mod.17.ks.lm, n=5000)
604  plot(sim.mod.17.ks.lm)
605  testTemporalAutocorrelation(sim.mod.17.ks.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
       Year_N)) # test temporal correlation
606
```

```
607 check_model(mod.13.ks.lm)
608 sim.mod.13.ks.lm <- simulateResiduals(mod.13.ks.lm, n=5000)
609 plot(sim.mod.13.ks.lm)
610 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.13.ks.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
611
612 check_model(mod.12.ks.lm)
613 sim.mod.12.ks.lm <- simulateResiduals(mod.12.ks.lm, n=5000)
614 plot(sim.mod.12.ks.lm)
615 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.12.ks.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
616
617 check_model(mod.18.ks.lm)
618 sim.mod.18.ks.lm <- simulateResiduals(mod.18.ks.lm, n=5000)
619 plot(sim.mod.18.ks.lm)
620 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.18.ks.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
621
622 check_model(mod.19.ks.lm)
623 sim.mod.19.ks.lm <- simulateResiduals(mod.19.ks.lm, n=5000)
624 plot(sim.mod.19.ks.lm)
625 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.19.ks.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
626
627 check_model(mod.9.ks.lm)
628 sim.mod.9.ks.lm <- simulateResiduals(mod.9.ks.lm, n=5000)
629 plot(sim.mod.9.ks.lm)
630 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.9.ks.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
631
632 check_model(mod.15.ks.lm)
633 sim.mod.15.ks.lm <- simulateResiduals(mod.15.ks.lm, n=5000)
634 plot(sim.mod.15.ks.lm)
635 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.15.ks.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
636
637 check_model(mod.1.ks.lm)
638 sim.mod.1.ks.lm <- simulateResiduals(mod.1.ks.lm, n=5000)
639 plot(sim.mod.1.ks.lm)
640 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.1.ks.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
641
642
643 # adult female survival
644
645 check_model(mod.1.fs.lm)
646 sim.mod.1.fs.lm <- simulateResiduals(mod.1.fs.lm, n=5000)
647 plot(sim.mod.1.fs.lm)
648 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.1.fs.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
649
650
651 # adult male survival
652
653 check_model(mod.11.ms.lm)
654 # a close inspection suggests that mod.11.ms.lm might suffer heteroskedasticity issues
655 check_heteroscedasticity(mod.11.ms.lm)
656 # to check if this is consequential for inference, we run a wild bootstrap, which
        allows to maintain the
657 # nominal error rate in small samples under homoskedasticity, moderate
        heteroskedasticity and severe heteroskedasticity
658 Male_survival <- (na.omit(data_dem_chamois_deer)$Male_survival)
659 Male_survival_1.st <- scale(na.omit(data_dem_chamois_deer)$Male_survival_1)
660 N_deer_1.st <- scale(na.omit(data_dem_chamois_deer)$N_deer_1)
661 N_chamois.st <- scale(na.omit(data_dem_chamois_deer)$N_chamois)
662 mod.11.ms.lm.wild <- lm(Male_survival ~ Male_survival_1.st + N_deer_1.st + N_chamois.
        st)
663 print(Pboot(model = mod.11.ms.lm.wild, J = 1000, K = 100), digits = 2)
664 parameters(mod.11.ms.lm, ci=0.95, digits = 3, ci_digits=3)
665 # the results are consistent with mod.11.ms.lm
666
667 sim.mod.11.ms.lm <- simulateResiduals(mod.11.ms.lm)
668 plot(sim.mod.11.ms.lm)
```

```
669 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.11.ms.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
670
671 check_model(mod.12.ms.lm)
672 sim.mod.12.ms.lm <- simulateResiduals(mod.12.ms.lm)
673 plot(sim.mod.12.ms.lm)
674 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.12.ms.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
675
676 check_model(mod.8.ms.lm)
677 sim.mod.8.ms.lm <- simulateResiduals(mod.8.ms.lm)
678 plot(sim.mod.8.ms.lm)
679 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.8.ms.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
680
681 check_model(mod.7.ms.lm)
682 sim.mod.7.ms.lm <- simulateResiduals(mod.7.ms.lm)
683 plot(sim.mod.7.ms.lm)
684 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.7.ms.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
685
686 check_model(mod.5.ms.lm)
687 sim.mod.5.ms.lm <- simulateResiduals(mod.5.ms.lm)
688 plot(sim.mod.5.ms.lm)
689 testTemporalAutocorrelation(sim.mod.5.ms.lm, time = (na.omit(data_dem_chamois_deer)$
        Year_N)) # test temporal correlation
690
691
692 #============================================================================
693 # 9) MODEL AVERAGING RESULTS
694 #============================================================================
695
696 # birth rate
697
698 avg.model.br.lm <- model.avg(selection.br.lm, delta < 4) # nothing to average!
699 parameters(avg.model.br.lm, ci=0.95, digits = 3, ci_digits=3)
700 r2(mod.4.br.lm)
701 r2(mod.6.br.lm)
702
703
704 # kid survival
705
706 avg.model.ks.lm <- model.avg(selection.ks.lm, delta < 4)
707 parameters(avg.model.ks.lm, ci=0.95, digits = 3, ci_digits=3)
708 r2(mod.17.ks.lm)
709 r2(mod.13.ks.lm)
710 r2(mod.12.ks.lm)
711 r2(mod.18.ks.lm)
712 r2(mod.19.ks.lm)
713 r2(mod.9.ks.lm)
714 r2(mod.15.ks.lm)
715 r2(mod.1.ks.lm)
716
717
718 # adult female survival
719
720 avg.model.fs.lm <- model.avg(selection.fs.lm, delta < 4) # nothing to average!
721 parameters(mod.1.fs.lm, ci=0.95, digits = 3, ci_digits=3)
722 r2(mod.1.fs.lm)
723
724
725 # adult male survival
726
727 avg.model.ms.lm <- model.avg(selection.ms.lm, delta < 4)
728 parameters(avg.model.ms.lm, ci=0.95, digits = 3, ci_digits=3)
729 r2(mod.11.ms.lm)
730 r2(mod.12.ms.lm)
731 r2(mod.8.ms.lm)
732 r2(mod.7.ms.lm)
733 r2(mod.5.ms.lm)
734
735
736 #============================================================================
```

```
737 # 10) PLOT MARGINAL EFFECTS SIGNIFICANT PREDICTORS FROM MODELS
738 #================================================================================
739
740 # birth rate
741
742 # EXPORT pdf: 4.33 x 12 inches
743
744 # significant effects to plot:
745 # 1) P1_apr.jul
746 # 2) N_deer_1 : scale(P1_apr.jul)
747 # 3) N_chamois_1
748
749 quantile(data_dem_chamois_deer$N_deer_1, probs = c(0.1, 0.5, 0.9)) #  check the 10%, 5
        0% and 90% quantiles of red deer abundance
750
751 par(mfrow = c(3,1))
752
753 visreg(mod.4.br.lm, xvar="P1_apr.jul",
754        rug=FALSE,
755        ylim = c(0.4,0.8),
756        overlay = TRUE,
757        xlab="Precipitazioni aprile - luglio [t-1] (in mm)",
758        ylab="Tasso di natalit  camosci [t]",
759        fill=list(col= gray(c(0.7), alpha = 0.4)),
760        line=list(lty=1:3, col = "#009900", lwd = 1.8),
761        points=list(cex=1, pch=16, col = "black"), # partial residuals
762        partial = FALSE,
763        cex.lab = 1.25)
764 with(data_dem_chamois_deer, points(P1_apr.jul, Birth_rate_t, pch=16, cex=1, col = "#00
        9900")) # real data
765 text(505, 0.775, "A", cex = 1, font = 2)
766
767 visreg(mod.4.br.lm , xvar = "P1_apr.jul",  by = "N_deer_1",
768        rug = FALSE,
769        ylim = c(0.4,0.8),
770        overlay = TRUE,
771        strip.names = NULL,
772        breaks = c(772.6, 1283, 1669.6), # 10%, 50% and 90% quantiles of red deer
            abundance
773        xlab = "Precipitazioni aprile - luglio [t-1] (in mm)",
774        ylab = "Tasso di natalit  camosci [t]",
775        fill = list(col = gray(c(0.7), alpha = 0.4)),
776        line = list(lty = 1:3, col = "#009900", lwd = 1.8),
777        points = list(cex = 1, pch = 16, col = gray((27:1)/27)[as.factor(data_dem_
            chamois_deer$N_deer_1)]), # partial residuals
778        partial = FALSE,
779        cex.lab = 1.25)
780 legend("topleft", c("10 perc . abbondanza cervo [t-1]", "50 perc . abbondanza cervo [t
        -1]", "90 perc . abbondanza cervo [t-1]"),
781        lty = 1:3, col = "#009900", lwd = 1.5, cex = 0.8, bty = "n")
782 with(data_dem_chamois_deer, points(P1_apr.jul, Birth_rate_t, pch= 16, cex = 1, col =
        gray((27:1)/40)[as.factor(data_dem_chamois_deer$N_deer_1)])) # real data
783 text(505, 0.775, "B", cex = 1, font = 2)
784
785 visreg(mod.4.br.lm, xvar="N_chamois_1",
786        rug=FALSE,
787        ylim = c(0.4,0.8),
788        overlay = TRUE,
789        xlab="Abbondanza camosci [t-1]",
790        ylab="Tasso di natalit  camosci [t]",
791        fill=list(col=grey(c(0.7), alpha=0.4)),
792        line=list(lty=1:3, col = "#CC0000", lwd = 1.8),
793        points=list(cex=1, pch=16, col = "black"), # partial residuals
794        partial = FALSE,
795        cex.lab = 1.25)
796 with(data_dem_chamois_deer, points(N_chamois_1, Birth_rate_t, pch=16, cex=1, col = "#
        CC0000")) # real data
797 text(2125, 0.775, "C", cex = 1, font = 2)
798
799
800 # kid survival
801
802 # EXPORT pdf: 6.5 x 6 inches
```

```
803
804 # significant effects to plot:
805 # 1) N_chamois : scale(P_jan.mar)
806
807 quantile(data_dem_chamois_deer$N_chamois, probs = c(0.1, 0.5, 0.9)) # just check the 1
    0%, 50% and 90% quantiles of chamois
808
809 par(mfrow = c(1,1))
810 visreg(mod.13.ks.lm, xvar = "P_jan.mar",  by = "N_chamois",
811        rug = FALSE,
812        ylim = c(0.1,0.5),
813        overlay = TRUE,
814        strip.names = NULL,
815        breaks = c(799.2, 1304, 1997.8), # 10%, 50% and 90% quantiles of chamois
           abundance
816        xlab = "Precipitazione gennaio - marzo [t+1] (in mm)",
817        ylab = "Tasso di sopravvivenza piccoli camoscio [(t+1)/t]",
818        fill = list(col  =grey(c(0.7), alpha = 0.4)),
819        line = list(lty=1:3, col = "#009900", lwd = 1.8),
820        points = list(cex = 1, pch = 16, col = gray((27:1)/30)[as.factor(data_dem_
           chamois_deer$N_chamois)]), # partial residuals
821        partial =FALSE,
822        cex.lab = 1.25)
823 legend("bottomleft", c("10   perc. abbondanza camoscio [t]", "50   perc. abbondanza
    camoscio [t]", "90   perc. abbondanza camoscio [t]"),
824        lty = 1:3, col = "#009900", lwd = 1.5, cex = 0.8, bty = "n")
825 with(data_dem_chamois_deer, points(P_jan.mar, Kid_survival, pch=16, cex=1, col=gray((2
    7:1)/40)[as.factor(data_dem_chamois_deer$N_chamois)])) # real data
826
827
828 # adult female  survival
829
830 # EXPORT pdf: 6.5 x 12 inches
831
832 # significant effects to plot:
833 # 1) N_chamois : scale(P_jan.mar)
834 # 2) N_deer_1
835
836 quantile(data_dem_chamois_deer$N_chamois, probs = c(0.1, 0.5, 0.9)) # just check the 1
    0%, 50% and 90% quantiles of chamois
837
838 par(mfrow = c(2,1))
839 visreg(mod.1.fs.lm, xvar = "P_jan.mar",  by = "N_chamois",
840        rug = FALSE,
841        ylim = c(0.2,1.0),
842        overlay = TRUE,
843        strip.names = NULL,
844        breaks = c(799.2, 1304, 1997.8), # 10%, 50% and 90% quantiles of chamois
           abundance
845        xlab = "Precipitazioni gennaio - marzo [t+1] (in mm)",
846        ylab = "Tasso di sopravvivenza femmine camoscio [(t+1)/t]",
847        fill = list(col  =grey(c(0.7), alpha = 0.4)),
848        line = list(lty=1:3, col = "#009900", lwd = 1.8),
849        points = list(cex = 1, pch = 16, col = gray((27:1)/30)[as.factor(data_dem_
           chamois_deer$N_chamois)]), # partial residuals
850        partial =FALSE,
851        cex.lab = 1.25)
852 legend("bottomleft", c("10   perc. abbondanza camoscio [t]", "50   perc. abbondanza
    camoscio [t]", "90   perc. abbondanza camoscio [t]"),
853        lty = 1:3, col = "#009900", lwd = 1.5, cex = 0.8, bty = "n")
854 with(data_dem_chamois_deer, points(P_jan.mar, Female_survival, pch=16, cex=1, col=gray
    ((27:1)/40)[as.factor(data_dem_chamois_deer$N_chamois)])) # real data
855 text(400, 0.975, "A", cex = 1, font = 2)
856
857 visreg(mod.1.fs.lm, xvar = "N_deer_1",
858        rug = FALSE,
859        ylim = c(0.5,1),
860        overlay = TRUE,
861        xlab = "Abbondanza cervo [t-1]",
862        ylab = "Tasso di sopravvivenza femmine camoscio [(t+1)/t]",
863        fill = list(col = grey(c(0.7), alpha = 0.4)),
864        line = list(lty = 1:3, col = "#0000CC", lwd = 1.8),
865        points = list(cex = 1, pch = 16, col = "black"), # partial residuals
```

```
866         partial = FALSE,
867         cex.lab = 1.25)
868 with(data_dem_chamois_deer, points(N_deer_1, Female_survival, pch=16, cex=1, col="#000
        0CC")) # real data
869 text(1875, 0.975, "B", cex = 1, font = 2)
870
871
872 # adult male  survival
873
874 # EXPORT pdf: 4.33 x 12 inches
875
876 # significant effects to plot:
877 # 1) N_chamois
878 # 2) N_deer_1
879
880 par(mfrow = c(3,1))
881
882 visreg(mod.11.ms.lm, xvar = "N_chamois",
883         rug = FALSE,
884         ylim = c(0.5,1),
885         overlay = TRUE,
886         strip.names = NULL,
887         xlab = "Abbondanza camoscio [t]",
888         ylab = "Tasso di sopravvivenza maschi camoscio [(t+1)/t]",
889         fill = list(col = grey(c(0.7), alpha = 0.4)),
890         line = list(lty = 1:3, col = "#CC0000", lwd = 1.8),
891         points = list(cex = 1, pch = 16, col = "black"), # partial residuals
892         partial = FALSE,
893         cex.lab = 1.25)
894 with(data_dem_chamois_deer, points(N_chamois, Male_survival, pch = 16, cex = 1, col =
        "#CC0000")) # real data
895 text(2135, 0.975, "A", cex = 1, font = 2)
896
897 visreg(mod.11.ms.lm, xvar = "N_deer_1",
898         rug = FALSE,
899         ylim = c(0.5,1),
900         overlay = TRUE,
901         strip.names = NULL,
902         xlab = "Abbondanza cervo [t-1]",
903         ylab = "Tasso di sopravvivenza maschi camoscio [(t+1)/t]",
904         fill = list(col = grey(c(0.7), alpha = 0.4)),
905         line = list(lty = 1:3, col = "#0000CC", lwd = 1.8),
906         points = list(cex = 1, pch = 16, col = "black"), # partial residuals
907         partial = FALSE,
908         cex.lab = 1.25)
909 with(data_dem_chamois_deer, points(N_deer_1, Male_survival, pch = 16, cex = 1, col = "
        #0000CC")) # real data
910 text(1875, 0.975, "B", cex = 1, font = 2)
911
912 # there is a datapoint that might influence the slope of the regression lines
913 # we refit the model using a robust approach
914 mod.11.ms.rlm <- lmrob(formula(mod.11.ms.lm), data = data_dem_chamois_deer, method="
        SMDM")
915 parameters(mod.11.ms.lm, ci=0.95, digits = 3, ci_digits=3)
916 parameters(mod.11.ms.rlm, ci=0.95, digits = 3, ci_digits=3) # the datapoint doesn't
        have an influence on the the red deer effect, but on the chamois
917
918 visreg(mod.11.ms.rlm, xvar = "N_deer_1",
919         rug = FALSE,
920         ylim = c(0.5,1),
921         overlay = TRUE,
922         strip.names = NULL,
923         xlab = "Abbondanza cervo [t-1]",
924         ylab = "Tasso di sopravvivenza maschi camoscio [(t+1)/t]",
925         fill = list(col = grey(c(0.7), alpha = 0.4)),
926         line = list(lty = 1:3, col = "#0000CC", lwd = 1.8),
927         points = list(cex = 1, pch = 16, col = "black"), # partial residuals
928         partial = FALSE,
929         cex.lab = 1.25)
930 with(data_dem_chamois_deer, points(N_deer_1, Male_survival, pch = 16, cex = 1, col = "
        #0000CC")) # real data
931 text(1875, 0.975, "C", cex = 1, font = 2)
932 text(1100, 0.975, "Approccio robusto", cex = 1)
```

```
933
934
935 #============================================================================
936 # 11) PATH ANALYSIS
937 #============================================================================
938 mod.growth <- lm(Y_chamois ~ scale(P_jan.mar) * scale(N_chamois) + scale(N_deer_1),
        data=data_dem_chamois_deer)
939 parameters(mod.growth) # just to check if the model in Corlatti et al. is confirmed.
        OK!
940
941 # HYPOTHESIS H5:
942
943 # Red deer density at [t-1] has a negative effect on chamois growth rate, mediated by:
944 # a) birth rate
945 # b) kid survival
946 # c) adult female survival
947 # d) adult male survival
948
949 # add standardized red deer, as in regression analyses
950
951 data_dem_chamois_deer$N_deer_1.st <- scale(data_dem_chamois_deer$N_deer_1)
952
953 # define path models
954
955 model.a.lav <- '# regression between deer density at [t-1] and chamois birth rate at [
        t]
956                 Birth_rate_t ~ a * N_deer_1.st
957                 Y_chamois ~ b * Birth_rate_t
958
959                 # indirect effect of deer density at [t-1] on chamois growth rate
                        between [t] and [t+1] mediated by birth rate
960                 indirect := a * b'
961
962 model.b.lav <- '# regression between deer density at [t-1] and chamois kid survival
        between [t] and [t+1]
963                 Kid_survival ~ a * N_deer_1.st
964                 Y_chamois ~ b * Kid_survival
965
966                 # indirect effect of deer density at [t-1] on chamois growth rate
                        between [t] and [t+1] mediated by kid survival
967                 indirect := a * b'
968
969 model.c.lav <- '# regression between deer density at [t-1] and chamois adult female
        survival between [t] and [t+1]
970                 Female_survival ~ a * N_deer_1.st
971                 Y_chamois ~ b * Female_survival
972
973                 # indirect effect of deer density at [t-1] on chamois growth rate
                        between [t] and [t+1] mediated by female survival
974                 indirect := a * b'
975
976 model.d.lav <- '# regression between deer density at [t-1] and chamois adult male
        survival between [t] and [t+1]
977                 Male_survival ~ a * N_deer_1.st
978                 Y_chamois ~ b * Male_survival
979
980                 # indirect effect of deer density at [t-1] on chamois growth rate
                        between [t] and [t+1] mediated by male survival
981                 indirect := a * b'
982
983 # fit path models
984
985 fit.model.a.lav <- sem(model.a.lav, data = data_dem_chamois_deer)
986 fit.model.b.lav <- sem(model.b.lav, data = data_dem_chamois_deer)
987 fit.model.c.lav <- sem(model.c.lav, data = data_dem_chamois_deer)
988 fit.model.d.lav <- sem(model.d.lav, data = data_dem_chamois_deer)
989
990 # return fit measures
991
992 fitMeasures(fit.model.a.lav, c("chisq", "df", "pvalue", "rmsea", "rmsea.pvalue", "aic"
        ))
993 fitMeasures(fit.model.b.lav, c("chisq", "df", "pvalue", "rmsea", "rmsea.pvalue", "aic"
        ))
```

```
994 fitMeasures(fit.model.c.lav, c("chisq", "df", "pvalue", "rmsea", "rmsea.pvalue", "aic"
    ))
995 fitMeasures(fit.model.d.lav, c("chisq", "df", "pvalue", "rmsea", "rmsea.pvalue", "aic"
    ))
996
997 # show standardized coefficients for the best models
998
999 standardizedSolution(fit.model.a.lav)
1000 standardizedSolution(fit.model.c.lav)
1001
1002 ##############################################################################
1003 # END OF ANALYSIS
1004 ##############################################################################
```

Appendice B

Script dinamica spaziale

```
1  ##############################################################################
2  # EFFECTS OF RED DEER ON CHAMOIS ALTITUDE OF PRESENCE
3  # .R code for data analysis
4  ##############################################################################
5
6  # CONTENTS
7
8  # 1) LOAD & INSPECT DATA
9      # 1.1) Load dataset
10     # 1.2) Define variables
11 # 2) LOAD LIBRARIES
12 # 3) FIT MODELS
13 # 4) CHECK VIF FOR GLOBAL MODEL
14 # 5) MODEL SELECTION
15 # 6) MODEL VALIDATION
16 # 7) RESULTS
17     # 7.1) refit model for results
18     # 7.2) model averaging results
19 # 8) PLOT
20
21 #=============================================================================
22 # 1) LOAD DATA
23 #=============================================================================
24
25 #-----------------------------------------------------------------------------
26 # 1.1) Load dataset
27 #-----------------------------------------------------------------------------
28
29 chamois <- read.csv(file.choose(), h=T, sep = ";") # dataset = Dataset_spatial_chamois
       .csv
30
31 #-----------------------------------------------------------------------------
32 # 1.2) Define variables
33 #-----------------------------------------------------------------------------
34
35 head(chamois)
36
37 # ID = number of the obsrvation
38 # Zone = zone in which the observation take place
39 # Year_N = year t
40 # Tot_chamois = total number of chamois observed
41 # Tot_chamois_adult = total number of chamois observed without kids
42 # Altitude_chamois = altitude at which the observation was made
43 # Altitude_deer = annual weighted average altitude of the deer
44 # T_apr.jul = temperature annual average for the period april - june
45
46
47 #=============================================================================
48 # 2) LOAD LIBRARIES
```

```
49 #=============================================================================
50
51 library(lme4) #to use linear model with random effects
52 library(car) # to inspect VIF
53 library(effects)
54 library(MuMIn) # to rank and average OLS models based on AICc
55 library(performance) # to ispect for the assumption of the model
56 library(parameters) # to inspect model results
57 library(ggplot2) # to plot the results
58
59
60 #=============================================================================
61 # 3) FIT MODELS
62 #=============================================================================
63
64 chamois$Tot_chamois_adult <- ifelse(chamois$Tot_chamois_adult==0, 1, chamois$Tot_
       chamois_adult)
65 # this step is necessary for use the observation in which the umber of total adults
       was 0 (observation of only kids)
66
67 mod.1.RR <- lmer(Altitude_chamois ~ scale(T_apr.jul) + (1| Year_N), data = chamois,
       weights = Tot_chamois_adult, REML = FALSE)
68 mod.2.RR <- lmer(Altitude_chamois ~ scale(Altitude_deer) + (1| Year_N), data = chamois
       , weights = Tot_chamois_adult, REML = FALSE)
69 mod.3.RR <- lmer(Altitude_chamois ~ scale(T_apr.jul) + scale(Altitude_deer) + (1| Year
       _N), data = chamois, weights = Tot_chamois_adult, REML = FALSE)
70 mod.4.RR <- lmer(Altitude_chamois ~ scale(T_apr.jul) * scale(Altitude_deer) + (1| Year
       _N), data = chamois, weights = Tot_chamois_adult, REML = FALSE)
71
72
73 #=============================================================================
74 # 4) CHECK VIF FOR GLOBAL MODEL
75 #=============================================================================
76
77 vif(mod.4.RR)
78 # the 4th model is also the global model
79
80
81 #=============================================================================
82 # 5) MODEL SELECTION
83 #=============================================================================
84
85 aicRR <- model.sel(mod.1.RR, mod.2.RR, mod.3.RR, mod.4.RR)
86 aicRR
87 # all the model is good
88
89
90 #=============================================================================
91 # 6) MODEL VALIDATION
92 #=============================================================================
93
94 check_model(mod.1.RR)
95 check_model(mod.2.RR)
96 check_model(mod.3.RR)
97 check_model(mod.4.RR)
98
99
100 #=============================================================================
101 # 7) RESULTS
102 #=============================================================================
103
104 #-----------------------------------------------------------------------------
105 # 7.1) refit model for results
106 #-----------------------------------------------------------------------------
107
108 mod.1.RR.REML <- lmer(Altitude_chamois ~ scale(T_apr.jul) + (1| Year_N), data =
       chamois, weights = Tot_chamois_adult, REML = TRUE)
109 mod.2.RR.REML <- lmer(Altitude_chamois ~ scale(Altitude_deer) + (1| Year_N), data =
       chamois, weights = Tot_chamois_adult, REML = TRUE)
110 mod.3.RR.REML <- lmer(Altitude_chamois ~ scale(T_apr.jul) + scale(Altitude_deer) + (1|
        Year_N), data = chamois, weights = Tot_chamois_adult, REML = TRUE)
111 mod.4.RR.REML <- lmer(Altitude_chamois ~ scale(T_apr.jul) * scale(Altitude_deer) + (1|
        Year_N), data = chamois, weights = Tot_chamois_adult, REML = TRUE)
```

```
# refit with REML=TRUE

#-------------------------------------------------------------------------------
# 7.2) model averaging results
#-------------------------------------------------------------------------------

avg.RR <- model.avg(mod.1.RR.REML, mod.2.RR.REML, mod.3.RR.REML, mod.4.RR.REML)
parameters(avg.RR, ci=0.95, digits = 3, ci_digits=3)


#===============================================================================
# 8) PLOT
#===============================================================================

quantile(chamois$Altitude_deer, probs = c(0.10, 0.5, 0.9))
# check the 10%, 50% and 90% quantiles of Altitude_deer

plot(allEffects(mod.4.RR, xlevels=list(Altitude_deer=c(2268, 2406, 2489))))

scaleFUN <- function(x) sprintf("%.2f", x)
# function that takes the breaks as input and returns labels as output (2 decimals)

RR.effect <- effect("scale(T_apr.jul) * scale(Altitude_deer)", mod.4.RR.REML,
    confidence.level=.95, xlevels=list(T_apr.jul = 50, Altitude_deer = c(2268, 2406, 2
    489)))
RR.effect.df <- as.data.frame(RR.effect)

# EXPORT pdf: 7.0 x 5.0 inches

plot.RR <- ggplot(RR.effect.df, aes(x=T_apr.jul, y=fit, group=Altitude_deer)) +
  theme_bw() +
  theme(panel.grid.major = element_blank(), panel.grid.minor = element_blank()) +
  scale_color_manual(values=c("black", "black", "black")) +
  scale_fill_manual(values = c("#00FF00", "#009900", "#006600")) +
  geom_ribbon(aes(ymin = lower, ymax = upper, fill = as.factor(Altitude_deer)), alpha
      = 0.40, colour=NA) +
  geom_line(aes(T_apr.jul, fit, linetype = as.factor(Altitude_deer), col=as.factor(
      Altitude_deer)), size=0.7) +
  xlab("Temperatura aprile - luglio (in  C )") +
  ylab("Altitudine camoscio (in m s.l.m.)") +
  theme(axis.title.y = element_text(margin = margin(t = 0, r = 10, b = 0, l = 0), size
      =12)) +
  theme(axis.title.x = element_text(margin = margin(t = 10, r = 0, b = 0, l = 0), size
      =12)) +
  theme(axis.text.x = element_text(size=10)) +
  theme(axis.text.y = element_text(size=10)) +
  theme(legend.position = c(.36,.85)) +
  theme(legend.key.size = unit(.75, "cm"))+
  labs(fill = "Altitudine cervo (10  , 50  , 90   percentile) in m s.l.m.")+
  labs(linetype = "Altitudine cervo (10  , 50  , 90   percentile) in m s.l.m.")+
  labs(col = "Altitudine cervo (10  , 50  , 90   percentile) in m s.l.m.")
plot.RR

################################################################################
# END OF ANALYSIS
################################################################################
```

Ringraziamenti

Ed eccoci arrivati alla parte generalmente più letta di tutta la tesi; soprattutto da chi non è particolarmente interessato agli argomenti trattati o da chi semplicemente non ha voglia di leggere tutto il resto. Mi scuserete se nella stesura di questa parte abbandono il rigore scientifico del resto dell'operato ma ritengo che i ringraziamenti non debbano essere fatti su base scientifica bensì su base personale. Inoltre non voglio limitarmi a fare i ringraziamenti solo per la tesi ma anche per tutto il periodo trascorso in magistrale dentro e fuori l'università: periodo caratterizzato non solo dalla "scienza". Comincio col dire che "Grazie" è una parola semplice che può però essere anche molto difficile da dire ma che quando la dico, o scrivo, la dico per davvero e non lo faccio solo per circostanza o cortesia. Se però dovessi ringraziare singolarmente tutti quelli che vorrei dovrei scrivere più pagine per i ringraziamenti che per tutto il resto; cercherò quindi di essere il più breve possibile.

Inizio ringraziando il mio relatore soprattutto per aver sopportato la mia insistenza su alcune cose ed aver prontamente risposto alle mie richieste. Un enorme ringraziamento va anche ai corelatori Luca Corlatti e Luca Pedrotti per avermi insegnato ed aiutato molto sia durante la stesura della tesi sia durante il tirocinio. Per le stese motivazioni, però, non posso non ringraziare anche Valerio con cui ho anche condiviso tutte le difficili levatacce (difficili soprattutto all'inizio quando non ero ancora abituato) fatte durante lo stupendo periodo al Parco. Vorrei ringraziare anche tutti i fantastici professori incontrati durante la magistrale che oltre ad essere grandi professionisti ed avermi insegnato molto nel campo della biologia mi hanno insegnato molto anche nel campo "umano".

Voglio sicuramente ringraziare la mia famiglia che mi ha permesso di vivere tutte le fantastiche esperienze fatte e che mi ha sempre supportato in ciò che facevo. In particolare voglio ringraziare mia mamma Roberta, mia sorella Elisa, mio Nonno Emiliano, i miei zii Andrea e Clara, e Claudio. Un pensiero speciale inoltre va a mio papà che nonostante l'assenza fisica mi è sempre stato vicino; anzi il più vicino di tutti... complici anche i 278 km che separano, in linea d'aria, Torino da Rovereto.

Ringrazio tutti gli amici di vecchia data sia del Trentino sia di Bologna (anche se quasi nessuno residente a Bologna) per aver condiviso con me molte esperienze aiutandomi a crescere enormemente. In particolare ringrazio Daniel, Geremia, Matilde, Rachele e Tobia; tutti facenti parte dell'ormai a me caro gruppo whatsapp "Zabaione e crotali", ed a cui ogni tanto, specialmente nell'ultimo anno di permanenza in casa, rompo con proposte di ogni genere dalle camminate alle serate giochi da tavolo. Fra questi un ringraziamento speciale va a Geremia che mi ha aiutato nella creazione di alcune immagini usate per la tesi (o meglio, che ha fatto in poco tempo ciò che io non sarei riuscito a fare o avrei impiegato giorni), ed a Matilde che mi ha aiutato nell'utilizzo di un programma per l'impaginazione della tesi. Ringrazio poi tutti i nuovi amici che ho conosciuto a Torino, o in qualche modo legati a Torino. Ringrazio i miei compagni d'appa, e non solo, con cui ho avuto modo di condividere molte esperienze piccole e grandi. Siete tanti per nominarvi tutti. Non posso però non nominare Romeo che ha condiviso con me entrambi gli appartamenti e che in alcuni casi mi ha spinto, giustamente e sempre con risultati positivi, ad uscire dalla mia *comfort zone*. Ringrazio infine i miei compagni di corso (soprattutto quelli di "Sfollati & non", altro gruppo whatsapp) (Si lo so non è normale citare le persone tramite i gruppi whatsapp ma così faccio prima). Non potete immaginare quanto in quest'ultimo anno mi siano mancati i discorsi davanti alla macchinetta del caffè ma soprattutto le partite a briscola in pausa pranzo. Rigorosamente con le tanto "odiate" da tutti ma stupende carte trentine perché, ovviamente, ero l'unico folle che girava sempre con le carte da briscola nello zaino.

Grazie!

Mattia

Der Strich - Il Trattino

Per chi si stesse chiedendo cosa sono queste parole, che ho messo anche all'inizio della tesi, riporto di seguito una parte del discorso tratto dal docufilm "Die Mauer - Il Muro" di Marco Cortesi e Mara Moschini (originariamente uno spettacolo teatrale, sempre di Marco Cortesi e Mara Moschini); dialogo scritto ispirandosi ad una conversazione avuta dagli autori con un anziano medico di Berlino Est in relazione alla sua esperienza con il Muro di Berlino. Queste due parole mi hanno in qualche modo cambiato ed ho per questo deciso di farle mie sia perché le ritengo applicabili a chiunque ed in qualsiasi ambito della vita sia perché condensano la stupenda e forse più celebre frase di J. R. R. Tolkien -Tutto ciò che possiamo decidere è come disporre del tempo che ci è dato-.

- Ciò che conta davvero è qualcosa di molto piccolo, quasi invisibile, "Der Strich - il trattino", quello che metti piccolo piccolo tra le parole. Zimmerstraβe 72, poco più avanti di qui, oggi c'è una targa di ferro e qualcuno ci porta ancora dei fiori, perché è li che è successo. Lui è morto li. Sulla targa c'è scritto "Peter Fechter", il ragazzo moto ai piedi del Muro! E sotto il nome ci sono due date: 14 gennaio '44, quando è nato, e 17 agosto '62. Aveva solo 18 anni. Ed io allora che ci passo davanti tutti i giorni, per andare al mercato o per fare una commissione, mi sono chiesto una volta "Chissà quanti giorni ci sono tra il 14 gennaio '44 e il 17 agosto '62" sembra semplice, ma devi considerare gli anni bisestili e tutto il resto. Quanti? 6790. E quante ore? 162960. Ma è pensando a quel ragazzo, e alla targa con il suo nome in cima, che io ho capito perché questa storia è importante. Perché vedi, nel momento esatto in cui nasciamo è come se cominciassimo a morire, e io so che sembra una cosa triste, ma solo fino a quando non guardi quel pezzo di ferro con il nome in cima. Quando nasciamo qualcuno scrive una data a sinistra, poi un bel giorno quando moriamo, qualcuno ne aggiunge un'altra a destra. E non sei tu a deciderle, ne la prima quando arrivi ne la seconda quando te ne vai. Neppure il nome sei tu a scegliertelo. Su quella targa o su quel pezzo di marmo non c'è niente che dipenda da te. Niente, tranne una cosa soltanto, DER STRICH, IL TRATTINO. Quello che sta piccolo piccolo nel mezzo tra le due date. Quello sei tu. Quello è il tuo. Quello dipende da te. Quello... dipende da me. -