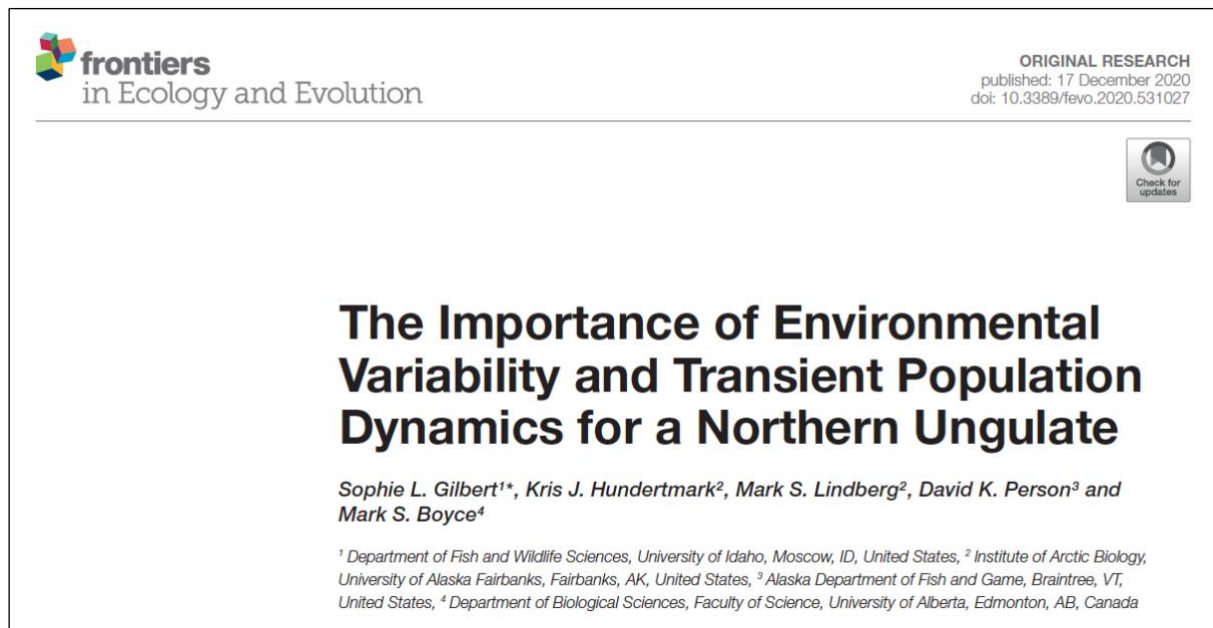


Importance de la variabilité environnementale et de la dynamique des populations transitoires pour un ongulé nordique



Résumé

Les voies par lesquelles la variabilité environnementale affecte la dynamique des populations restent mal comprises, ce qui limite l'inférence écologique et les actions de gestion. Ici, nous utilisons des modèles de population basés sur des matrices pour examiner les réponses du taux vital à la variabilité environnementale et aux traits individuels, et la dynamique transitoire subséquente de la population en réponse à l'environnement. En utilisant le cerf à queue noire de Sitka (*Odocoileus hemionus sitkensis*) dans le sud-est de l'Alaska comme système d'étude, nous avons modélisé les effets de la variance du processus interannuel des covariables sur la survie des femelles, le taux de gestation et le taux de fœtus, ainsi que sur la survie des faons en été et en hiver. Pour examiner l'influence de la **variance environnementale** sur la dynamique de la population, nous avons comparé des analyses de perturbation asymptotiques et transitoires (analyse d'élasticité, expérience de réponse à la table de survie et simulation de transit). Nous avons constaté que la survie des faons en été était principalement déterminée par la prédation de l'ours noir (*Ursus americanus*) et était positivement influencée par la **masse à la naissance** et le sexe de la femelle. La survie des faons en hiver était déterminée par la malnutrition pendant les hivers de neige profonde et était influencée par une interaction entre la date de naissance et l'épaisseur de la neige, **les faons nés tardivement étant plus à risque pendant les hivers de neige profonde**. La survie des femelles **adultes** était le taux vital le plus influent d'après l'analyse d'élasticité classique, mais l'analyse d'élasticité basée sur la variation des processus a indiqué que la survie des faons en hiver et en été était la plus variable et donc la plus influente sur la variabilité de la croissance de la population. La dynamique transitoire produite par des distributions de stades non stables a produit des taux de croissance annuels **réalisés** différents des taux de croissance asymptotiques **prédits** pour toutes les années, soulignant l'importance des perturbations hivernales dans la dynamique de la population de cette espèce.

INTRODUCTION

L'identification des facteurs environnementaux clés qui dictent la dynamique des populations animales est l'un des principaux objectifs des écologistes, mais l'établissement d'un lien entre les changements des conditions environnementales et les réponses au niveau de la population reste un défi majeur (Gamelon et al., 2014 ; Maldonado-Chaparro et al., 2018). Les environnements sont

complexes et de nombreuses caractéristiques varient dans le temps et l'espace. Par conséquent, les effets des variables environnementales sur la dynamique des populations peuvent différer annuellement, saisonnièrement et spatialement en termes d'ampleur et de direction (Coulson et al., 2005). En raison des difficultés à mesurer les réponses des populations aux influences environnementales à tous les stades du cycle biologique, les déductions concernant les réponses des populations aux changements environnementaux sont souvent tirées d'études portant sur une seule phase importante du cycle biologique, et les covariables importantes de l'aptitude pour cette phase du cycle biologique sont alors supposées être également les principaux facteurs influençant la dynamique de la population. Pourtant, même les effets importants de l'environnement sur la phase du cycle biologique peuvent ne pas avoir d'importance dans le contexte de la dynamique des populations si ces taux vitaux sont relativement peu importants pour déterminer la croissance de la population (Gaillard et al., 1998). De même, les phases de l'histoire de vie très influentes en théorie peuvent ne pas varier beaucoup dans le monde réel en raison de la **canalisation** évolutive des schémas de l'histoire de vie (c'est-à-dire une variation phénotypique réduite due à des mécanismes de développement inconnus ; Gaillard et Yoccoz, 2003).

Les populations animales qui subissent un changement brutal de taille en raison de mesures environnementales ou de gestion ont souvent des proportions différentes d'animaux de chaque âge (c'est-à-dire de chaque stade de la population) que les populations qui ne subissent pas de telles perturbations, car les effets de la perturbation sur les taux vitaux spécifiques à l'âge diffèrent souvent. Pourtant, les approches traditionnelles de l'analyse prospective et rétrospective des populations (c'est-à-dire l'analyse de **sensibilité et d'élasticité** et les expériences de réponse aux tables de survie), qui sont souvent utilisées pour analyser les effets des perturbations sur les taux de croissance des populations, supposent que la population a atteint un **équilibre asymptotique** dans lequel les proportions des stades de la population sont constantes (c'est-à-dire une distribution des âges stable). Il est important de noter que les populations **perturbées** dont la distribution des âges n'est pas stable peuvent souvent donner lieu à des taux de croissance annuels et à une abondance de la population très différents de ceux prévus par l'analyse asymptotique, ce que l'on appelle le **momentum** de la population (Koons et al., 2006).

Les progrès de la modélisation ont permis d'améliorer considérablement la compréhension des effets des covariables sur les taux vitaux, tels que la survie (Pollock et al., 1989 ; Tsai et al., 1999 ; Blums et al., 2005 ; Monteith et al., 2013) et le succès de la reproduction (Delgiudice et al., 2007 ; Therrien et al., 2008 ; Tollefson et al., 2010). Parallèlement, notre compréhension de la façon dont les taux vitaux affectent la dynamique des populations dans des environnements invariables s'est considérablement améliorée grâce à l'avènement de modèles de population stochastiques et dépendants de la densité (Grant et Benton, 2000 ; Hunter et al., 2010 ; Boyce et al., 2012), des expériences de réponse aux tables de survie (LTREs ; Caswell, 2001, 2010), des **modèles de population intégrés** (Schaub et Abadi, 2011) et, de plus en plus ces dernières années, des analyses de populations transitoires (Koons et al., 2005 ; Caswell, 2007 ; Ezard et al., 2010 ; Maldonado-Chaparro et al., 2018). Cependant, pour de nombreuses espèces, de telles analyses restent insaisissables en raison de la limitation des données, car des données sur toutes les phases importantes de l'histoire de la vie sont nécessaires.

Dans cette étude, nous avons examiné la réponse des taux vitaux du cerf à queue noire de Sitka (*Odocoileus hemionus sitkensis*) aux variables prédictives environnementales et individuelles, puis nous avons comparé l'analyse asymptotique et transitoire de la dynamique de la population afin de mieux

comprendre l'importance du caractère transitoire pour cette population. Le cerf à queue noire de Sitka, qui vit dans la forêt pluviale tempérée de la côte de l'Amérique du Nord, constitue un excellent système pour l'examen de l'aspect transitoire de la réponse à l'environnement. Comme beaucoup d'ongulés vivant à des latitudes tempérées et plus élevées, ils sont fortement influencés par la saisonnalité et la stochasticité hivernale. Comme prévu pour une sous-espèce de cerfs, les cerfs à queue noire de Sitka se reproduisent à l'automne (le rut primaire a lieu de fin octobre à début novembre, bien que des cycles de rut secondaire et tertiaire puissent se produire pour les femelles qui ne se sont pas reproduites pendant le cycle initial), et produisent 1 ou 2 petits par portée au printemps suivant, la première mise bas ayant lieu à l'âge de 2 ans (Johnson, 1987). Ils sont le principal herbivore de la forêt pluviale tempérée côtière du sud-est de l'Alaska et une source importante de protéines pour les grands prédateurs, les loups (*Canis lupus*) et les ours noirs (*Ursus americanus*). On pense que l'hiver limite les populations de cerfs dans ce système (Klein et Olson, 1960 ; Doerr et al., 2005 ; Farmer et al., 2006 ; Person et al., 2009), et l'exploitation forestière à l'échelle industrielle crée des peuplements de parcelles équiennes avec un fourrage hivernal pauvre (Alaback, 1982 ; Farmer et Kirchhoff, 2007), ce qui réduit la résistance des populations de cerfs aux hivers rigoureux, et peut-être aussi à la prédation (Farmer et al., 2006 ; Person et al., 2009). Les études précédentes se sont concentrées presque exclusivement sur la survie des femelles adultes (Farmer et al., 2006 ; Person et al., 2009), sans étudier la reproduction et la survie ultérieure des faons. Il s'agit d'une lacune inquiétante dans les connaissances, car la survie des jeunes est à l'origine de la plupart des variations observées dans les taux de croissance des populations d'ongulés (Gaillard et al., 1998, 2000).

Nous posons ici les questions suivantes : Quelles variables environnementales et individuelles sont les plus prédictives de la survie des femelles adultes et des faons ? En quoi les dynamiques de population transitoires et asymptotiques diffèrent-elles ? Et que signifient les effets environnementaux et la dynamique transitoire des populations qui en résulte pour l'écologie et la gestion du cerf à queue noire de Sitka, et plus généralement pour les populations d'ongulés dans des environnements stochastiques ? Pour répondre à ces questions, nous avons testé une série d'hypothèses (Tableau 1) pour chaque taux vital des adultes (gestation, taux fœtal et survie annuelle) et pour le taux vital des faons (survie en été et en hiver). En ce qui concerne les taux vitaux des faons, nous avons émis l'hypothèse que la survie des faons devrait être influencée par la qualité de la mère, et donc que l'âge, la masse et la graisse corporelle de la mère devraient augmenter le taux de survie des faons en été et en hiver. De même, la **masse** à la naissance devrait augmenter la survie estivale en réduisant le risque de prédation (Lomas et Bender, 2007 ; Johnstone-Yellin et al., 2009 ; Hurley et al., 2011), et augmenter la survie hivernale si les déficits de **masse** précoces persistent (Loison et al., 1999 ; Whiting et al., 2010). De même, la taille de la portée devrait réduire la survie estivale en raison d'une diminution de l'investissement maternel ou d'une vulnérabilité potentiellement accrue à la prédation (Johnstone-Yellin et al., 2009 ; Van Vuren et al., 2013). En outre, la **synchronisation** des naissances devrait augmenter la survie estivale en réduisant le risque de prédation (mais pourrait avoir un effet négatif ; Sinclair et al., 2000) et en améliorant le chevauchement avec le pic de nutrition des plantes (Langvatn et al., 2004 ; Parker et al., 2009). Nous avons également émis l'hypothèse que les faons femelles survivraient à des taux plus élevés que les mâles en raison de leur comportement moins visible et de leur taux de croissance plus lent (Jackson et al., 1972 ; Loison et al., 1999). En revanche, les faons nés tardivement devraient être moins vulnérables à la prédation par les ours, qui se concentrent sur les saumons à la fin de l'été (Hilderbrand et al., 2004), mais plus vulnérables à la famine hivernale en raison de leur petite taille (Loison et al., 1999 ; Whiting et al., 2010). Enfin, nous avons émis l'**hypothèse** que la récolte de

bois réduirait la survie des faons en été en concentrant les cerfs et les ours dans les jeunes coupes claires productives, et que la sévérité de l'hiver et la récolte de bois pourraient réduire de manière interactive la survie des faons en hiver, car les jeunes coupes claires avec de la neige épaisse fournissent peu de fourrage, tandis que les coupes claires plus anciennes supportent peu de biomasse végétale (Alaback, 1982 ; Hanley, 2005 ; Farmer et Kirchhoff, 2007). Pour les chevreuils femelles adultes, nous avons prédit que tous les taux vitaux réagiraient positivement à l'âge, à la masse corporelle et à la graisse corporelle (Mueller et Sadleier, 1979 ; Delgiudice et al., 2006, 2007 ; Johnstone-Yellin et al., 2009), et négativement à la récolte de bois et à la sévérité de l'hiver, avec des effets négatifs potentiels décalés de l'hiver les années suivantes (Robinette et al., 1957 ; Verme, 1977 ; Fryxell et al., 1991). En ce qui concerne la dynamique globale de la population, nous nous attendions à ce que la survie des femelles adultes ait la plus grande influence relative sur la dynamique de la population sur la base d'une analyse classique de l'élasticité, mais que la variation du processus de survie des juvéniles (c'est-à-dire le recrutement) soit la plus élevée de tous les taux vitaux et ait la plus grande influence sur les fluctuations observées de la population d'une année à l'autre. De plus, nous avons prédit que des distributions de stades non stables entraîneraient des dynamiques transitoires très différentes de celles prévues par les taux de croissance asymptotiques.

TABLEAU 1 - Effets hypothétiques des covariables sur les taux vitaux du cerf à queue noire de Sitka, île du Prince de Galles, AK, États-Unis (2010-2013)

Variable	Predicted Vital Rate Response				
	Pregnancy	Fetal rate	Fawn S(t), summer	Fawn S(t), winter	Adult S(t)
Female age	+	+	+	+	+
Female mass (spring)	+	+	+	+	+
Female fat (spring)			+		+
Fawn birth mass			+	+	
Fawn birth date			+	-	
Fawn birth synchrony			+		
Litter size			-		
Sex (female)			+	+	
Winter severity (t)				-	-
Winter severity (t-1)	-	-	-	-	-
Winter(t)*Birthdate				-	
Timber harvest	-	-	-	-	-

Plus (+) signs indicate a hypothesized positive effect on each vital rate, while negative signs (-) indicate a hypothesized negative effect on that vital rate.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Zone d'étude

Notre étude a été menée de 2010 à 2013, au centre de l'île du Prince de Galles, la plus grande des nombreuses îles de l'archipel d'Alexander, dans le sud-est de l'Alaska (Figure 1). La zone d'étude de 420 km² est typique de la forêt pluviale tempérée côtière de la région, bien qu'elle présente une topographie plus douce, des conditions hivernales plus clémentes (Figure 2) et des forêts plus productives que sur de nombreuses autres îles. Néanmoins, la topographie peut être assez accidentée en raison de la roche calcaire et granitique qui sous-tend une grande partie du paysage, allant de 0 à 1200 m au-dessus du niveau de la mer. En raison de la variation modérée des températures annuelles, des précipitations abondantes (>3 m par an) tombent sous forme de pluie en été, et sous forme de pluie et de neige en hiver, en fonction des températures qui fluctuent souvent autour du point de congélation. En conséquence, les chutes de neige hivernales sont très variables, persistant parfois à des profondeurs < 1 m pendant des semaines, même au niveau de la mer, mais plus souvent à des profondeurs assez faibles au niveau de la mer et augmentant avec

l'altitude (White et al., 2009 ; Shanley et al., 2015). Par rapport à ces tendances à long terme, notre période d'étude a représenté des conditions estivales typiques pour tous les étés (2010, 2011 et 2012), et une série d'hivers doux, modérément sévères et doux (2010-2011, 2011-2012 et 2012-2013, respectivement). Les types d'habitats naturels sont très variés : forêts anciennes, nombreux lacs, rivières et estuaires, végétation alpine et subalpine au-dessus de 400 m et landes à muskeg (Alaback et Saunders, 2013).

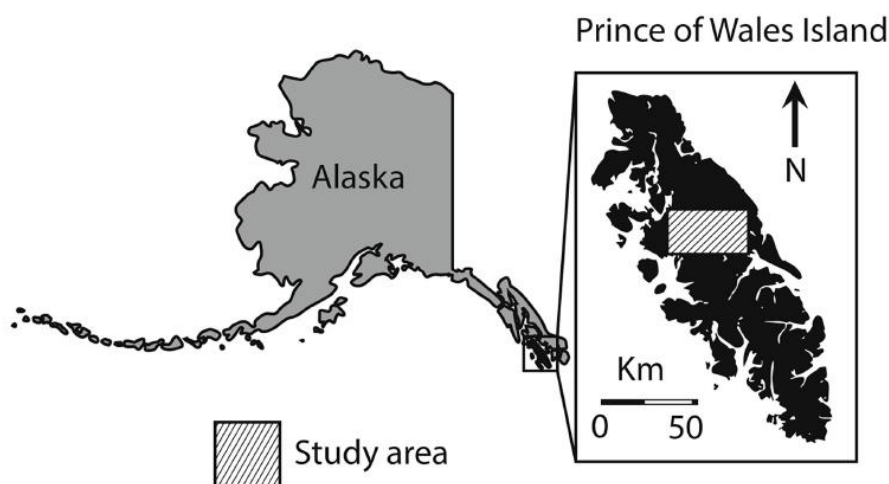


FIGURE 1 - La zone d'étude du cerf à queue noire de Sitka suivie de 2010 à 2013, située dans la partie centrale de l'île du Prince de Galles, dans le sud-est de l'Alaska, au sein de la forêt nationale de Tongass, aux États-Unis

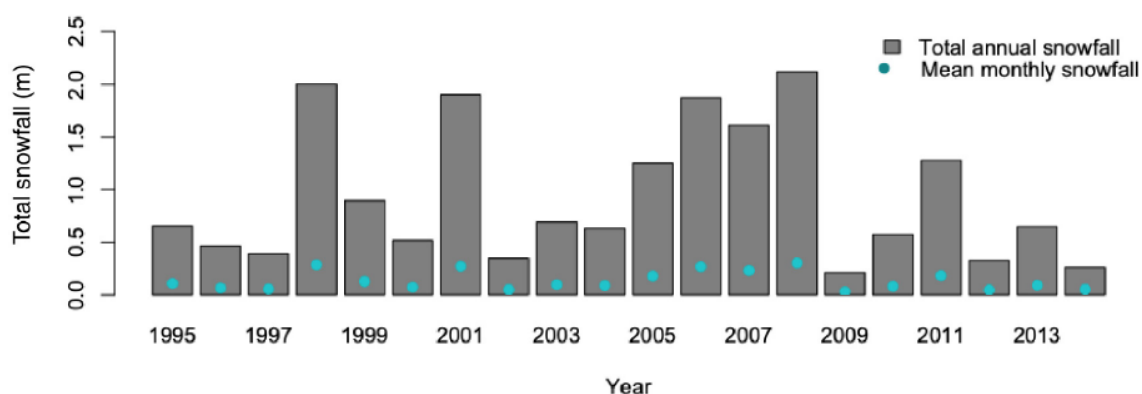


FIGURE 2 - Chute de neige annuelle totale enregistrée à l'île Annette, la station météorologique à long terme la plus proche de la zone d'étude dans le sud-est de l'Alaska, aux États-Unis, où le cerf de Virginie a fait l'objet d'un suivi de 2010 à 2013

Les conditions environnementales favorables relatives à la région dans son ensemble ont traditionnellement soutenu des populations abondantes d'espèces clés, telles que le cerf à queue noire de Sitka, l'ours noir, le loup, le pygargue à tête blanche (*Haliaeetus leucocephalus*) et le saumon (*Oncorhynchus* spp.) qui constituent un système prédateur-proie comprenant également des chasseurs humains. En outre, le centre de Prince of Wales continue d'être le centre de la récolte industrielle du bois dans la forêt nationale de Tongass, y compris dans la zone d'étude (U.S. Forest Service, 2008), ce qui entraîne une récolte disproportionnée des forêts anciennes productives par le biais de coupes industrielles à grande échelle, en particulier dans notre zone d'étude (Albert et Schoen, 2013). Les schémas historiques de récolte du bois dans notre zone d'étude ont produit un paysage fragmenté, avec certains bassins versants entièrement constitués de forêts anciennes, mais la plupart des bassins versants constitués de forêts à différents stades sériques. **La récolte du bois produit des**

peuplements équiennes qui gagnent progressivement du couvert et perdent en conséquence de la biomasse fourragère à travers les stades de succession, retrouvant des propriétés de forêt ancienne après plus de 200 ans (Alaback, 1982 ; Alaback et Saunders, 2013). L'abondance et la grande superficie totale des peuplements séricicoles âgés de plus de 30 ans, qui en sont maintenant au stade de l'exclusion des tiges, revêtent une importance particulière pour les cerfs dans notre zone d'étude, car elles entraînent des réductions de la capacité de charge nutritionnelle des cerfs qui sont susceptibles de persister pendant des décennies dans tous les scénarios de gestion forestière (Albert et Schoen, 2013 ; Gilbert et al., 2015). Notamment, dans le nord de l'île du Prince de Galles, où se situe notre zone d'étude, les parcelles contiguës de forêt ancienne de haute qualité ont été réduites de plus de 90%, la taille moyenne de ces parcelles contiguës étant passée de 264 ha en 1954 à 73 ha en 2004 (Albert et Schoen, 2013), une superficie comparable au domaine vital du cerf femelle moyen (Schoen et Kirchhoff, 1985 ; Yeo et Peek, 1992).

Capture et surveillance des cerfs

Toutes les captures et manipulations d'animaux ont été effectuées conformément aux règlements du Comité institutionnel de soins et d'utilisation des animaux de l'Université de l'Alaska Fairbanks (IACUC #136040-14).

De 2010 à 2012, 61 femelles adultes (âgées de 2 ans et plus) ont été capturées de la mi-avril à la mi-mai de chaque année, et du 5 au 25 juillet en 2010 ($n = 20$ en 2010, $n = 20$ en 2011, et $n = 21$ en 2012). Nous n'avons pas capturé d'animaux d'un an (âge 1 an) au cours de cette étude, mais Farmer et al. (2006) et Person et al. (2009) ont étudié des cerfs dans des zones d'étude adjacentes et se chevauchant et n'ont trouvé aucune différence dans la survie ou les causes de mortalité entre les femelles adultes et les femelles d'un an. Au moment de la capture, les mesures morphologiques (c.-à-d. le diamètre du cœur, la longueur du corps, la longueur du pied arrière) ont été mesurées, le sang a été prélevé et l'état corporel et la gestation ont été évalués à l'aide d'un appareil à ultrasons portable (Sonosite TitanR, Sonosite, Bothel, WA, États-Unis). Nous avons estimé la masse corporelle des femelles sur la base de la mesure de la circonférence du cœur (Parker, 1987), et la graisse corporelle exempte d'ingesta sur la base de la masse corporelle et des mesures de l'échographie (Cook et al., 2010). Les femelles adultes ont été classées en 2, 3 et 4 ans et plus sur la base de l'usure des dents (Hamlin et al., 2000), mais nous avons regroupé les animaux de 3 et 4 ans et plus en une seule classe d'âge adulte. La survie des adultes a été contrôlée chaque semaine en été (avril-1^{er} août) et toutes les 2 semaines pendant le reste de l'année.

Si les femelles adultes capturées avant la parturition ($n = 53$) étaient gestantes, nous avons essayé de les équiper d'émetteurs à implant vaginal (VITs ; Advanced Telemetry Systems, Isanti, MN), ce qui nous a permis de surveiller les femelles avec des VITs quotidiennement avant la parturition, de localiser le site de naissance et de capturer les nouveau-nés (Carstensen et al., 2003 ; Gilbert et al., 2014). Parmi les femelles adultes équipées avec succès de TIV ($n = 49$), nous avons tenté de capturer les nouveau-nés en recherchant le site de naissance jusqu'à ce que 2 faons soient localisés, ou pendant 2 heures si moins de faons étaient localisés. Les nouveau-nés ont été attachés avec précaution, les yeux couverts pour réduire l'agitation, et ont été pesés, sexés, mesurés, et équipés de colliers extensibles VHF (années) et GPS (2012), qui se détachent après environ 1 à 1,5 an. Les faons ont ensuite été suivis 1 à 2 fois par jour de la naissance au 1^{er} août, puis toutes les 2 semaines jusqu'à l'âge de 1 an. Le signal de mortalité a été activé après 5 heures d'inactivité du collier, et les événements de mortalité ont été examinés rapidement (dans les 24 heures suivant leur découverte pendant le suivi) afin de déterminer la cause de la mort.

Au total, 45 cerfs nouveaux nés ont été capturés à la naissance, tandis que 109 autres nouveaux nés ont été capturés de manière opportuniste le long des routes et des sentiers et lorsqu'ils ont été repérés dans les prairies et les coupes à blanc. Parce que la mortalité est fortement dépendante de l'âge pour les cerfs nouveaux nés, ce qui se traduit par des animaux plus vulnérables qui meurent à la naissance ou peu de temps après, nous avons exclu les nouveaux nés capturés de manière opportuniste de notre analyse de la survie estivale pour éviter la troncature gauche des données (Gilbert et al., 2014). En outre, nous manquons d'informations sur les covariables maternelles telles que l'âge maternel, la masse corporelle et la graisse corporelle pour les faons capturés de manière opportuniste. Par conséquent, étant donné que les taux de survie quotidiens et donc le biais de troncature à gauche convergent dans notre système à environ 30 jours d'âge, nous avons inclus les faons capturés de manière opportuniste dans nos estimations de survie des faons en hiver, augmentant ainsi la taille de notre échantillon hivernal à 81 individus.

Effets des covariables sur les taux vitaux

Nous avons estimé les taux vitaux, y compris les taux moyens sur les trois années de l'étude et pour chaque année. Les taux vitaux estimés étaient les taux de gestation et de fœtus (c'est-à-dire le nombre de faons nouveaux nés par femelle), les taux de survie en été et en hiver pour les faons, et les taux de survie annuels pour les adultes. Les taux de gestation et de fœtus ont été modélisés à l'aide de modèles linéaires généralisés dans le programme R (R Core Development Team, 2019) et ont été traités comme des variables de réponse binomiale et de Poisson, respectivement (Caswell, 2001 ; Morris et Doak, 2002).

Seuls 6 cerfs femelles adultes sont morts parmi les 63 suivis sur 3 ans. Ce faible nombre d'événements a limité le nombre de paramètres pouvant être testés simultanément. Les modèles comportant moins de 10 événements par variable peuvent produire des estimations de modèle biaisées et une erreur de sélection des prédicteurs de type I (Vittinghoff et McCulloch, 2006). Par conséquent, nous n'avons examiné que les effets univariés de l'âge, de la masse, de la graisse corporelle et du régime de récolte du bois sur la survie des adultes.

Les réponses de la survie des faons et des femelles adultes aux covariables environnementales et individuelles ont été modélisées à l'aide de modèles de survie à graisse connue, mis en œuvre dans le paquet RMark du programme R (Laake, 2013). Nous avons modélisé la survie des faons en périodes distinctes d'été et d'hiver, car la vulnérabilité à la prédation, les sources de mortalité et, par conséquent, les effets des covariables changent de la naissance à la première année de vie. La période néonatale commence à la naissance et se poursuit jusqu'à l'âge de 90 jours, âge auquel la plupart des faons d'été sont morts (Figure 3). Pendant cette période, la survie a été modélisée en intervalles hebdomadaires, avec un effet linéaire du temps puisque la survie augmente de façon marquée avec l'âge des faons (Gilbert et al., 2014). La période d'automne et d'hiver, appelée dorénavant période hivernale, s'étendait de 91 à 365 jours d'âge, et la survie a été considérée par intervalles de 2 semaines, sans effet du temps.

Nous n'avons pas considéré la graisse corporelle des femelles adultes comme une covariable pour la gestation ou le taux de fœtus parce que l'état corporel a été mesuré au début du printemps, après que la gestation et le taux de fœtus aient déjà été déterminés. En outre, nous ne disposons d'aucune mesure de l'état nutritionnel des faons avant l'hiver car ils n'ont pas été recapturés. Par conséquent, en ce qui concerne la survie hivernale des faons, nous avons inclus un effet de masse à la naissance, et nous avons rétrocalculé la masse à la naissance pour les faons capturés de manière opportuniste

en supposant un âge universel de 5 jours au moment de la capture. De nombreuses études évaluent les faons capturés de manière opportuniste en se basant sur la croissance des nouveaux sabots (Sams et al., 1996 ; Haskell et al., 2007) ; cependant, il a été récemment démontré que les équations existantes de croissance des sabots n'étaient pas précises pour les cerfs muets (Grovenburg et al., 2014). Au lieu de cela, nous avons généré empiriquement une fenêtre d'âge de capture potentielle en recapturant les faons capturés à la naissance jusqu'à l'âge auquel ils ne pouvaient plus être recapturés (11 jours), et nous avons attribué la médiane de cette période (5 jours) comme âge de capture (Johnson et al., 2004 ; Gilbert et al., 2014).

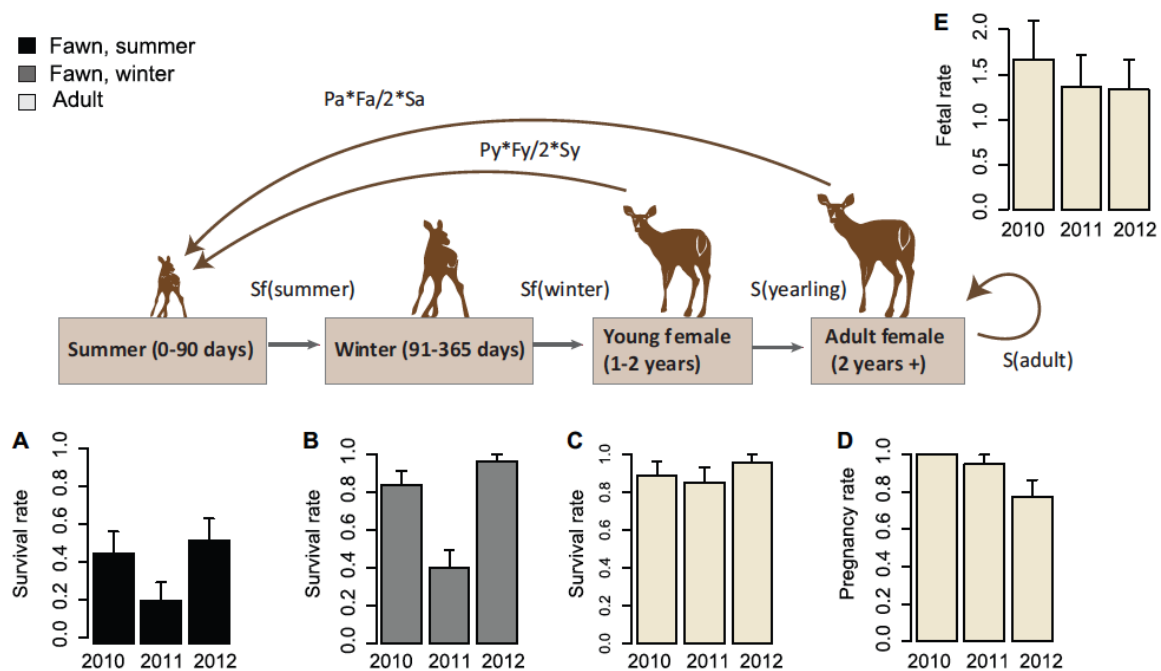


FIGURE 3 - Variabilité interannuelle des taux vitaux tout au long du cycle de vie du cerf à queue noire de Sitka (suivi 2010-2013). La variabilité interannuelle des taux vitaux, avec des barres d'erreur standard, est montrée pour 2010-2012, comprenant (A) le taux de survie estival des faons (0-90 jours) ; (B) le taux de survie hivernal des faons (91-365 jours) ; (C) le taux de survie annuel des femelles adultes, (D) le taux de gestation des femelles adultes et des femelles d'un an, et (E) le taux de fœtus des femelles adultes et des femelles d'un an. L'étude a été menée sur l'île Prince of Wales, AK, États-Unis

Afin d'identifier les modèles supérieurs et concurrents pour l'inférence, nous avons commencé par un modèle global de covariables pour chaque taux vital, basé sur les relations écologiques hypothétiques décrites précédemment. Nous avons réduit le modèle global pour chaque taux vital en sous-ensembles de modèles avec un maximum de 3 covariables par modèle pour les faons et 1 covariable par modèle pour les femelles adultes en raison de la taille limitée de nos échantillons et du nombre d'événements de mortalité. Les variables fortement corrélées entre elles ($r > 0,6$) n'ont pas été incluses dans les mêmes sous-modèles afin d'éviter une distorsion des coefficients. Pour chaque taux vital, un ensemble de modèles compétitifs a été formé à partir des modèles dont les scores du critère d'information d'Akaike ajusté à la petite taille de l'échantillon (AICc) différaient de 2 par rapport au modèle ayant le score AICc le plus bas. Nous avons ensuite écarté de l'ensemble des modèles concurrents les modèles comportant des covariables non informatives (Arnold, 2010), définis comme des modèles dont le modèle n'est qu'une expansion hiérarchique par une seule covariable du modèle le mieux classé, sans réduction de la log-vraisemblance (Burnham et Anderson, 2002 ; Arnold, 2010). Nous n'avons pas procédé à la validation du modèle, car l'objectif principal de cette étude était de tester des hypothèses plutôt que de faire des prédictions, et la taille des échantillons était limitée.

Effets des taux vitaux et des covariables sur la dynamique des populations...

Analyse transitoire

Étant donné que notre population est considérée comme fortement affectée par la sévérité de l'hiver, qui affecte de manière différentielle les classes d'âge, et que nous ne savons pas comment la dépendance de la densité affecte les taux vitaux inclus dans nos matrices de population, il est très improbable que la population atteigne un jour la distribution stable des stades indiquée par l'analyse asymptotique de nos trois matrices annuelles de Leslie. Pour mieux comprendre l'importance de ces effets de stades non stables sur la croissance de la population, nous avons effectué une analyse transitoire. Tout d'abord, nous avons construit une simulation dans laquelle nous avons généré stochastiquement 10 000 distributions de stade initial pour la première année de notre étude (2008-09, une année d'hiver doux suivant 3 hivers rigoureux successifs), puis nous avons projeté cette structure de population à travers les matrices annuelles suivantes, qui représentaient une année avec un hiver doux dans l'année t (2010-2011), suivie d'une année avec un hiver rigoureux (2011-2012), suivie d'une année avec un hiver doux (2012-2013). Pour chaque cycle de population, nous avons calculé la taille de la population pour chaque stade de chaque année, la croissance transitoire de la population [simplement $N(tC^t)/N(t)$], la réactivité (une mesure de la densité de la population au cours de la première année suivant la perturbation, calculée comme la croissance transitoire divisée par la croissance asymptotique de la matrice annuelle), et l'inertie, une mesure similaire indiquant le ratio de la taille maximale de la population atteinte en raison de la dynamique transitoire et de la dynamique de la population par rapport à celle atteinte par la seule croissance asymptotique (Koons et al., 2007 ; Stotte et al., 2012). Après une première analyse, il s'est avéré que l'inertie était équivalente à la réactivité pour cette population, puisque la taille maximale de la population transitoire par rapport à la dynamique asymptotique a été atteinte au cours de l'année $t = 1$, et l'inertie n'a donc pas été incluse dans notre analyse finale. Les distributions de la taille des populations, de la croissance transitoire et de la réactivité qui en résultent ont été utilisées pour générer la médiane et les intervalles de confiance à 95% pour ces mesures. En outre, nous avons examiné les influences potentielles minimales et maximales de la dynamique transitoire pour chaque matrice annuelle en utilisant les mesures d'atténuation minimale et d'amplification maximale décrites dans Stott et al. (2012), qui permettent également de calculer quel stade de la population a contribué le plus à l'atténuation et à l'amplification par rapport à la dynamique asymptotique.

RÉSULTATS

Variabilité vitale et réponse aux variables prédictives

Taux de gestation et de fœtus

Le taux de gestation moyen des femelles adultes était de 0,89 (variance totale = 0,03, variance du processus = 0,009). Les taux vitaux ont varié d'une année à l'autre (Tableau 2 et Figure 3). Les femelles avaient des taux de gestation de 1,0 en 2010, 0,95 en 2011 et 0,77 en 2012.

Le **taux de fertilité** moyen pour les femelles en gestation était de 1,45 faon par femelle (variance totale = 0,07, variance du processus < 0,001), ce qui implique un taux de 0,72 faon par femelle si l'on suppose un rapport de 1:1 entre les sexes. Le taux de faons femelles par femelle mesuré à partir de nos faons capturés était de 0,625 faons femelles par femelle ($SE = 0,10$), avec un intervalle de confiance supérieur de 95% de 0,82, ce qui nous amène à accepter l'hypothèse d'un rapport des sexes de 1:1. Selon les années, le taux de fertilité était de 1,67 faon par femelle ($SE = 0,43$) en 2010, 1,36 ($SE = 0,35$) en 2011 et 1,33 ($SE = 0,33$) en 2012.

TABLEAU 2 - Estimations des taux vitaux pour la période de l'étude (2010-2013) pour le cerf à queue noire de Sitka, Île du Prince de Galles, AK, États-Unis

Vital Rate	Estimate	Total σ^2	Process σ^2	N
Pregnancy Rate	0.89	0.03	0.004	53
Fetal rate (fawns per female)	1.45	0.07	<0.001	32
Fawn survival, 1–90 days	0.41	0.06	0.01	45
Fawn survival, 91–365 days	0.73	0.17	0.08	82
Adult survival, 1–365 days	0.90	0.005	<0.001	61

Estimates are shown as means with total variance, process variance, and sample size (N).

Les variables qui ont affecté la probabilité de gestation sont la sévérité de l'hiver précédent, mesurée par les chutes de neige totales [hiver($t-1$)], l'âge des femelles adultes et la récolte de bois dans le bassin versant, le modèle le mieux étayé incluant l'hiver ($t-1$) et la récolte de bois (Tableau 3). L'âge de la femelle adulte a eu un effet positif sur la probabilité de gestation, tout comme l'occupation d'un bassin versant exploité, tandis qu'un hiver avec des chutes de neige totales importantes a réduit la probabilité de gestation au printemps suivant. Le taux de fœtus n'a pas été fortement affecté par les covariables ; le modèle nul a été classé premier, bien qu'un effet positif de l'âge de la femelle (1AICc = 1,24 ; Tableau 3) et de la masse de la femelle (1AICc = 1,83) ait également été appuyé. L'âge et la masse de la femelle étaient positivement corrélés pour les femelles gestantes ($r = 0,60$, $p < 0,01$) et pour les femelles où des faons ont été capturés ($r = 0,57$, $p < 0,01$), et par conséquent, l'âge et la masse de la femelle n'ont pas été inclus simultanément comme covariables dans les modèles de taux vital. Selon l'analyse univariée des covariables de la survie de la femelle, il y avait un soutien pour les effets négatifs de la masse et de l'âge de la femelle sur la survie (i.e., les femelles plus jeunes et plus légères ont survécu avec une probabilité plus élevée ; Tableau 3).

TABLEAU 3 - Modèles de taux vitaux classés dans les 2 unités AICc des meilleurs modèles de taux vitaux pour le cerf à queue noire de Sitka pendant la période de l'étude (2010-2013), Île du Prince de Galles, AK, États-Unis

Model Equation	β_1	β_2	β_3	Δ AICc
Probability of pregnancy				
$P \sim \beta_1(\text{Logged}) + \beta_2(\text{Winter}_{(t-1)})$	2.49 (1.19)	-3.07 (1.55)	-	0
$P \sim \beta_1(\text{Logged}) + \beta_2(\text{Winter}_{(t-1)}) + \beta_3(\text{Age})$	2.27 (1.22)	-2.99 (1.57)	1.24 (0.90)	0.12
Number of fetuses per female				
$F \sim 1$	-	-	-	0
$F \sim \beta_1(\text{Age})$	0.20 (0.19)	-	-	1.24
$F \sim \beta_1(\text{Mass})$	0.01 (0.02)	-	-	1.83
Fawn survival summer, 1–90 days				
$S(t)_S \sim \beta_1(\text{Mass}) + \beta_2(\text{Sex})$	2.48 (0.97)	0.90 (0.56)	-	0
$S(t)_S \sim \beta_1(\text{Mass})$	2.12 (0.92)	-	-	0.51
$S(t)_S \sim \beta_1(\text{Mass}) + \beta_2(\text{Winter}_{(t-1)})$	2.34 (0.95)	0.74 (0.62)	-	1.18
$S(t)_S \sim \beta_1(\text{Mass}) + \beta_2(\text{B.date})$	2.08 (0.92)	0.03 (0.03)	-	1.65
$S(t)_S \sim \beta_1(\text{Mass}) + \beta_2(\text{Sync})$	2.12 (0.91)	0.33 (0.40)	-	1.91
Fawn survival winter, 91–365 days				
$S(t)_W \sim \beta_1(\text{Winter}_t) + \beta_2(\text{B.date})$	-3.27 (0.69)	-0.06 (0.02)	-	0
$S(t)_W \sim \beta_1(\text{Winter}_t) + \beta_2(\text{B.date}) + \beta_3(\text{B.date} * \text{Winter}_t)$	-1.60 (1.34)	0.02 (0.06)	-0.08 (0.06)	0.14
Adult survival 1–365 days				
$S(t) \sim \beta_1(\text{Mass})$	-0.19 (0.07)	-	-	0
$S(t) \sim \beta_1(\text{Age})$	-1.67 (0.74)	-	-	1.77

Competitive models are shown with parameter estimates and (standard errors), and difference in AICc score from top-ranked model.

Taux de survie des adultes

Comme indiqué précédemment, le taux de survie annuel des adultes était élevé et présentait une faible variance de processus, avec une moyenne de 0,90 (variance totale = 0,005, variance de processus < 0,001) pour la période d'étude, et variait peu entre les années, et était estimé à 0,89 ($SE = 0,07$) en 2010, 0,85 ($SE = 0,08$) en 2011), et 0,95 ($SE = 0,04$) en 2012. La source de mortalité la

plus importante ($n = 3$) était la chasse, avec un taux de mortalité moyen de 0,05 ($SE = 0,03$), suivi d'un taux de mortalité de 0,03 ($SE = 0,02$) dû à la malnutrition ($n = 2$), et d'un taux de mortalité de 0,02 dû à la prédation par l'ours noir ($n = 1$, $SE = 0,02$). La mortalité due aux loups n'a été enregistrée pour aucun cerf adulte suivi au cours de cette étude, bien que la prédation par les loups ait été une source majeure de mortalité pour les cerfs suivis dans la même zone d'étude 10 ans auparavant (Person et al., 2009 ; Alaska Department of Fish and Game, données non publiées). Les loups étaient peu nombreux et leur distribution était restreinte au cours de cette étude en raison de la forte pression de chasse (Gilbert et al., 2015 ; Alaska Department of Fish and Game, 2017).

Taux de survie des faons

Le taux de survie des faons était le plus faible pendant l'été, principalement en raison de la prédation par les ours noirs, et très variable d'une année à l'autre. La survie moyenne en été était de 0,41 pour toutes les années (variance totale = 0,06, variance du processus = 0,01), et les taux annuels de survie en été étaient de 0,47 en 2010 ($SE = 0,13$), 0,23 en 2011 ($SE = 0,11$), et 0,54 en 2012 ($SE = 0,13$). Pour l'ensemble des années, les taux de mortalité étaient de 0,46 ($n = 21$, $SE = 0,08$) en raison de la prédation par les ours noirs et de 0,11 ($n = 6$, $SE = 0,05$) en raison d'autres causes. Les autres causes de mortalité comprenaient la prédation inconnue ($n = 1$), la prédation par l'aigle ($n = 1$), la noyade ($n = 1$) et la naissance prématurée ($n = 3$). Comme précédemment, la masse et l'âge maternels étant corrélés parmi les faons échantillonnés ($r = 0,56$), ils n'ont pas été inclus dans les modèles de l'échantillon. En outre, la synchronisation des naissances était plus faible dans les bassins versants exploités ($p = 0,015$), bien que les deux variables n'aient été que modérément corrélées ($r = 0,36$).

La survie des faons en été, de la naissance à l'âge de 90 jours, a été affectée par le sexe et la masse à la naissance. Dans le modèle de survie le mieux classé, les faons femelles avaient une probabilité de survie plus élevée que les faons mâles, tout comme les faons qui pesaient plus lourd à la naissance (Tableau 3 et Figure 4A). D'autres modèles compétitifs incluaient un effet positif de l'asynchronisme des naissances sur la survie, indiquant que les faons nés de manière plus synchronisée survivaient à des taux plus faibles, et un effet positif de la sévérité de l'hiver de l'année précédente, indiquant que les faons nés après un hiver sévère survivaient mieux. Bien qu'il n'y ait pas eu de covariables fortement corrélées, il y a eu une relation statistique entre l'exploitation forestière du bassin versant et l'asynchronisme des naissances, avec plus de naissances asynchrones dans les bassins versants exploités ($r = 0,34$, $p = 0,015$).

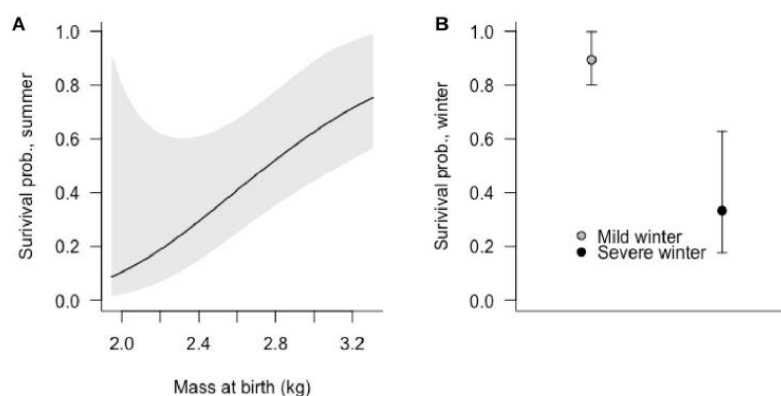


FIGURE 4 - Les effets de (A) la masse de naissance des faons du cerf à queue noire de Sitka sur la survie estivale (0-90 jours), et de (B) l'occurrence d'un hiver rigoureux sur la survie hivernale des faons (91-365 jours), illustrés avec des intervalles de confiance à 95%. L'étude a été menée de 2010 à 2013 sur l'île du Prince de Galles, AK, États-Unis

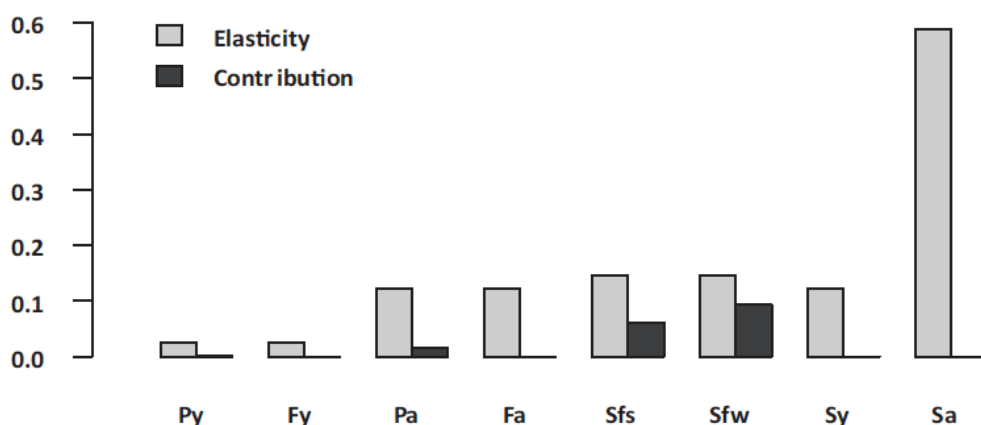


FIGURE 5 - Élasticité du taux vital du cerf à queue noire de Sitka par rapport aux contributions à la variabilité annuelle observée du taux de croissance asymptotique, où Py et Fa désignent la gestation des jeunes d'un an et des adultes, Fy et Fa désignent la fertilité (femelles par faon) des jeunes d'un an et des adultes, et Sf(s), Sf(w), Sy et Sa désignent la survie des classes d'âge : faon (jours 1-90), faon (jours 91-365), jeune d'un an, et adultes. L'étude a été menée de 2010 à 2013 sur l'île du Prince de Galles, AK, États-Unis

Pendant les mois d'hiver, la survie des faons a été déterminée principalement par la mortalité due à la malnutrition, qui s'est produite uniquement pendant l'hiver 2011. Sur les trois années de l'étude, le taux moyen de survie hivernale était de 0,73 (variance totale = 0,17, variance du processus = 0,08), en raison d'un taux de mortalité de 0,21 ($n = 16$, $SE = 0,05$) dû à la malnutrition, de 0,03 ($n = 2$, $SE = 0,02$) due à la prédation par le loup, 0,02 ($n = 1$, $SE = 0,02$) due à la prédation par l'ours (fin septembre), et 0,03 ($n = 2$, $SE = 0,02$) due à d'autres causes ($n = 1$ collision avec une voiture, $n = 1$ chasse illégale). D'une année à l'autre, les taux de survie hivernale étaient élevés en 2010 ($M = 0,84$, $SE = 0,07$) et 2012 ($M = 0,96$, $SE = 0,04$), et assez bas en 2011 ($M = 0,40$, $SE = 0,09$).

La survie des faons en hiver, de 91 à 365 jours d'âge, a été fortement affectée par la sévérité de l'hiver et la date de naissance. Le modèle de premier rang a soutenu les effets négatifs de la sévérité de l'hiver et de la date de naissance, indiquant que les faons nés tardivement étaient plus à risque de mortalité, comme l'étaient les faons pendant les hivers à fortes chutes de neige. En outre, un modèle concurrent a soutenu un effet interactif négatif de la sévérité de l'hiver et de la date de naissance, indiquant une survie plus faible pendant les hivers rigoureux et pour les faons nés tardivement (Tableau 3 et Figure 4B).

Effets des taux vitaux sur la dynamique asymptotique de la population

L'analyse du modèle de population de référence a indiqué que le taux de croissance moyen de la population pour la période étudiée était nettement positif, avec $\lambda = 1,08$, malgré l'hiver rigoureux de 2011. Les estimations annuelles des taux de croissance déterministes de la population étaient de 1,17 en 2010, 0,92 en 2011 et 1,18 en 2012. Le taux vital le plus influent sur la base des valeurs d'élasticité déterministes (Figure 5 et Tableau supplémentaire 1) était la survie des femelles adultes, suivie par la survie des faons en été et en hiver, la survie des yearlings, la fertilité des adultes et des yearlings, et la gestation des adultes et des yearlings. En revanche, lorsque les taux vitaux ont été perturbés sur la base de la variation du processus, des niveaux relativement élevés de variation du processus ont eu pour résultat que la survie des faons en hiver a contribué le plus à la variation du taux de croissance interannuel, suivie de près par la survie des faons en été, puis par le taux de gestation des adultes et des yearlings, les autres taux vitaux contribuant beaucoup moins en raison de la quasi absence de variation du processus (Figure 5 et Tableau complémentaire 1).

Dynamique transitoire de la population

L'analyse des simulations transitoires a indiqué que la structure du stade initial peut entraîner des différences dans la croissance réalisée par rapport à la croissance prédite par l'analyse asymptotique (Figure 5). Le taux de croissance médian réalisé était de 1,29 (IC 95% = 1,13, 1,43) en 2010, de 0,92 (IC 95% = 0,89, 0,95) en 2011 et de 1,12 (IC 95% = 1,11, 1,12) en 2012, ce qui indique que l'incertitude initiale que nous avons incluse dans la structure des stades s'est atténuée avec le temps. Ces taux de croissance transitoires étaient différents de ceux prédits par la dynamique asymptotique, ce qui a entraîné des ratios de réactivité par rapport à la dynamique asymptotique de 1,10 (IC 95% = 0,96, 1,22) en 2010, 0,99 (IC 95 % = 0,97, 1,04) en 2011, et 0,93 (IC 95 % = 0,93, 0,94) en 2012. Cette simulation ne tenait pas compte de l'incertitude liée aux valeurs annuelles du taux vital, de sorte que la variabilité potentielle des taux de croissance pourrait être considérablement plus élevée. Pour les matrices annuelles de 2010, 2011 et 2012, l'atténuation maximale était de 1,49, 1,73 et 1,36 respectivement, résultant en un taux de croissance annualisé de 1,75, 1,58 et 1,62, et avec le stade de la femelle adulte, le stade du faon et le stade du faon contribuant le plus aux différences d'amplification. Les atténuations maximales des matrices annuelles pour 2010, 2011 et 2012 étaient respectivement de 0,34, 0,08 et 0,41, résultant en des taux de croissance réalisés de 0,40, 0,07 et 0,49, et avec le niveau le plus élevé de contributions provenant des faons pour toutes les matrices (Tableau 4).

TABLEAU 4 - Amplifications et atténuations maximales possibles des matrices de projection de la population de cerfs à queue noire de Sitka observées au cours de cette étude (2010-2013), avec le nombre atteint au max/min $N(t)$, et le stade apportant la plus grande contribution

Matrix	$A_{Mild(t-1)Mild(t)}$	$A_{Mild(t-1)Severe(t)}$	$A_{Severe(t-1)Mild(t)}$
Max amplification	1.49	1.73	1.36
$N(t)$	1.75	1.58	1.63
Stage	Adult female	Fawn	Adult female
Max attenuation	0.34	0.08	0.41
$N(t)$	0.40	0.07	0.49
Stage	Fawn	Fawn	Fawn

All min/max values were achieved within one timestep. The study was conducted on Prince of Wales Island, AK, United States.

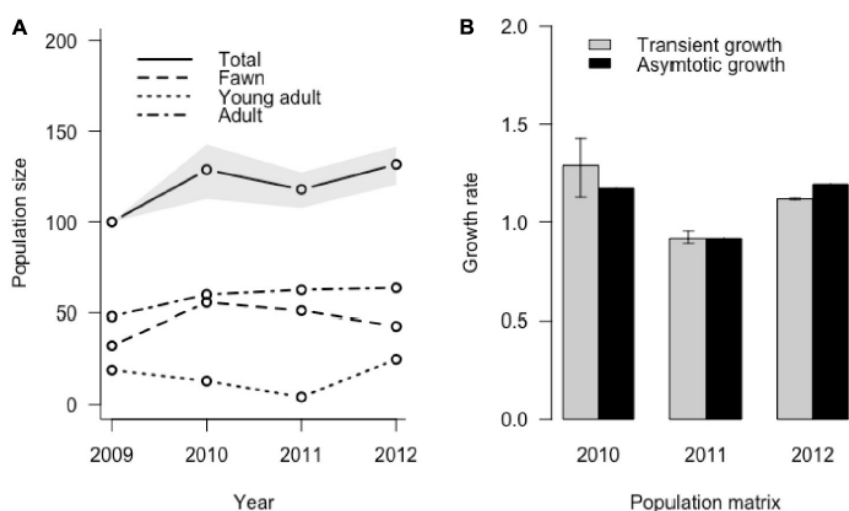


FIGURE 6 - Évolution réalisée de la population de cerfs à queue noire de Sitka, intégrant l'incertitude simulée dans la distribution des stades initiaux en 2009 et basée sur une taille initiale de 100 individus ; (A) montre la taille de la population au total et dans chaque stade, et (B) montre le taux de croissance transitoire par rapport au taux de croissance asymptotique produit par la matrice de projection de chaque année, au cours des années de l'étude (2010-2013) sur l'île du Prince de Galles, AK, États-Unis

DISCUSSION

La rigueur de l'hiver est apparue comme une influence dominante sur la dynamique de la population de cerfs à queue noire de Sitka, d'après les modèles de taux vital et l'analyse de la dynamique de la population, et en raison de la grande vulnérabilité des faons à la mortalité dans des conditions hivernales rigoureuses. Bien que la plupart de nos **hypothèses** concernant les influences primaires sur les taux vitaux des cerfs et la dynamique des populations soient conformes aux attentes pour un ongulé nordique, nos analyses ont également donné des résultats **surprenants** et **inattendus**. Pour les femelles adultes, la probabilité de gestation et le taux de fœtus étaient plus élevés pour les femelles plus âgées, comme prévu, tandis que la **masse** de la femelle adulte affectait positivement le taux de fœtus. Ces résultats sont en accord avec la théorie de l'histoire de la vie, selon laquelle les femelles plus âgées et plus grandes des espèces à longue durée de vie produisent généralement plus de descendants à des intervalles plus fréquents (Hamel et al., 2009 ; Lindberg et al., 2013). Bien que l'on pense que la sénescence reproductive se produit chez le cerf à queue noire de Sitka (Johnson, 1987), notre étude n'était pas longitudinale sur la durée de vie d'un cerf, de sorte qu'il n'a pas été possible de déterminer l'importance de la sénescence. Il est intéressant de noter que la variable de la récolte binaire de bois a eu un léger effet positif sur la probabilité de gestation ; en outre, la synchronisation des naissances a été affectée négativement par la récolte de bois, ce qui indique qu'une caractéristique de ces bassins hydrographiques altérés a affecté la probabilité et le calendrier de conception des cerfs et suggère la nécessité d'une enquête plus poussée. D'après notre analyse univariée des covariables de la survie des adultes, la **masse** des femelles a affecté négativement la survie des femelles adultes, probablement parce que les chasseurs ont choisi des individus plus grands. La chasse a été la principale cause de mortalité des femelles adultes dans notre étude, et les animaux plus grands sont généralement préférés par les chasseurs (Milner et al., 2007 ; Brinkman et al., 2009). Ainsi, une **masse** corporelle importante pourrait diminuer le risque pour les femelles adultes de mourir de causes naturelles (comme cela a été documenté dans de nombreux autres systèmes), mais augmenter le risque de mourir de la chasse humaine.

Le taux de survie des faons en été était le plus bas, avec plus de la moitié de tous les faons mourant avant l'âge de 3 mois en moyenne (Tableau 2), principalement à cause de la prédation par les ours noirs. Le risque de mortalité des faons en été a été influencé négativement par la masse à la naissance et le sexe des faons, les faons plus grands et les faons femelles survivant avec une probabilité plus élevée. Des différences comportementales entre les faons mâles et femelles ont été observées, les faons mâles adoptant des comportements plus visibles (c'est-à-dire actifs plus longtemps ; Jackson et al., 1972), ce qui augmente probablement la probabilité de détection par les ours. De plus, la synchronisation des naissances a diminué la survie estivale, peut-être parce que les ours ne recherchent activement les faons que pendant le pic des naissances. De manière surprenante, la sévérité de l'hiver précédent a eu un effet positif sur la survie des faons en été, peut-être parce que les femelles adultes de **faible qualité** ont été sélectivement retirées de la population, avec leur progéniture à naître, ou ont perdu leur fœtus prématurément et n'ont pas mis bas (comme le montre le faible taux de gestation en 2012). Le risque de prédation par les ours semble être lié à la nutrition des faons, étant donné le fort effet de la masse des faons à la naissance sur la survie estivale, et est donc probablement partiellement compensatoire. Cependant, d'autres effets nutritionnels attendus n'ont pas été confirmés ; la graisse corporelle de la mère au printemps n'a pas prédit la survie ultérieure des faons, ce qui suggère que les femelles conservent peut-être leur graisse corporelle au détriment de la masse des faons à la naissance (c'est-à-dire l'hypothèse de la « vache égoïste », Clutton-Brock et al., 1989 ; Therrien et al., 2008 ; Parker et al., 2009).

En revanche, la mortalité hivernale des faons a beaucoup varié d'une année à l'autre et était presque entièrement due à la malnutrition au cours de l'unique hiver rigoureux, avec un taux de survie des faons très élevé au cours des autres années, au-delà de nos attentes. Les faons nés tardivement, qui hivernent plus petits et avec moins de réserves corporelles, présentaient un plus grand risque de malnutrition pendant l'hiver rigoureux, mais pas pendant les autres hivers. De manière **intrigante**, nous n'avons enregistré aucun effet de la masse à la naissance, démontrant que les faons étaient probablement capables de récupérer des déficits précoces de masse corporelle. Bien qu'il n'y ait pas eu d'effet du régime de récolte du bois du bassin versant sur la survie hivernale, le lien entre la récolte du bois et l'asynchronisme des naissances indique que la récolte du bois peut affecter le moment de la naissance, et mérite une étude plus approfondie étant donné l'importance de la date de naissance pour survivre à des hivers rigoureux.

Bien que la récolte de bois ait eu un effet négatif sur la survie des faons et des femelles adultes d'après les valeurs des coefficients dans les modèles dans lesquels elle apparaissait, les erreurs types du terme étaient élevées, ce qui a conduit à l'exclusion du terme des modèles finaux. Le régime de récolte de bois des bassins versants est une variable très grossière, qui homogénéise la variation du stade sérique et de la nutrition correspondante dans les domaines vitaux des cerfs. L'âge et la configuration des peuplements exploités, ainsi que la qualité et la taille des îlots de forêt ancienne restants, déterminent de manière interactive la sélection des cerfs dans cette zone d'étude en hiver (Gilbert et al., 2017), et sont probablement importants pour déterminer la survie hivernale. Par exemple, Brinkman et al. (2011) ont constaté que la densité des cerfs avait diminué de 30% après trois hivers rigoureux successifs, en utilisant une zone d'étude chevauchant la nôtre et avec les déclinés les plus importants dans les bassins versants exploités. Une analyse détaillée de la sélection de l'habitat hivernal, incluant la variation au niveau du peuplement du stade de séchage, de la biomasse et de la profondeur de la neige, a été réalisée en 2017 (Gilbert et al., 2017), et des efforts visant à mieux caractériser l'habitat exploité et ses effets sur les cerfs sont en cours (Shanley et al., en cours de révision ; Gilbert et al., 2015), mais l'établissement d'un lien entre la sélection ou l'utilisation de l'habitat et les résultats en matière d'appétit physique et la dynamique des populations est une prochaine étape importante.

Les **principales limites** de cette étude sont sa durée relativement courte par rapport à la durée de vie d'un cerf, le petit nombre d'hivers observés, le manque de connaissances concernant la **structure** ou la **densité** de la population, et le manque d'informations détaillées concernant l'exploitation du bois pour les différentes classes d'âge échantillonnées. Les effets négatifs de l'hiver que nous documentons ici sont le résultat de seulement 3 années d'étude, qui n'étaient en aucun cas aussi extrêmes que les hivers sévères précédemment documentés (Brinkman et al., 2011). Lors de ces hivers très rigoureux, la survie des femelles adultes peut être fortement réduite (Alaska Department of Fish and Game, 2013), alors que nous n'avons documenté que 2 mortalités dus à la malnutrition pendant l'hiver rigoureux de notre étude, avec un effet non statistique sur la survie des femelles adultes. Par exemple, Brinkman et al. (2011) ont documenté une baisse de 30% de la densité de cerfs sur 3 ans, ce qui équivaut à un taux de croissance annuel moyen de 0,89, inférieur à notre taux de croissance annuel calculé le plus bas de 0,92. **En outre, la sévérité de l'hiver pourrait interagir avec la densité de cerfs par rapport à la capacité de charge pour influencer la survie et la réponse au taux de croissance** (Bowyer et al., 2014), ce que nous n'avons pas été en mesure de mesurer au cours de la présente étude. Par conséquent, il est probable que les effets des hivers rigoureux sur la croissance de la population peuvent être beaucoup plus importants que ce qui est documenté ici, en raison de la réduction de la survie des femelles adultes, un taux vital très influent

dans la population, et qui dépend également de la structure de stade entrant dans l'hiver, comme indiqué par un taux de croissance transitoire minimum possible à partir de notre matrice d'hiver rigoureux de 0,07 (c.-à-d., un déclin drastique de la population). De même, une population de loups plus importante, typique des années antérieures à notre étude, réduirait probablement la survie hivernale des faons et des adultes, en particulier pendant les hivers rigoureux, mais nous n'avons pas pu documenter de telles interactions de prédation hivernale en raison de la taille très réduite de la population de loups pendant notre étude (Person et al., 2009 ; Gilbert et al., 2015 ; Alaska Department of Fish and Game, 2017). L'abondance des loups peut également affecter l'influence des covariables de l'habitat sur les taux vitaux si les cerfs modifient leur comportement et choisissent des habitats moins nutritifs pour éviter le risque de prédation à des densités de loups plus élevées (Chamaillé-Jammes et al., 2014). En outre, bien que l'exploitation du bois soit le mécanisme de perturbation dominant dans l'écosystème de la forêt pluviale tempérée de notre zone d'étude, qui a été exploitée de manière disproportionnée par rapport à d'autres parties de la région (Albert et Schoen, 2013), nos méthodes d'échantillonnage ne nous ont pas permis d'effectuer une analyse détaillée de l'utilisation de l'habitat pour tous les cerfs inclus dans l'étude (par exemple, les faons échantillonnés de manière opportuniste n'avaient pas de mère munie d'un collier GPS pour fournir des localisations spatiales). En conséquence, nous n'avons pu inclure la récolte de bois que comme variable prédictive binaire au niveau du bassin versant dans nos modèles, ce qui, sans aucun doute, réduit considérablement notre capacité à faire des déductions sur la façon dont cette importante source de perturbation affecte les cerfs.

L'analyse asymptotique et transitoire de la croissance a donné des images largement similaires d'une croissance déprimée pendant les hivers rigoureux (Figure 6), mais avec des différences dans la structure des stades contribuant à une divergence considérable entre la croissance transitoire et la croissance asymptotique prédite. Alors que la survie des femelles adultes a une grande influence sur la détermination des différences interannuelles dans la croissance asymptotique de la population en théorie, elle n'est ni très variable ni très sensible aux influences environnementales dans notre système, et ne contribue pas non plus de manière substantielle à la variabilité du taux de croissance de la population. Ceci est conforme à d'autres études sur la dynamique des populations d'ongulés (Gaillard et al., 1998, 2000). En revanche, la survie des juvéniles est fortement influencée par des covariables environnementales et individuelles, principalement par la masse à la naissance et donc probablement par la nutrition pendant l'été et le début de l'automne, et par la rigueur de l'hiver pendant l'hiver. Ainsi, la variation des covariables environnementales peut influencer le taux de croissance de la population plus fortement par des changements dans la survie des faons que dans celle des adultes. Il est cependant important de noter que lorsqu'un événement extrême (c'est-à-dire une neige très épaisse et persistante en hiver) réduit la survie des adultes, le même événement est susceptible de réduire la survie des juvéniles et les taux de gestation de manière beaucoup plus importante, ce qui entraîne un impact négatif combiné sur le taux de croissance de la population transitoire par le biais d'un changement dans la structure des stades et d'un changement dans les taux vitaux (Coulson et al., 2005 ; Figure 5).

Nous n'avons pas pu étudier pleinement l'impact démographique des événements météorologiques extrêmes dans le cadre de cette étude, car aucun événement extrême de ce type ne s'est produit au cours des trois années de ce travail. Étant donné les prévisions d'augmentation de la stochasticité et de la sévérité des conditions météorologiques dans le cadre des futurs scénarios de changement climatique, de tels effets composés et à taux de vitalité multiples des conditions météorologiques stochastiques devraient s'avérer très influents pour les populations d'ongulés. Dans cet écosystème,

les chutes de neige hivernales moyennes devraient diminuer, tandis que la sévérité des grandes tempêtes stochastiques pourrait augmenter (Shanley et al., 2015), ce qui pourrait entraîner des fluctuations plus importantes de la taille des populations de cerfs, car des séries d'hivers doux entraînent des densités de population élevées, qui subissent ensuite les impacts négatifs liés à la densité d'hivers occasionnels sévères. Bien que la survie des femelles adultes d'ongulés soit **canalisée** par l'évolution contre les variations environnementales (Gaillard et Yoccoz, 2003), **les événements extrêmes peuvent dépasser la résilience de ce taux vital clé** (Brinkman et al., 2011), entraînant des impacts démographiques importants par la réduction conjointe de la survie des adultes et des juvéniles. Comprendre et prédire les effets de la fréquence accrue des événements extrêmes, ainsi que le rôle interactif que d'autres influences environnementales telles que les modifications anthropiques de l'habitat pourraient jouer dans la détermination de la réponse de la population, est donc un nouveau défi pour l'écologie et la gestion des populations.