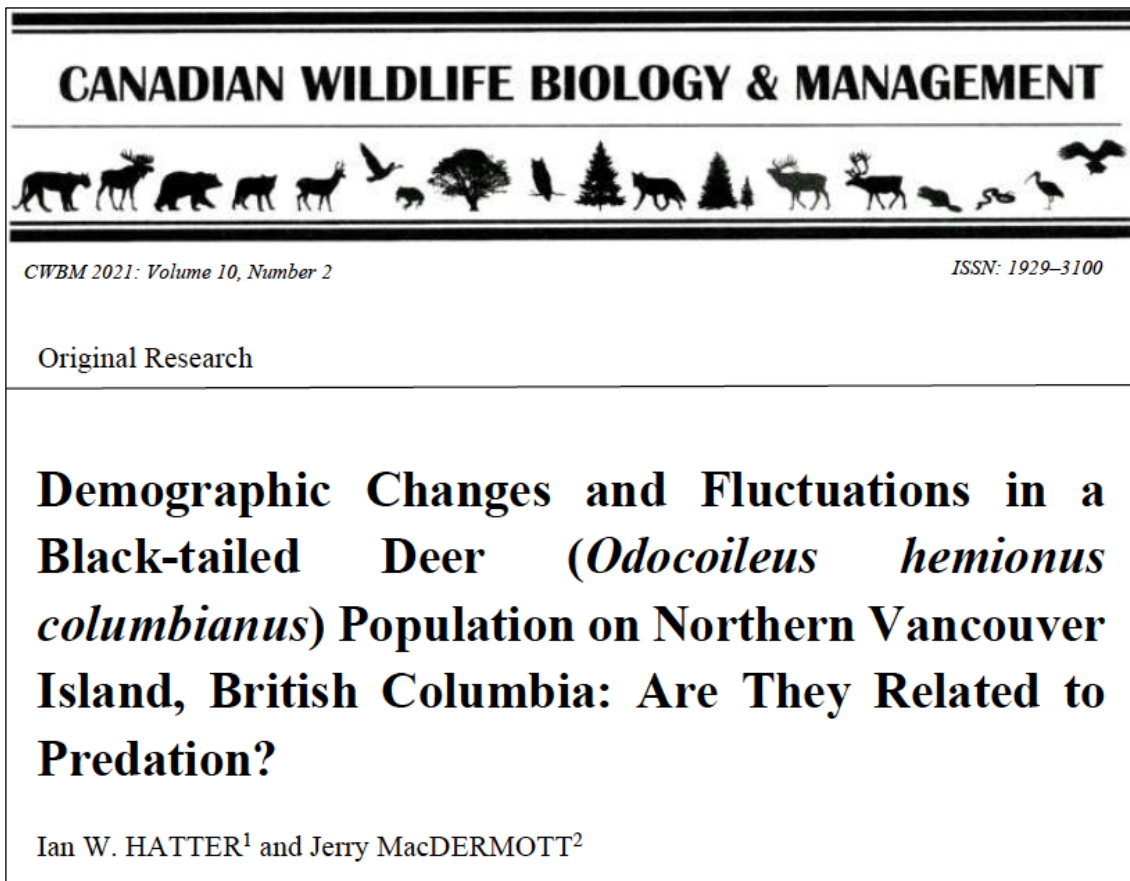


Changements démographiques et fluctuations dans une population de cerfs à queue noire (*Odocoileus hemionus columbianus*) dans le nord de l'île de Vancouver, en Colombie-Britannique : Sont-ils liés à la prédation ?



Résumé

Nous avons évalué les changements dans les taux démographiques associés à 3 fluctuations pluriannuelles dans une population de cerfs à queue noire (*Odocoileus hemionus columbianus*) sur une période de 50 ans dans le nord de l'île de Vancouver, en Colombie-Britannique (BC), au Canada. Nous avons utilisé une équation de différence simple pour modéliser les densités de cerfs et les taux démographiques de 1970 à 2019. Les **densités** de cerfs ont varié de 3,2 à 13,9 cerfs/km² pendant la première fluctuation de population (1977-1990), de 4,3 à 10,7 cerfs/km² pendant la deuxième fluctuation (1991-2008), et de 2,9 à 9,2 cerfs/km² pendant la troisième fluctuation (2009-2019). Les taux de recrutement (R) varient de 0,10 à 0,33, les taux de survie des adultes non chassés (S_n) de 0,69 à 0,94, les taux de prélèvement (M_h) de 0,010 à 0,050 et les taux de croissance (λ) de 0,79 à 1,20 au cours des fluctuations de la population de cerfs. Les variations temporelles des taux de croissance des cerfs ont été attribuées à des changements dans les taux de recrutement et de survie des adultes, la survie des adultes ayant la plus forte influence sur la croissance de la population. Nous avons utilisé des indices d'abondance du loup gris (*Canis lupus*) et du cougar (*Puma concolor*), ainsi qu'un indice de gravité de l'hiver pour évaluer leur association avec les taux démographiques du cerf et les fluctuations de la population. L'indice du loup a été associé aux changements dans

les taux de croissance et de recrutement des cerfs pendant la première fluctuation de la population de cerfs, et les indices du loup et du couguar ont été liés aux taux de croissance pendant la deuxième fluctuation. Les interactions dynamiques entre les cerfs et leurs prédateurs peuvent avoir contribué aux première et deuxième fluctuations de la population de cerfs, alors que la sévérité de l'hiver et la chasse semblent avoir eu moins d'effet. Le modèle des fluctuations récurrentes de la régulation des populations d'ongulés semble décrire le mieux les interactions entre cerfs et prédateurs dans cette étude.

INTRODUCTION

Les cerfs d'Amérique du Nord (*Odocoileus* spp.) ont présenté des fluctuations de population marquées dans l'ensemble de leur aire de répartition au cours du siècle dernier (Fryxell et al. 1991 ; Forrester et Wittmer 2013). Malgré des études considérables, les contributions relatives des conditions météorologiques, de la disponibilité du fourrage, de la fragmentation de l'habitat, de la chasse et de la prédation à ces fluctuations restent floues et controversées. Les variations météorologiques dans le temps peuvent exercer une forte influence sur les paramètres démographiques des cerfs (Mech et al. 1987), tandis que les interactions entre les cerfs et leur habitat peuvent créer des fluctuations (Côté et al. 2004). La variation temporelle des taux de prélèvement peut entraîner des changements prononcés dans les taux de croissance (McCullough 1979 ; Fryxell et al. 2010). Enfin, les interactions entre les cerfs et leurs prédateurs, médiées par les changements d'habitat, la chasse et/ou les hivers rigoureux, contribuent également aux fluctuations des populations (Ballard et al. 2001).

Les premières études sur le cerf à queue noire (*O. hemionus columbianus*) sur l'île de Vancouver, en Colombie-Britannique (BC), se sont concentrées sur les relations entre le cerf et l'habitat (Jones 1975 ; Bunnell 1979 ; Harestad et al. 1982). Les études sur les interactions entre les cerfs et les prédateurs ont commencé à la fin des années 1970, lorsqu'une augmentation rapide du nombre de loups (*Canis lupus*) et le déclin subséquent de plusieurs populations de cerfs ont été documentés pour la première fois (Hebert et al. 1982). La plupart de ces études ont été réalisées entre les années 1980 et le début des années 2000 (Jones et Mason 1983 ; Hatter 1988 ; McNay et Voller 1995 ; Gladders 2003). Un programme de contrôle des loups a été mené dans la vallée de Nimpkish au nord de l'île de Vancouver de 1982 à 1987 afin de déterminer si la réduction du nombre de loups pouvait stimuler la récupération des cerfs (Atkinson et Janz 1994). L'élimination des loups a entraîné des ratios faons/adultes élevés et une augmentation de l'abondance des cerfs, suggérant que les loups étaient un facteur limitant qui affectait la croissance de la population de cerfs. Hatter et Janz (1994) ont modélisé la population de cerfs dans la vallée de Nimpkish de 1970 à 1990 et ont décrit les changements dans les taux démographiques associés au contrôle des loups. Ils ont constaté que le recrutement des cerfs, la survie des adultes et les taux de croissance de la population augmentaient lorsque les loups étaient réduits, et que les taux de croissance des cerfs étaient fortement associés aux taux de recrutement.

Dans cette étude, nous étendons le travail de Hatter et Janz (1994) à 3 fluctuations pluriannuelles de la population de cerfs sur une période de 50 ans (1970-2019). Nous définissons une fluctuation pluriannuelle comme plusieurs années consécutives de diminution (phase de déclin), suivies de plusieurs années consécutives de croissance (phase d'augmentation). Comme Hatter et Janz (1994), nous avons utilisé une équation de différence simple pour modéliser les densités de cerfs, les taux de croissance, les taux de recrutement,

les taux de survie des adultes et les taux de récolte sur la base d'un indice d'abondance relative, des rapports faons/adultes et des récoltes des chasseurs. Les objectifs de cette étude étaient les suivants 1) décrire les changements dans les taux démographiques des cerfs pendant les fluctuations de population ; 2) déterminer si le recrutement ou la survie des adultes a la plus grande influence sur les taux de croissance ; et 3) étudier les relations entre le loup, le cougour (*Puma concolor*), la récolte des chasseurs et les indices de sévérité de l'hiver sur la croissance de la population de cerfs pendant chaque fluctuation.

Zone d'étude

La zone d'étude de 2 336 km², connue sous le nom de vallée de Nimpkish (50° 08'N, 126° 30'O), est située au nord de l'île de Vancouver, en Colombie-Britannique, au Canada (Figure 1). Il s'agit d'une région montagneuse dont environ 90% de la superficie est occupée par des cerfs à queue noire. Les cerfs ont des habitudes de déplacement à la fois résidentes et migratoires. Les cerfs résidents vivent à basse altitude tout au long de l'année, tandis que les cerfs migrateurs se déplacent entre les aires d'hivernage à basse altitude et les aires d'estivage à haute altitude dans la zone d'étude. Les zones biogéoclimatiques comprennent la zone côtière de la pruche occidentale à basse altitude (200-900 m), la zone de la pruche de montagne à haute altitude (800-1600 m) et la zone de la toundra alpine près du sommet des montagnes (au-dessus de 1500 m) (Krajina 1965). L'exploitation forestière a commencé vers 1945 dans le fond de la vallée. Le mode d'exploitation prédominant a été la coupe à blanc progressive, bien que des coupes parcellaires de blocs de moins de 80 ha aient eu lieu (Harestad et al. 1982). Bien que de nombreuses aires d'hivernage anciennes restent intactes, elles ont été progressivement isolées par l'exploitation forestière (McNay et Voller 1995). La chasse au cerf est une activité récréative importante dans la région. En raison des inquiétudes suscitées par la diminution du nombre de cerfs au milieu des années 1970 et au début des années 1980, la saison de chasse sans bois a été suspendue en 1983 et la chasse est restée une saison réservée aux mâles adultes.

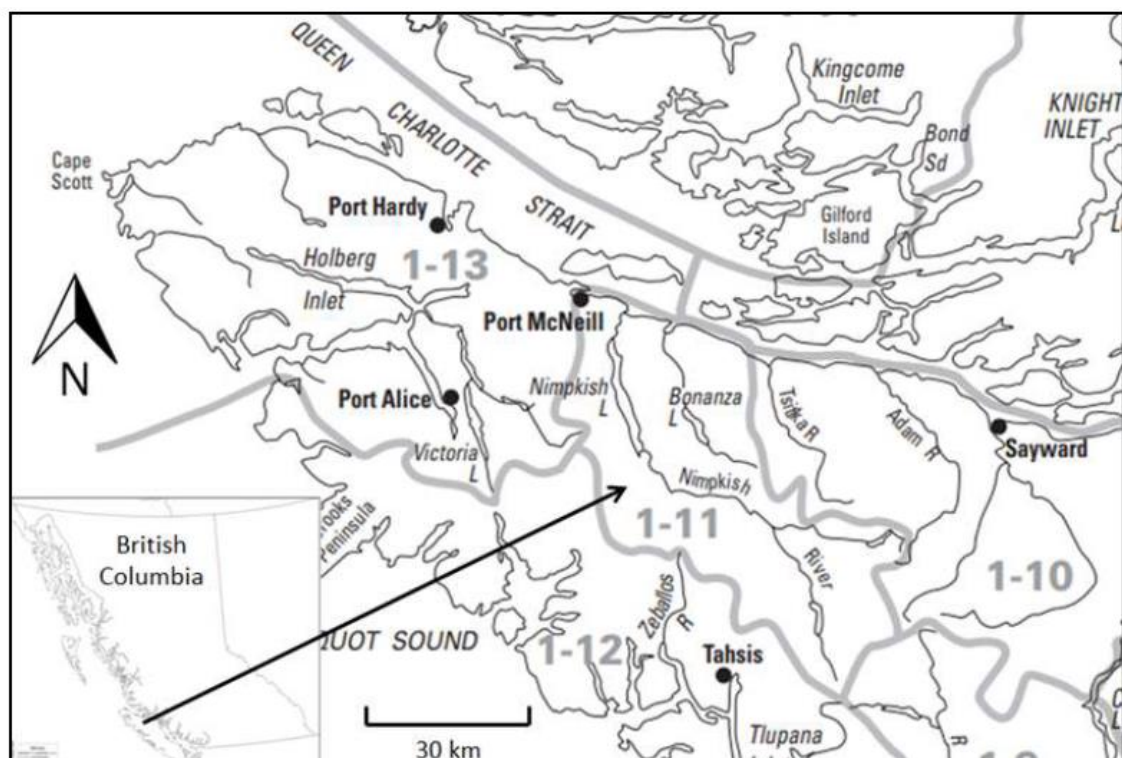


Figure 1. Localisation de la zone d'étude de la vallée de Nimpkish (1-11) dans le nord de l'île de Vancouver, en Colombie-Britannique, au Canada (d'après le BC Hunting and Trapping Regulations Synopsis 2018–2020)

Le système prédateur-proie des grands mammifères comprend le cerf à queue noire, l'élan de Roosevelt (*Cervus elaphus roosevelti*), le loup, le couguar et l'ours noir (*Ursus americanus*). Les loups étaient absents de l'île de Vancouver entre 1950 et 1970 (Munoz-Fuentes et al. 2010). Jones et Mason (1983) ont documenté le rétablissement initial des loups dans la vallée de Nimpkish en 1974, après quoi ils ont augmenté rapidement et se sont répandus en 1980. Les loups et les couguars sont des prédateurs du cerf à queue noire (McNay et Voller 1995), et les faons sont une proie importante pour les loups pendant l'été (Hatter 1988 ; Milne et al. 1989). Les cougars et les ours noirs ont été chassés pendant toute la période de 50 ans, alors que les saisons de chasse au loup ont commencé en 1977 et les saisons de piégeage du loup en 1979. Le programme de contrôle des loups dans la vallée de Nimpkish a permis de retirer 68 loups de 1982 à 1987 (Atkinson et Janz 1994) et 44 loups supplémentaires de 1987 à 1991 (McNay et Voller 1995). Les densités de loups ont varié d'un maximum de 39-43 loups/1000 km² à un minimum de 4-5 loups/1000 km² pendant la période de contrôle des loups (Atkinson et Janz 1994). Malgré un nombre considérable de recherches sur les relations prédateur-proie au cours des années 1980 et 1990 (par exemple, Hebert et al. 1982 ; Jones et Mason 1983 ; Milne et al. 1989) ; Atkinson et Janz 1994 ; Hatter et Janz 1994 ; McNay et Voller 1995), il y a eu un manque d'études sur les relations entre le cerf et le prédateur dans la zone d'étude depuis cette époque.

MATERIEL ET METHODES

Collecte des données

L'abondance relative des cerfs a été mesurée à partir de comptages de nuit en véhicule à l'aide de projecteurs sur des chemins forestiers et a été exprimée comme le nombre de cerfs comptés par km de route (cerfs/km). Ces comptages ont été effectués en avril et en mai, lorsque les cerfs résidents et migrants se concentrent dans les blocs de coupe en régénération (Harestad et Jones 1981). La distance totale étudiée variait annuellement et se situait entre 27 et 167 km ($\bar{x} = 60,7$, SD = 30,4). Les corrélations avec d'autres indices tels que les cerfs tués par 100 jours de chasse et les densités de groupes de crottes suggèrent que l'indice cerf/km est en relation linéaire avec la densité de cerfs (Jones et Mason 1983 ; Hatter et Janz 1994). Les ratios faons/adultes ont été mesurés à partir des comptages de la composition des cerfs pendant la période d'étude du printemps, lorsque les faons étaient âgés de 10 à 11 mois. La taille de l'échantillon annuel utilisé pour calculer les rapports faons/adultes variait de 59 à 703 ($\bar{x} = 242$, SD = 154). Les statistiques de récolte de cerfs comprenaient la récolte totale, la composition sexe-âge, le nombre de chasseurs et les jours de chasse, et ont été estimées à partir d'un questionnaire postal sur les données de récolte envoyé à un échantillon aléatoire de chasseurs de cerfs, avec un second questionnaire de suivi envoyé aux non-répondants. Les récoltes des chasseurs ont été augmentées pour inclure une perte de 16% due aux blessures (Hatter et Janz 1994). Nous avons utilisé les chutes de neige cumulées de novembre à avril, rapportées à l'aéroport de Port Hardy (Figure 1), comme indice annuel de gravité de l'hiver (IGE) de 1971 à 2013, période pour laquelle des données étaient disponibles.

Hormis les densités de loups estimées dans le cadre du programme de contrôle des loups, on sait peu de choses sur le nombre de prédateurs dans la vallée de Nimpkish entre 1970 et 2019. Nous avons donc utilisé des indices de leur abondance. On a demandé aux chasseurs

de déclarer les loups qu'ils avaient vus au cours de leur chasse entre 1976 et 1996. Nous avons utilisé le nombre de loups vus/100 jours de chasse comme indice de l'abondance des loups pendant la première fluctuation de la population de cerfs. Pour les deuxième et troisième fluctuations de la population de cerfs, nous avons utilisé les détections annuelles d'excréments de loups sur les transects de cerfs comme indice de la présence de loups (Atkinson et Janz 1994). Tous les couguars tués sur l'île de Vancouver ont fait l'objet d'une inspection obligatoire et ont été enregistrés dans une base de données provinciale. Nous avons utilisé le total de la mortalité humaine déclarée, y compris la chasse, le piégeage, les conflits avec la faune sauvage et la mortalité routière, comme indice de l'abondance des couguars. Hatter (2019) a constaté que les estimations annuelles de la mortalité causée par l'homme étaient corrélées ($P = 0,015$) avec l'abondance des couguars dans une population de couguars de l'intérieur de la Colombie-Britannique. Nous n'avons pas utilisé le nombre de couguars tués par 100 jours de chasse comme indice, car les récoltes de couguars dépendent de conditions d'enneigement adéquates pour le pistage, qui varient considérablement d'une année à l'autre (Anderson et al. 2010).

Hormis les densités de loups estimées dans le cadre du programme de contrôle des loups, on sait peu de choses sur le nombre de prédateurs dans la vallée de Nimpkish entre 1970 et 2019. Nous avons donc utilisé des indices de leur abondance. On a demandé aux chasseurs de déclarer les loups qu'ils avaient vus au cours de leur chasse entre 1976 et 1996. Nous avons utilisé le nombre de loups vus/100 jours de chasse comme indice de l'abondance des loups pendant la première fluctuation de la population de cerfs. Pour les deuxième et troisième fluctuations de la population de cerfs, nous avons utilisé les détections annuelles d'excréments de loups sur les transects de cerfs comme indice de la présence de loups (Atkinson et Janz 1994). Tous les couguars tués sur l'île de Vancouver ont fait l'objet d'une inspection obligatoire et ont été enregistrés dans une base de données provinciale. Nous avons utilisé le total de la mortalité humaine déclarée, y compris la chasse, le piégeage, les conflits avec la faune sauvage et la mortalité routière, comme indice de l'abondance des couguars. Hatter (2019) a constaté que les estimations annuelles de la mortalité causée par l'homme étaient corrélées ($P = 0,015$) avec l'abondance des couguars dans une population de couguars de l'intérieur de la Colombie-Britannique. Nous n'avons pas utilisé le nombre de couguars tués par 100 jours de chasse comme indice, car les récoltes de couguars dépendent de conditions d'enneigement adéquates pour le pistage, qui varient considérablement d'une année à l'autre (Anderson et al. 2010).

Modèle de population ...

Analyse statistique ...

RESULTATS

L'indice cerf/km observé ($\bar{x} = 8,5$, $SD = 4,2$) et l'indice modélisé ($\bar{x} = 8,5$, $SD = 4,2$) étaient fortement corrélés ($r = 0,96$, $P < 0,001$) (Figure 2). De même, le rapport faons/adultes ($\bar{x} = 0,26$, $SD = 0,10$) et le taux de recrutement ($\bar{x} = 0,25$, $SD = 0,10$) étaient également fortement corrélés ($r = 0,96$, $P < 0,01$) (Figure 3). La constante de proportionnalité (q) était de 0,00050. La population modélisée était de 30 298 cerfs en 1970 et de 36 331 cerfs en 1976.

Trois fluctuations prononcées ont été identifiées entre 1970 et 2019 (Figure 2). La première fluctuation de la population de cerfs s'est produite de 1977 à 1990 (14 ans), tandis que la deuxième fluctuation s'est produite de 1991 à 2008 (18 ans). La troisième fluctuation de la population de cerfs a commencé en 2009 et s'est poursuivie jusqu'en 2019 (minimum de 11 ans). Les densités de cerfs ont varié de 3,2 à 13,9 cerfs/km² lors de la première fluctuation de la population de cerfs (1977-1990), de 4,3 à 10,7 cerfs/km² lors de la deuxième fluctuation (1991-2008), et de 2,9 à 9,2 cerfs/km² lors de la troisième fluctuation (2009-2019) (Figure 4).

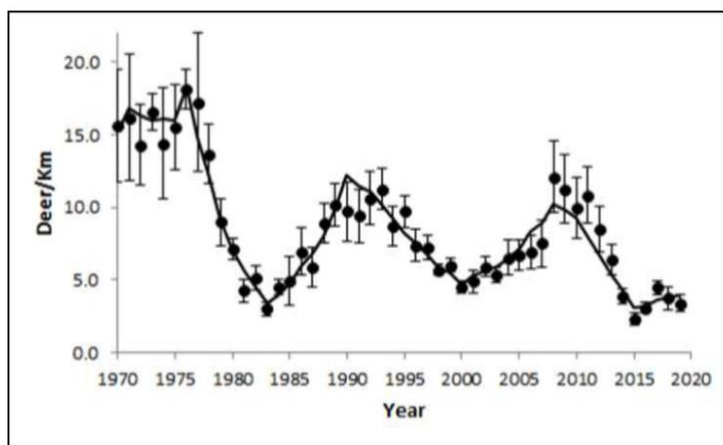


Figure 2. Comparaison des cerfs/km observés (points avec barres d'erreur standard ± 1) avec les cerfs/km modélisés (ligne continue) dans la vallée de la Nimpkish de 1970 à 2019

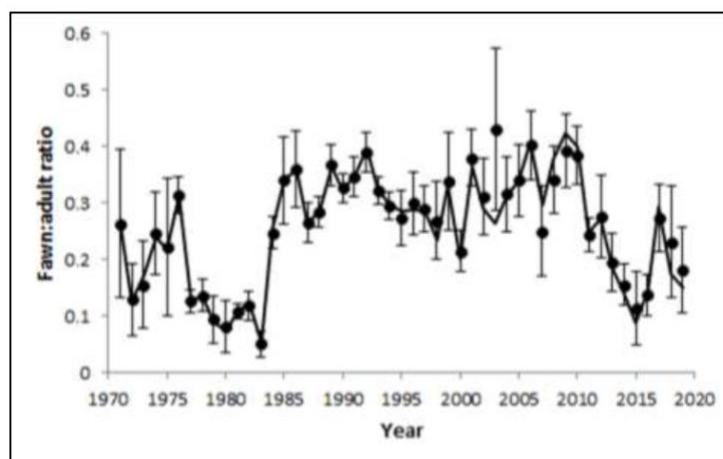


Figure 3. Comparaison des ratios faons/adultes observés (points avec barres d'erreur standard ± 1) avec le taux de recrutement modélisé (ligne continue) dans la vallée de la Nimpkish de 1971 à 2019

L'indice de loup était plus élevé pendant la phase de déclin ($\bar{x} = 9,7$, $SD = 1,6$) que pendant la phase d'augmentation ($\bar{x} = 3,3$, $SD = 2,3$) de la première fluctuation de la population de cerfs ($t = 5,97$, $P < 0,01$). L'indice de loup était faiblement associé à la densité de cerfs avec un décalage de 4 ans ($r = 0,55$, $P = 0,08$). L'indice de loup a été détecté toutes les années pendant la phase de déclin de la deuxième fluctuation de la population de cerfs, sauf en 1996, et n'a été détecté qu'en 2001 et 2003 pendant la phase d'augmentation. Aucun signe de loup n'a été détecté au cours des deux premières années de la troisième fluctuation de la population de cerfs. L'indice de puma était plus élevé pendant les phases de déclin ($\bar{x} = 6,1$, $SD = 4,2$) que pendant les phases d'augmentation ($\bar{x} = 3,9$, $SD = 3,2$) des 3 fluctuations de la population de cerfs ($t = 2,10$, $P = 0,04$). L'indice de puma a été associé à la densité de cerfs avec un décalage de 5 ans ($r = 0,34$, $P = 0,03$).

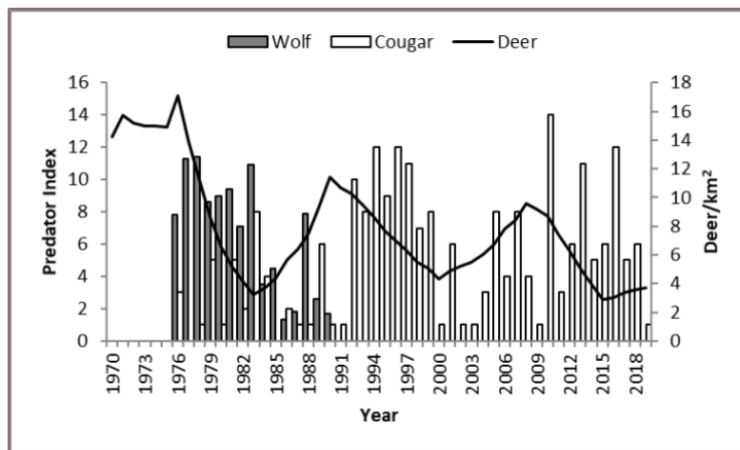


Figure 4. Indice de loup, indice de couguar et cerfs modélisés/km² dans la vallée de Nimpkish de 1976 à 2019

Les récoltes des chasseurs ont varié d'un maximum de 3 303 en 1973 à un minimum de 39 en 2015. Les récoltes annuelles étaient plus importantes avant les fluctuations de la population de cerfs ($\bar{x} = 2213$, SD = 852) que pendant les fluctuations ($\bar{x} = 275$, SD = 292) ($t = 11,7$, $P < 0,01$). Les récoltes n'étaient pas différentes entre les phases de déclin ($\bar{x} = 336$, SD = 362) et les phases d'augmentation ($\bar{x} = 198$, SD = 144) des fluctuations de la population de cerfs ($t = 1,6$, $P = 0,13$). Les prélèvements des chasseurs ont été le plus fortement associés à la densité de cerfs au cours de la même année ($r = 0,80$, $P < 0,01$) (Figure 5).

Les indices de gravité de l'hiver les plus élevés ont été enregistrés en 1971 (WSI = 170) et 1972 (WSI = 254), avant les fluctuations de la population de cerfs. L'indice de gravité de l'hiver était similaire entre les phases de déclin ($\bar{x} = 40$, SD = 30) et les phases d'augmentation ($\bar{x} = 44$, SD = 30) des fluctuations de la population de cerfs ($t = 0,39$, $P = 0,70$). La gravité de l'hiver n'était pas inversement liée à l'abondance des cerfs d'après les corrélations croisées (Figure 6).

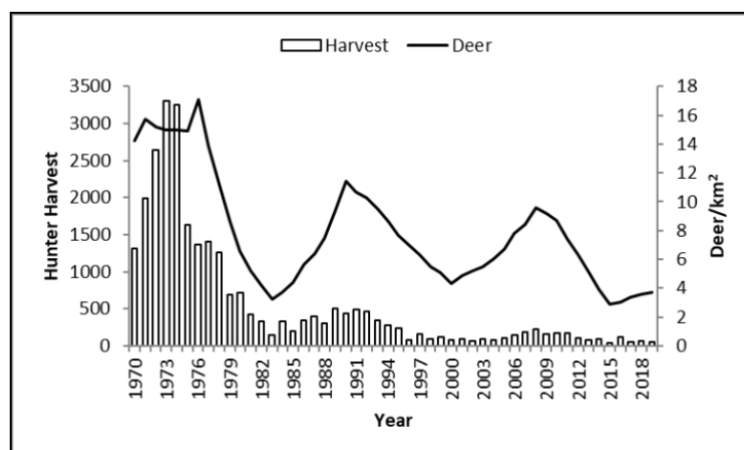


Figure 5. Relation entre les prélèvements des chasseurs de cerfs et le nombre modélisé de cerfs/km² dans la vallée de la Nimpkish de 1970 à 2019

Changements dans les paramètres démographiques du cerf

Les taux démographiques des cerfs ont varié entre les phases de déclin et d'augmentation au cours de chacune des trois fluctuations de la population de cerfs (Tableau 1). Les taux de

croissance étaient en moyenne de 0,86 (SD = 0,072) pendant les phases de déclin et de 1,13 (SD = 0,70) pendant les phases d'augmentation ($t = 12,6, P < 0,01$). Les taux de croissance pendant les phases de déclin étaient les plus faibles ($\bar{x} = 0,79$ SD = 0,022) pendant la première fluctuation de la population de cerfs, et les plus élevés pendant la deuxième fluctuation ($\bar{x} = 0,91, SD = 0,036$). Les taux de croissance pendant les phases d'augmentation étaient les plus élevés pendant la première fluctuation de la population de cerfs ($\bar{x} = 1,20, SD = 0,044$) et les plus faibles pendant la troisième fluctuation ($\bar{x} = 1,06, SD = 0,056$), mais la phase d'augmentation était probablement incomplète pendant la troisième fluctuation.

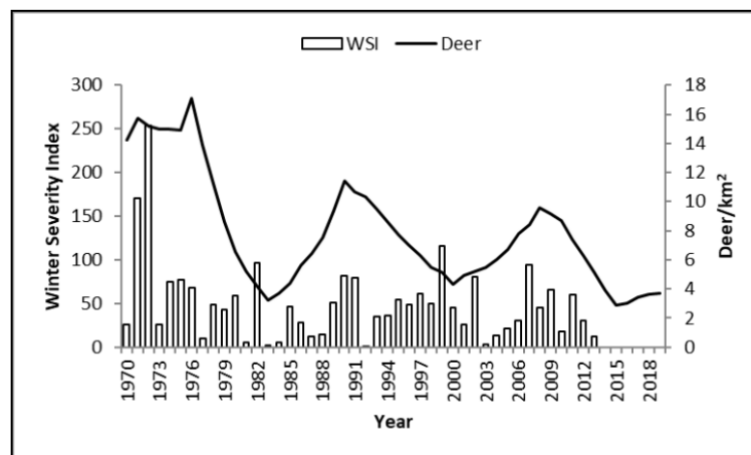


Figure 6. Relation entre l'indice de gravité de l'hiver (WSI) et le nombre modélisé de cerfs/km² dans la vallée de Nimpkish de 1970 à 2013

Le recrutement a été plus faible pendant la phase de déclin ($\bar{x} = 0,10, SD = 0,031$) et plus élevé pendant la phase d'augmentation ($\bar{x} = 0,31, SD = 0,046$) de la première fluctuation de la population de cerfs ($t = 10,14, P < 0,01$). Les taux de recrutement étaient similaires entre les phases de déclin ($\bar{x} = 0,30, SD = 0,056$) et d'augmentation ($\bar{x} = 0,33, SD = 0,049$) de la 2^{ème} fluctuation de la population de cerfs ($t = 1,26, P = 0,22$) et de la 3^{ème} fluctuation (phase de déclin : $\bar{x} = 0,25, SD = 0,13$; phase d'augmentation : $\bar{x} = 0,19, SD = 0,071$) ($t = 0,86, P = 0,41$). Le recrutement annuel et les taux de croissance étaient corrélés lors de la première fluctuation de la population de cerfs ($r = 0,96, P < 0,01$) et de la deuxième fluctuation ($r = 0,62, P = 0,01$), mais pas lors de la troisième fluctuation ($r = 0,39, P = 0,24$).

Les taux de survie des cerfs adultes varient de $S_n = 0,69$ (3^{ème} fluctuation de la population de cerfs, phase de déclin) à $S_n = 0,94$ (1^{re} fluctuation, phase d'augmentation) (Tableau 1). La survie des adultes pendant les phases de déclin a varié de $S_n = 0,69$ (3^{ème} fluctuation de la population de cerfs) à $S_n = 0,76$ (1^{ère} fluctuation), tandis que la survie des adultes pendant les phases d'augmentation a varié de $S_n = 0,84$ (2^{ème} fluctuation) à $S_n = 0,94$ (1^{ère} fluctuation). Les taux de survie des adultes étaient plus élevés pendant les phases d'augmentation ($\bar{x} = 0,90, SD = 0,53$) que pendant les phases de déclin ($\bar{x} = 0,72, SD = 0,036$) des fluctuations de la population de cerfs ($t = 4,78, P < 0,01$). Les taux de survie des adultes ont été associés aux changements de λ au cours de chaque phase de croissance (r partiel = 0,97, $P = 0,002$).

Les taux de prélèvement de cerfs étaient plus élevés avant les fluctuations de la population de cerfs ($\bar{x} = 0,081, SD = 0,032$) que pendant les fluctuations ($\bar{x} = 0,022, SD = 0,016$) ($t = 7,7, P < 0,01$). Les taux de récolte n'étaient pas différents entre les phases de déclin ($\bar{x} =$

0,025, SD = 0,019) et les phases d'augmentation (\bar{x} = 0,018, SD = 0,012) des fluctuations de la population de cerfs (t = 1,30, P = 0,20).

Tableau 1. Taux démographiques du cerf à queue noire dans la vallée de Nimpkish de 1977 à 2019, déterminés en minimisant la somme des erreurs quadratiques pondérées (ϵ^2) entre les estimations sur le terrain et les estimations basées sur le modèle du nombre de cerfs/km et des ratios cerfs/adultes (moyenne (\bar{x}) et erreur standard (SE)).†

a) 1 st deer population fluctuation, 1977–1990					
Demographic rate		1977–1983		1984–1990	
		Decline phase		Increase phase	
		\bar{x}	SE	\bar{x}	SE
Recruitment rate	R	0.10	0.012	0.31	0.017
Adult non-hunting survival rate	Sn	0.76	0.036	0.94	0.029
Hunter harvest rate	Mh	0.050	0.005	0.031	0.004
Population growth rate	λ	0.79	0.008	1.20	0.017
b) 2 nd deer population fluctuation, 1991–2008					
Demographic rate		1991–2000		2001–2008	
		Decline phase		Increase phase	
		\bar{x}	SE	\bar{x}	SE
Recruitment rate	R	0.30	0.018	0.33	0.017
Adult non-hunting survival rate	Sn	0.71	0.012	0.84	0.011
Hunter harvest rate	Mh	0.017	0.002	0.010	0.001
Population growth rate	λ	0.91	0.011	1.10	0.014
c) 3 rd deer population fluctuation, 2009–2019					
Demographic rate		2009–2015		2016–2019	
		Decline phase		Increase phase	
		\bar{x}	SE	\bar{x}	SE
Recruitment rate	R	0.25	0.048	0.19	0.035
Adult non-hunting survival rate	Sn	0.69	0.015	0.91	0.053
Hunter harvest rate	Mh	0.011	0.001	0.012	0.003
Population growth rate	λ	0.85	0.032	1.06	0.028

† Demographic rates prior to first fluctuation (1970–1976) were $R = 0.22$, $Sn = 0.93$, $Mh = 0.081$, and $\lambda = 1.033$.

Relations entre les indices de prédateurs, les indices météorologiques et les taux démographiques de cerfs

L'indice de loup était négativement associé à la croissance de la population de cerfs (r partiel = -0,60, P = 0,04) pendant la première fluctuation de la population de cerfs, tandis que l'indice de cougar (r partiel = 0,26, P = 0,41) et l'indice WSI (r partiel = -0,19, P = 0,55) n'étaient pas liés (Tableau 2). L'indice de loup était également négativement corrélé avec le taux de recrutement des cerfs (r partiel = -0,87, P < 0,01) pendant la première fluctuation, alors que ni l'indice de cougar (r partiel = -0,41, P = 0,18) ni l'indice WSI (r partiel = 0,41, P = 0,19) ne montraient de relation. L'indice de loup (r partiel = -0,50, P = 0,05) et l'indice de

puma (r partiel = -0,55, $P = 0,03$) étaient inversement liés à la croissance de la population de cerfs lors de la deuxième fluctuation de la population de cerfs. La régression par étapes a révélé qu'environ 50% de la variation de λ (r^2 ajusté = 0,43, $P < 0,01$) était expliquée par l'équation suivante :

$$\lambda t = 1,142 - 0,088(\text{wolf index}) - 0,015(\text{cougar index}).$$

L'indice de loup (r partiel = -0,24, $P = 0,37$), l'indice de cougar (r partiel = -0,05, $P = 0,85$) et l'indice WSI (r partiel = 0,12, $P = 0,66$) n'étaient pas corrélés avec les taux de recrutement de cerfs pendant la deuxième fluctuation de la population de cerfs. Aucun indice de prédation n'a été associé à la croissance ou au recrutement des cerfs lors de la troisième fluctuation de la population de cerfs (Tableau 2). L'indice WSI n'était disponible que pour les 4 premières années de la 3^{ème} fluctuation de la population de cerfs et sa relation avec la croissance ou le recrutement des cerfs n'a donc pas pu être évaluée.

Tableau 2. Corrélations partielles pour vérifier les associations entre les taux démographiques des cerfs, y compris le taux de croissance et le taux de recrutement, et les variables, y compris la densité relative de loups, la densité relative de cougars et la sévérité de l'hiver dans la vallée de Nimpkish de 1977 à 2019. L'indice annuel de sévérité de l'hiver (WSI) n'était pas disponible pour la plupart des troisièmes fluctuations de la population de cerfs (coefficient de corrélation partielle (r partiel) et valeur P associée (P))

Deer population fluctuation	Deer growth rate (λ)			Deer recruitment rate (R)		
	Variable	Partial r	P	Variable	Partial r	P
1 st , 1977–1990	Wolf	-0.60	0.04	Wolf	-0.87	<0.01
	Cougar	0.26	0.41	Cougar	-0.41	0.18
	WSI	-0.19	0.55	WSI	0.41	0.19
2 nd , 1991–2008	Wolf	-0.50	0.05	Wolf	-0.24	0.37
	Cougar	-0.55	0.03	Cougar	-0.05	0.85
	WSI	-0.05	0.84	WSI	0.12	0.66
3 rd , 2009–2019	Wolf	0.09	0.81	Wolf	-0.27	0.45
	Cougar	0.02	0.97	Cougar	0.11	0.76

DISCUSSION

La population de cerfs de Nimpkish a connu trois fluctuations pluriannuelles de l'abondance entre 1977 et 2019. Ces fluctuations ont été associées à des changements dans les taux de recrutement et de survie des adultes. Gaillard et al. (1998 ; 2000) ont noté que si les taux de survie des femelles adultes sont le paramètre le plus sensible dans les modèles de croissance de la population, le recrutement présente une plus grande variation temporelle et peut être plus important pour déterminer les taux de croissance de la population. Gilbert et al. (2020) ont également constaté que la survie des femelles adultes du cerf à queue noire de Sitka

(*Odocoileus hemionus sitkensis*) était le taux vital le plus influent d'après l'analyse de l'élasticité, mais que l'analyse de l'élasticité basée sur la variation du processus indiquait 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. Nous avons constaté que le recrutement variait de 3,3 fois par phase de croissance (intervalle : 0,10 - 0,33) tandis que la survie des adultes variait de 1,4 fois (intervalle : 0,69 - 0,94). Cependant, la variation temporelle des taux de croissance au cours des trois fluctuations de la population de cerfs était plus fortement associée à la survie des adultes (r partiel = 0,97) qu'au recrutement (r partiel = 0,92).

Fryxell et al. (1991) ont constaté que les décalages entre les cerfs et leur approvisionnement en nourriture, et peut-être la chasse, ont entraîné des fluctuations de la population de cerfs. Nous avons trouvé des preuves d'un décalage de 4 à 5 ans entre les cerfs et leurs prédateurs, ce qui peut avoir contribué aux fluctuations de la population de cerfs. Les prélèvements des chasseurs semblent suivre plutôt que générer les fluctuations de la population de cerfs. Il n'y a pas de relation claire entre la sévérité de l'hiver et les fluctuations de la population de cerfs.

Nous avons constaté, comme les études précédentes, que la prédation des loups était associée à la croissance de la population de cerfs et aux taux de recrutement pendant la première fluctuation de la population de cerfs et que les effets de la météo et de la chasse semblaient moins liés (Jones et Mason 1983 ; Atkinson et Janz 1994 ; Hatter et Janz 1994). Les indices de loups et de couguars ont été associés aux taux de croissance des cerfs, mais pas aux taux de recrutement, au cours de la **deuxième fluctuation** de la population de cerfs et les effets météorologiques n'ont pas été mis en évidence. Ni la prédation ni la rigueur de l'hiver n'ont été associées aux taux de recrutement et de croissance des cerfs au cours de la troisième fluctuation de la population de cerfs. Cependant, la troisième fluctuation de la population de cerfs était encore en cours lors de cette étude et les analyses de cette fluctuation doivent être considérées comme préliminaires.

Une différence importante entre les fluctuations initiales et ultérieures de la population de cerfs est que les taux de recrutement des cerfs étaient plus faibles pendant la phase de déclin de la première fluctuation ($\bar{x} = 0,10$) lorsque les loups étaient abondants, mais beaucoup plus élevés pendant la phase de déclin de la deuxième fluctuation ($\bar{x} = 0,30$) lorsque les wapitis étaient plus fréquents. Husseman et al. (2003) ont examiné la sélection des proies par les loups et les couguars sympatriques dans l'Idaho et ont trouvé que les loups semblaient sélectionner les faons de cerfs, alors que les couguars tuaient principalement des adultes. Gladders (2003) a rapporté que les couguars dans une zone d'étude adjacente sur l'île de Vancouver consommaient principalement des cerfs femelles adultes pendant l'hiver et que la sélection des proies pour les faons était peu probable.

La sélection des faons nouveaux nés n'a pas été mesurée dans cette étude, bien que Hatter (1988) n'ait pas identifié la prédation des couguars sur les faons de cerfs munis d'un collier radio comme un facteur de mortalité. Ces résultats suggèrent que les taux de recrutement plus élevés au cours de la deuxième fluctuation de la population de cerfs peuvent refléter un rôle plus important des couguars au cours de cette période.

Bien que nous ayons pu quantifier les changements dans les taux démographiques des cerfs associés aux fluctuations de la population et identifier des associations entre les indices de prédateurs et les taux démographiques, nous n'avons pas étudié les indices de la qualité ou de la fragmentation de l'habitat. Cependant, des études antérieures sur les cerfs et les prédateurs sur l'île de Vancouver ont indiqué que ces facteurs avaient des conséquences moins immédiates que la prédation (Hebert et al. 1982 ; Jones et Mason 1983 ; Janz et Hatter 1986 ; Hatter 1988 ; Atkinson et Janz 1994 ; McNay et Voller 1995 ; Janz 1989). Néanmoins, les effets indirects sur l'habitat associés à l'exploitation forestière peuvent avoir facilité l'augmentation de la prédation par les couguars et les loups pendant les fluctuations de la population de cerfs. McNay et Voller (1995) ont noté que les couguars dans leurs zones d'étude hivernale sur l'île de Vancouver ont établi des « centres d'activité » et tué des cerfs dans des peuplements isolés de vieilles forêts créées par l'exploitation forestière. Les blocs de coupe créés par l'exploitation forestière concentrent les cerfs au printemps (Harestad et Jones 1981), ce qui peut également les rendre plus vulnérables à la prédation. Les loups de l'île de Vancouver se déplacent beaucoup sur les routes forestières (Jones et Mason 1983 ; Janz 1989 ; Atkinson et Janz 1994 ; McNay et Voller 1995), ce qui augmente leurs déplacements et peut augmenter les taux de mortalité (Dickie et al. 2016).

Bien que nos données d'inventaire sur les cerfs soient nombreuses, les données sur la prédation sont limitées. **Deux types d'informations sont nécessaires pour évaluer les effets de la prédation. Il s'agit de l'estimation de la densité du prédateur, appelée réponse numérique, et du taux de prédation par prédateur individuel, appelé réponse fonctionnelle** (Messier 1991). Nous avons supposé que nos indices de prédation reflétaient les densités relatives de loups et de couguars, mais n'ont pas tenu compte des taux de prédation variables. Néanmoins, nous avons pu démontrer des associations entre les indices de prédation et la croissance de la population de cerfs au cours des première et deuxième fluctuations de la population de cerfs, et entre l'indice de loup et le recrutement de cerfs au cours de la première fluctuation de la population de cerfs.

Nous avons utilisé une simple équation de différence pour modéliser les effectifs de cerfs et les taux démographiques sur une période de 50 ans. Notre modèle n'incluait pas les rapports sexuels des adultes ou la structure d'âge des adultes, ni le rapport sexuel de la récolte des chasseurs. L'inclusion de ces paramètres aurait augmenté le réalisme du modèle (White et Lubow 2002). Cependant, ces omissions ont probablement eu un effet mineur sur nos paramètres modélisés car les rapports fauves/adultes sont affectés par les rapports sexe/âge des adultes (Caughley 1977). Les rapports faons/adultes ont été mesurés annuellement et incorporés comme taux de recrutement dans les projections modélisées.

Notre station de référence pour la sévérité de l'hiver (Port Hardy) était située au niveau de la mer où les conditions météorologiques étaient relativement douces. Par conséquent, l'indice WSI n'a probablement donné qu'une idée approximative des conditions hivernales dans la vallée de la Nimpkish. Néanmoins, la sévérité de l'hiver pendant 1971-72 à Port Hardy était 5 fois plus élevée que la moyenne à long terme ($WSI_{1971} = 254$, $\bar{x}_{1970-2012} = 51$). Les conditions hivernales pour les cerfs ont été exceptionnellement rudes pendant 1971-72 dans la vallée de Nimpkish (Jones 1975 ; Jones et Mason 1983), ce qui suggère que le WSI a été capable de détecter des hivers sévères dans la zone d'étude.

Ballard et van Ballenberghe (1977) ont passé en revue les théories actuelles sur le rôle de la prédation dans la dynamique des populations d'ongulés. Ils ont identifié 4 modèles conceptuels de régulation des populations d'ongulés par la prédation, à savoir les équilibres à faible densité, les états stables multiples, les cycles stables-limites et les fluctuations récurrentes. Le modèle des fluctuations récurrentes semble décrire le mieux les interactions entre cerfs et prédateurs dans la vallée de Nimpkish. Selon ce modèle, la population de cerfs est caractérisée par des densités fluctuantes qui ne sont pas en déséquilibre. Bien que les changements de densité de cerfs soient en partie dus à des variations météorologiques, à la qualité et à la quantité de nourriture, ainsi qu'aux récoltes humaines, la prédation peut être le facteur principal qui limite le plus souvent la croissance de la population. Ces fluctuations récurrentes peuvent se produire par le biais d'une prédation inverse dépendant de la densité à des densités élevées (phase de déclin) suivie d'un rétablissement à des densités faibles (phase d'augmentation) (Ballard et van Ballenberghe 1977). Le rétablissement des cerfs peut se produire grâce à des phénomènes naturels (par exemple, des conditions environnementales favorables) ou à des activités d'élimination des prédateurs (par exemple, le contrôle des loups pendant la première fluctuation de la population de cerfs) qui permettent aux cerfs d'échapper aux contraintes de la prédation (Ballard et al. 2001).

Considérations de gestion

Des études antérieures ont identifié le recrutement des juvéniles comme le paramètre le plus variable et donc le plus influent dans la croissance de la population (Bergerud et Elliott 1986 ; Hatter et Janz 1994 ; Gaillard et al. 1998 ; Gilbert et al. 2020). Pour cette raison, et parce que les estimations du recrutement sur le terrain sont moins coûteuses à obtenir que les estimations de la survie des adultes sur le terrain, de nombreux organismes de gestion de la faune se concentrent sur la mesure des âge ratios, plutôt que sur la survie des adultes. Nous avons constaté que la survie des adultes, plutôt que le recrutement, avait la plus grande influence sur la croissance de la population de cerfs dans notre étude, et nous recommandons qu'ils reçoivent plus d'attention dans le suivi de la population de cerfs.

Nous avons utilisé la **méthode scientifique de l'induction** (c'est-à-dire la corrélation et la corrélation partielle) pour identifier les associations entre les indices de prédateurs, la sévérité de l'hiver et les taux démographiques des cerfs. Bien que la méthode de **l'induction** soit utile pour trouver des associations entre des ensembles de faits, cette méthode ne peut généralement pas être utilisée pour déduire des relations de cause à effet entre les variables (Romesburg 1981). Nous n'avons donc pas pu conclure que la prédation était à l'origine des fluctuations de la population de cerfs. Nous pensons qu'il serait possible d'en apprendre davantage sur les causes des fluctuations de la population de cerfs de Nimpkish en utilisant des expériences manipulatives (MacNab 1983). Dans l'idéal, il s'agirait de tester des hypothèses par le biais d'études à long terme, randomisées et répétées, du système prédateur-proie-habitat. Cependant, les expériences d'élimination des prédateurs sont très controversées, nécessitent des normes expérimentales élevées, des évaluations publiques et économiques, et donnent souvent des résultats ambigus, voire négatifs (Clark et Hebblewhite 2020). Ainsi, les futures actions de gestion pourraient être plus rentables si elles se concentraient sur le suivi à long terme du système prédateur-proie-habitat, tout en étant guidées par des questions de recherche spécifiques qui permettent de comprendre les causes de ces fluctuations de la population de cerfs.