

Relation entre les populations de cerfs et d'orignaux et l'enneigement des hivers précédents

Journal of Animal Ecology (1987), **56**, 615–627

RELATIONSHIP OF DEER AND MOOSE POPULATIONS TO PREVIOUS WINTERS' SNOW

BY L. D. MECH*, R. E. McROBERTS, R. O. PETERSON AND R. E. PAGE

*Patuxent Wildlife Research Center, U.S. Fish & Wildlife Service, Laurel, Maryland 20708, U.S.A., U.S.D.A. Forest Service, North Central Forest Experiment Station, 1992 Folwell Ave., St. Paul, Minnesota, 55108, U.S.A., and Department of Biological Sciences, Michigan Technological University, Houghton, Michigan 49931, U.S.A.

Résumé

(1) La régression linéaire a été utilisée pour relier l'accumulation de neige au cours d'un seul hiver et d'hivers consécutifs avec le rapport faon/biche chez le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le taux de jumeaux et le rapport veau/femelle chez l'orignal (*Alces alces*), et les changements annuels dans les populations de cerfs et d'orignaux. Des relations significatives ont été trouvées entre l'accumulation de neige au cours d'hivers individuels et ces variables dépendantes au cours de l'année suivante. Cependant, les relations les plus fortes ont été trouvées entre les variables dépendantes et la somme des accumulations de neige au cours des trois hivers précédents. Le pourcentage de la variabilité expliquée était de 36 à 51.

(2) Des relations significatives ont également été trouvées entre la vulnérabilité hivernale des veaux orignaux et la somme des accumulations de neige pendant l'hiver en cours et jusqu'à sept hivers précédents, avec environ 49% de la variabilité expliquée.

(3) Aucune relation n'a été trouvée entre le nombre de loups et les variables dépendantes ci-dessus.

(4) Ces relations impliquent que les influences hivernales sur la nutrition maternelle peuvent s'accumuler pendant plusieurs années et que cet effet cumulatif détermine fortement la fécondité et/ou la survie des veaux et des faons. Bien que la prédation par les loups (*Canis lupus* L.) soit le principal agent de mortalité directe sur les faons et les veaux, la densité des loups elle-même semble être secondaire aux conditions météorologiques hivernales dans l'influence sur les populations de cerfs et d'orignaux.

INTRODUCTION

La compréhension de la productivité et de l'évolution des populations est un objectif majeur des biologistes spécialistes des populations, mais la plupart des écosystèmes sont si complexes que les prédicteurs primaires à long terme de ces variables restent insaisissables. Néanmoins, les études à long terme sont prometteuses de progrès (Peterson, Page & Dodge 1984). Nous avons donc utilisé des études à long terme sur le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus* Zimmerman) et l'orignal (*Alces alces* L.) pour trouver un tel prédicteur.

Les cerfs et les orignaux suivent un cycle pondéral annuel au cours duquel ils prennent du poids au printemps, en été et en automne et en perdent pendant l'hiver (Maynard et al. 1935 ; Gerstell 1937 ; Gasaway & Coady 1974 ; Franzmann & LeResche 1978 ; Moen & Severinghaus 1981 ; Severinghaus 1981). La longueur et la rigueur de l'hiver, y compris l'accumulation de neige qui limite la mobilité et donc la prise de nourriture, sont des facteurs qui déterminent l'ampleur de la perte de poids annuelle et la capacité des animaux à se rétablir pendant le reste de l'année.

La fécondité des cerfs et des orignaux dépend considérablement du degré de malnutrition hivernale et de la récupération pendant la saison chaude (Morton & Cheatum 1946 ; Cheatum & Severinghaus 1950 ; Robinette et al. 1955 ; Julander, Robinette & Jones 1961 ; Verme 1965, 1967 ; Ransom 1967 ; Mansell 1974). En outre, comme les ongulés sont gravides en hiver et au printemps, les conditions météorologiques hivernales et printanières peuvent avoir un effet important sur le développement et le poids du fœtus et sur la survie de la progéniture (Thomson & Thompson 1948 ; Moustgaard 1959 ; Verme 1962, 1963, 1965 ; Arnold & Verme 1963 ; Murphy & Coates 1966 ; Alexander 1969 ; Willis & Wilson 1974 ; Robinson 1977 ; Berger 1979 ; Picton 1979, 1984 ; Rolley & Keith 1980 ; Albon, Guinness & Clutton-Brock 1983), et donc sur l'évolution de la population (Markgren 1969 ; Ling 1970 ; Crete 1976 ; Mech & Karns 1977 ; Peterson 1977 ; Verme 1977 ; Thompson 1980).

Dans cet article, nous confirmons les effets négatifs du climat hivernal sur la productivité et les changements de population chez le cerf de Virginie dans le Minnesota et chez l'orignal sur l'île Royale. Mais surtout, nous élargissons considérablement le concept d'influence de l'hiver sur les populations futures en démontrant l'effet cumulatif de l'accumulation de neige pendant trois à sept hivers consécutifs.

ZONES D'ÉTUDE

Les données de deux zones d'étude sont utilisées dans cette analyse : le parc national de l'Isle Royale dans le lac Supérieur et la forêt nationale du centre du lac Supérieur dans le nord-est du Minnesota, à 180 km au sud-ouest de l'Isle Royale (48° N, 92° W).

Isle Royale

L'Isle Royale est une île sans route de 544 km², située à 24-29 km de la rive Minnesota/Ontario du lac Supérieur. Longue de 72 km et large de 14 km, elle est composée d'une série de crêtes basaltiques et conglomératiques recouvertes de plusieurs stades de forêts de conifères et de feuillus, dont une grande partie a été exploitée et/ou brûlée au cours de l'histoire. Les cerfs sont absents de l'île, mais les orignaux et les loups y sont présents depuis plus de 30 ans ; la seule autre proie importante des loups est le castor (*Castor canadensis* Kuhl), qui n'est généralement disponible que d'avril à novembre. Les loups constituent le principal facteur de mortalité du troupeau d'orignaux et, de 1959 à 1985, le nombre de loups en hiver a varié de 14 à 50 et le nombre d'orignaux d'environ 500 à 1 150 (Peterson, Page & Dodge 1984 et données non publiées).

Forêt nationale du centre du lac Supérieur

La zone d'étude de la Central Superior National Forest couvre environ 2300 km² près de la limite nord-est de la distribution du cerf de Virginie. Les forêts de la région sont des forêts mixtes de conifères et de feuillus (Nelson & Mech 1981). Le cerf est la proie principale du

loup dans la zone d'étude, et les loups sont le principal facteur de mortalité naturelle du cerf (Nelson & Mech 1986c). Le castor et l'orignal sont des proies **alternatives**. La densité des cerfs a varié de 0-3 à 0-7 par km² pendant l'étude (Nelson & Mech 1986a), après avoir décliné drastiquement (Mech & Karns 1977) à partir de 3-5 par km² (Stenlund 1955).

MÉTHODES

Bien que les enquêtes menées dans les deux zones d'étude se soient déroulées simultanément et qu'elles aient utilisé certaines des mêmes méthodes, certaines d'entre elles présentaient également des différences substantielles.

L'île Royale

Cette étude a été menée par une série de chercheurs de 1958 à 1985 (Mech 1966 ; Jordan, Shelton & Allen 1967 ; Peterson 1977 ; Allen 1979 ; Peterson, Page & Dodge 1984). L'approche générale a consisté à recenser les loups et les élans par voie aérienne de fin janvier à mars chaque année et à déterminer l'âge, le sexe et l'état de chaque élan tué par un loup à partir des os qui sont presque toujours disponibles. Dans la mesure du possible, les restes des animaux tués sont examinés lorsqu'ils sont trouvés. Cependant, ceux qui sont trop inaccessibles depuis le lac gelé le plus proche où l'avion à skis peut atterrir sont marqués et inspectés en mai ou en juin. Les taux de jumelage et les ratios veaux/vaches sont basés sur des observations estivales effectuées depuis le sol (Tableau 1). Les taux de jumelage sont basés sur le nombre de femelle ayant des jumeaux, divisé par le nombre de femelle ayant des jumeaux ou des singletons. Pour déterminer le rapport veau/femelle, on a compté à la fois les femelles tarées et les femelles ayant des veaux. Certaines années, ce rapport n'a pas été obtenu.

TABLEAU 1. Illustration de la terminologie des données sur la population recueillie par rapport aux données sur l'accumulation de neige. L'exemple concerne les données de population collectées au cours de l'été et de l'automne 1978, de l'hiver 1978-79 et du printemps 1979

Terminology:	Third-previous winter	Second-previous winter	First-previous winter	Current winter
Winter:	1975-76	1976-77	1977-78	1978-79
Period data collected:			1	2 3
Year:	1975:	1976	1977	1978 1979

1. Taux de jumeaux originaux et ratio veau/femelle recueillis en été
2. Données sur le rapport faon/biche pour 1958-73, recueillies à l'automne
3. Rapport faon/biche 1974-85, survie des originaux, % de changement dans les populations d'originaux et de cerfs mesurés en hiver et au printemps

Central Superior National Forest

Les données utilisées pour l'étude de la Central Superior National Forest (Mech & Frenzel 1971 ; Mech 1979, 1986) ont été collectées principalement de 1974 à 1985 (Hoskinson & Mech 1976 ; Nelson & Mech 1981, 1986a), bien que les ratios faon/biche de 1958 à 1973 basés sur les statistiques de chasseurs tués aient également été utilisés (Mech & Karns 1977). Les cerfs ont été capturés vivants à l'aide de pièges à trèfle, de filets à fusée et de fléchettes. Ils ont été vieillis à partir de sections de dents (Gilbert 1966), ont reçu des colliers émetteurs et ont été suivis par radio aérienne. De novembre à avril, chaque biche a été localisée une à cinq fois par semaine et observée plusieurs fois au cours de l'hiver. Les faons qui les accompagnaient ont été notés. De la fin de l'hiver 1975 à 1985, les cerfs ont été recensés par

voie aérienne et leur nombre a été estimé après correction du biais d'observabilité (Floyd, Mech & Nelson 1979 ; Nelson & Mech 1986a) (Tableau 1).

Au cours de la même étude, les loups marqués par radio dans la région ont été suivis et comptés par voie aérienne, et les cerfs qu'ils ont tués ont été localisés par voie aérienne. Des tentatives ont été faites pour examiner les restes des animaux tués chaque fois que cela était possible. Cependant, la plupart du temps, il ne restait aucun os qui aurait pu fournir une indication de l'âge ; les faons étant plus petits, il est très probable que leurs restes soient manquants. Par conséquent, contrairement à ce qui s'est passé sur l'île Royale, la précision des ratios jeunes-adultes dans les animaux tués cet hiver était douteuse.

TABLEAU 2. Accumulation annuelle de neige et variables dépendantes utilisées dans les analyses de régression. Les chiffres de neige entre parenthèses incluent les périodes pour lesquelles les données d'accumulation de neige d'Isabella n'étaient pas disponibles, de sorte que les données d'autres stations de l'intérieur du nord-est du Minnesota ont été remplacées

Winter	Snow accumulation (m)		Fawn:doe ratio next autumn/winter	% change deer nos. next winter	% moose twinning next summer	Moose calf:cow ratio next summer	% change moose nos. next winter	Proportion of calves in wolf-killed moose next winter
	1-Year*	3-Year						
1957-58	343	—	128	—	—	—	—	31
-59	277	—	91	—	38	—	—	53
-60	384	10-04	81	—	15	—	—	20
-61	236	8-97	98	—	39	—	—	12
-62	249	8-69	91	—	25	—	—	21
-63	188	6-73	107	—	40	—	—	36
-64	300	7-37	85	—	48	—	—	13
-65	432	9-20	71	—	23	—	—	18
-66	528	12-60	72	—	5	—	—	8
-67	333	12-93	90	—	17	—	—	15
-68	226	10-87	66	—	19	—	—	50
-69	597	11-56	65	—	11	—	-16	53
-70	348	11-71	71	—	17	35	-30	56
-71	467	14-12	—	—	6	18	+24	48
-72	391	12-06	51	—	10	31	-4	34
-73	191	10-49	85	—	12	41	+2	46
-74	(259)	8-41	77	—	24	38	-5	24
-75	(490)	9-40	—	—	6	35	-18	28
-76	(424)	11-73	50	-16	0	24	-21	23
-77	(206)	11-20	83	-26	0	19	+7	10
-78	(358)	9-88	91	+39	20	37	+24	40
-79	(488)	10-52	88	-21	12	58	-15	18
-80	(264)	11-10	56	-5	0	29	-1	19
-81	(188)	9-40	93	-12	9	47	+4	32
-82	(353)	8-05	100	+17	7	58	+36	16
-83	269	8-10	87	+95	—	48	-4	21
-84	401	10-23	55	-44	—	—	+37	—
-85	201	8-71	—	+84	—	—	—	—

* Somme annuelle des hauteurs maximales mensuelles de neige en centimètres, de novembre à mai à Isabella, Minnesota. Aucune donnée antérieure sur Isabella n'est disponible. Isabella se trouve dans la zone d'étude du cerf, à 180 km au sud-ouest de l'île Royale, et à 30 km à l'intérieur des terres. Les chiffres d'Isabella sont utilisés parce que les données ne sont pas disponibles pour l'île Royale et que l'autre station la plus proche, Grand Marais, Minnesota, se trouve le long de la rive du lac Supérieur et est donc trop influencée par le lac

Accumulation de neige

Les données sur l'accumulation de neige pour chaque hiver correspondent à la somme des épaisseurs maximales mensuelles de neige enregistrées par la National Oceanic and Atmospheric Administration à Isabella, Minnesota, de l'hiver 1957-58 à l'hiver 1983-84 (U.S. Department of Commerce 1958-84). Isabella, qui se trouve à 30 km à l'intérieur des terres, se situe dans la zone d'étude du cerf de la Superior National Forest, à 180 km au sud-ouest

de l'Isle Royale. Les données d'Isabella sont utilisées avec celles de l'Isle Royale parce qu'on ne dispose pas de données mensuelles sur l'accumulation de neige pour l'Isle Royale ; la station météorologique la plus proche de l'Isle Royale, Grand Marais (Minnesota), se trouve sur la rive du lac Supérieur et est donc trop influencée par le lac pour représenter l'intérieur de l'Isle Royale. Peterson (1977) a constaté que les accumulations de neige de février et mars sur l'Isle Royale étaient de 55 à 62% plus élevées que celles de Grand Marais pour la même période. Bien que les données d'une station météorologique ne s'appliquent précisément qu'à la station elle-même, elles doivent en général refléter les conditions météorologiques générales de la région, en particulier lorsque la topographie est aussi homogène que dans cette région.

Analyses statistiques

Les données suivantes ont été utilisées : (i) le rapport faon/biche dans le nord-est du Minnesota de l'automne 1958 à 1973 basé sur les abattages par les chasseurs et de l'hiver 1974 à 1984 basé sur les rapports de piégeage ; (ii) le taux de jumelage des orignaux ; (iii) le ratio veau/femelle des orignaux observés en été sur l'Isle Royale de 1958 à 1984 ; (iv) le changement annuel en pourcentage du nombre de cerfs dans le nord-est du Minnesota de la fin de l'hiver 1975 à 1985 ; (v) le changement annuel en pourcentage de la population d'orignaux de l'Isle Royale de l'hiver 1958 à 1985 ; (vi) l'accumulation de neige chaque hiver (Tableau 2).

Nous avons émis l'hypothèse que les accumulations de neige au cours d'hivers consécutifs auraient un effet inverse et cumulatif sur la productivité future des orignaux et des cerfs ainsi que sur les changements de population. Les accumulations de neige au cours des hivers précédents individuels et les sommes de deux à cinq hivers précédents (Fig. 1) ont été utilisées comme variables indépendantes uniques pour les régressions polynomiales du premier et du second degré (Tableau 3). La force des relations est indiquée sous forme de valeurs R^2 (pourcentage de variation expliquée).

TABLEAU 3. Pourcentage de la variation expliquée par les régressions (% R^2) pour les relations inverses entre l'accumulation de neige des hivers précédents et diverses caractéristiques des populations de cerfs et d'orignaux dans la région du lac Supérieur aux États-Unis

Independent variable	Dependent variable				
	Fawn:doe ratio (n = 23)	Calf:cow ratio (n = 14)	% moose twins (n = 23)	% change in deer pop. (n = 9)	% change in moose pop. (n = 16)
	% R^2 accounted for				
First-previous winter	19†	0	13*	4	5
Second-previous winter	16†	20	14	5	25†
Third-previous winter	0	22*	7	14	24
Sum of 3 previous winters	36‡	51‡	42‡	45†	2

* $\alpha = 0,10$; † $\alpha = 0,05$; ‡ $\alpha = 0,01$

L'utilisation de la somme des accumulations de neige des hivers précédents comme variable indépendante unique suppose que les contributions relatives de tous les hivers à la somme sont égales. Pour vérifier cette hypothèse, des régressions linéaires multiples ont été effectuées pour chaque variable dépendante, les accumulations de neige au cours des hivers précédents étant considérées comme plusieurs variables indépendantes distinctes. Les

coefficients des relations significatives étaient toujours négatifs lorsque les accumulations de neige au cours des hivers précédents étaient utilisées comme variables indépendantes et lorsqu'elles étaient utilisées comme une somme. Par conséquent, les coefficients des accumulations de neige au cours des hivers précédents dans les régressions linéaires multiples ont été contraints d'être nuls ou négatifs. L'hypothèse de contributions relatives égales serait rejetée si la qualité de l'ajustement avec la régression linéaire multiple était significativement meilleure qu'avec la régression linéaire simple.

Une fois les analyses ci-dessus terminées, nous avons émis l'hypothèse que la survie des veaux d'originaux à la fin de l'hiver serait également influencée par les accumulations de neige des hivers précédents. Nous avons également supposé que le pourcentage de veaux chez les originaux tués par les loups sur l'Isle Royale à la fin de l'hiver serait une mesure de la survivance des veaux en hiver. (Ce pourcentage n'a aucun rapport avec le ratio veaux/femelles de l'été précédent). Nous avons donc utilisé ce pourcentage comme variable dépendante dans les régressions polynomiales du premier et du second degré (Tableau 2). Pour les variables dépendantes, nous avons testé l'existence d'une relation significative avec l'accumulation de neige de l'année précédente et la somme des accumulations de neige des hivers précédents consécutifs. Cependant, étant donné que les influences de l'hiver en cours pourraient également être importantes (Mech & Frenzel 1971 ; Peterson 1977 ; Nelson & Mech 1986*b*), nous avons ajouté les données sur la neige de l'hiver en cours (Tableau 1) à celles des hivers précédents dans chaque régression.

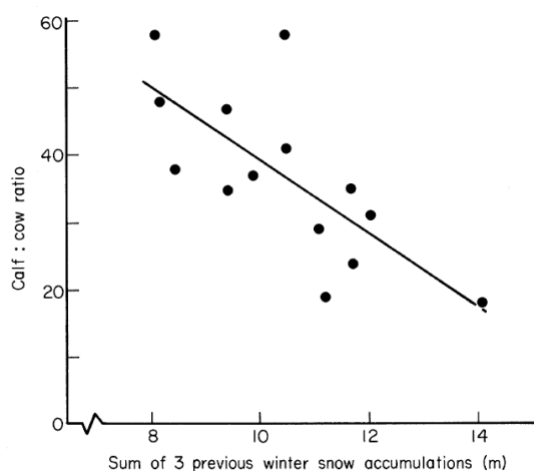


FIG 2. Relation entre la somme des trois mois précédents d'accumulation en (m) et le rapport veaux-vache d'été sur l'Isle Royale. $R^2 = -0,51$; $P < 0,01$; $\hat{Y} = 92,22 - 5,29x$

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Des relations inverses significatives ($P < 0,10$) ont été trouvées entre chaque variable dépendante et plusieurs des variables indépendantes, y compris les accumulations de neige au cours du premier hiver précédent, du deuxième hiver précédent et du troisième hiver précédent (Tableau 3). **Cependant, les relations les plus fortes ont été trouvées entre la plupart des variables et la somme triennale des accumulations de neige.** La qualité des ajustements n'était pas significativement meilleure avec un polynôme du second degré qu'avec un polynôme du premier degré, quelle que soit la combinaison des variables dépendantes et indépendantes.

L'accumulation de neige durant le premier hiver précédant la naissance pourrait difficilement affecter la fécondité actuelle car la mortalité prénatale est généralement faible (Verme & Ullrey 1984). Cependant, l'accumulation de neige au cours du premier hiver précédant la naissance a été reliée à la viabilité et au poids ou à la taille des faons jusqu'à l'âge de 4 semaines (Verme 1963) et des veaux d'originaux de 9 mois (Peterson, Scheidler & Stephens 1982), aux ratios faons/biches à l'automne (Verme 1977) et aux ratios veaux/vaches à l'automne et à l'hiver (Thompson 1980 ; Rolley & Keith 1980). Nos données tendent à confirmer cette relation, avec des relations significatives pour les ratios faons : biches ($R^2 = 0,19$) et pour le taux de jumelage des originaux ($R^2 = 0,13$) (Tableau 3).

Nous avons également trouvé des relations inverses significatives entre l'accumulation de neige au cours du deuxième hiver précédent et les ratios faons : biches ($R^2 = 0,16$), le taux de jumelage des originaux ($R^2 = 0,14$) et le pourcentage de changement dans la population d'originaux ($R^2 = 0,25$). De telles relations avec la condition du deuxième hiver précédent n'ont jamais été rapportées auparavant. **La meilleure explication est qu'une forte influence nutritionnelle directe se prolonge pendant l'hiver suivant et affecte la fécondité ultérieure et/ou la capacité de survie à ce moment-là.**

L'influence du troisième hiver précédent sur les caractéristiques actuelles de la population pourrait être double. Comme le deuxième hiver, le troisième pourrait agir par le biais d'un élan nutritionnel se poursuivant sur deux ans et affectant directement la fécondité et/ou la nutrition prénatale. Ou bien le troisième hiver précédent pourrait agir en influençant le développement in utero des jeunes actuels de 2 ans. **Par exemple, si l'hiver précédent était doux, une cohorte de 2 ans serait à la fois vigoureuse et nombreuse, ce qui lui permettrait d'apporter une contribution importante à la population.** L'influence individuelle du troisième hiver précédent dans notre étude était faible pour toutes les variables dépendantes, à l'exception du rapport veau/vache ($R^2 = 0,22$) (Tableau 3).

Puisque les résultats ci-dessus indiquent que des hivers individuels remontant jusqu'à 3 ans peuvent influencer les caractéristiques actuelles de la population, il n'est pas surprenant que les influences des hivers individuels puissent se combiner pour fournir un effet cumulatif inverse encore plus fort sur la fécondité et/ou la capacité de survie. Par exemple, en ce qui concerne la capacité de survie, la progéniture d'une cohorte de 2 ans bénéficierait de trois hivers consécutifs de faible enneigement précédant leur naissance dans la mesure où : (i) leur premier hiver précédent aurait affecté leur propre développement prénatal ; (ii) leur deuxième hiver précédent aurait favorisé une excellente croissance post-natale de leurs mères ; et (iii) leur troisième hiver précédent aurait favorisé une excellente croissance et un bon développement prénatal de leurs mères. Les descendants des cohortes plus âgées bénéficieraient du développement prénatal favorable favorisé par l'élan nutritionnel de leurs mères, au cours des trois hivers précédents.

Nos résultats indiquent qu'une telle influence cumulative est forte : il existe une relation significative entre la somme de l'accumulation de neige et l'intervalle des trois hivers précédents et le rapport faon/biche ($R^2 = 0,36$) (Fig. 1), le rapport veau/femelle ($R^2 = 0,51$) (Fig. 2), le taux de jumelage ($R^2 = 0,42$) (Fig. 3), et le pourcentage de changement dans la population de cerfs ($R^2 = 0,45$) (Tableau 3, Fig. 4).

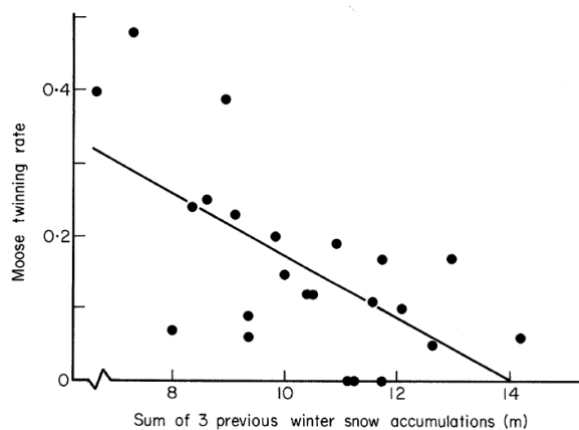


FIG. 3. Relation entre la somme des trois accumulations mensuelles de neige de l'hiver précédent en (m) et le taux de jumelage des orignaux en été sur l'Isle Royale. $R^2 = 0,42$; $P < 0,01$; $\hat{Y} = 0,6265 - 0,0454x$

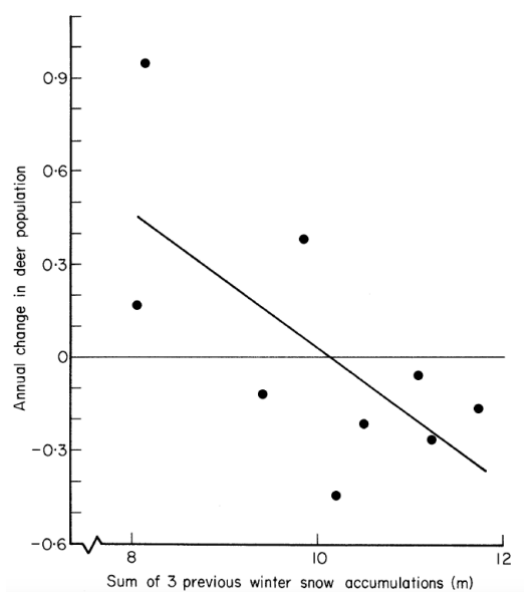


FIG. 4. Relation entre la somme des trois accumulations mensuelles de neige de l'hiver précédent (m) et le pourcentage de variation annuelle de la population de cerfs de l'hiver suivant dans le nord-est du Minnesota. $R^2 = 0,45$; $P < 0,05$; $\hat{Y} = 2,20 - 0,22x$

L'hypothèse d'une contribution relative égale des accumulations de neige de tous les hivers dans une somme n'a pu être rejetée que pour le pourcentage de variation de la population d'orignaux. Cependant, comme la relation entre cette variable dépendante et l'accumulation de neige au cours du troisième hiver précédent était positive plutôt qu'inverse, nous considérons que le résultat est fallacieux.

Des relations significatives ont été trouvées entre la vulnérabilité des veaux d'orignaux âgés de 8 à 10 mois (comme indiqué par la proportion de veaux dans la prédation des loups) et la somme des accumulations de neige dans l'hiver actuel, plus trois à huit accumulations dans l'hiver actuel, plus cinq à sept hivers précédents (Tableau 4, Fig. 6).

TABLEAU 4. Pourcentage de la variation expliquée par les régressions (R^2) pour les relations directes entre les valeurs actuelles de l'orignal et la proportion d'orignaux abattus par les loups sur l'Isle Royale de janvier à mars, hivers 1958-85. (La significativité dans le premier degré de l'échelle indique qu'il existe une relation significative. La significativité dans le deuxième degré de l'échelle indique que la relation du deuxième degré est significativement plus élevée que celle du premier degré)

Independent variables ^a	R^2				<i>n</i>
	Single years		Cumulative Years		
	First degree	Second degree	First degree	Second degree	
Current winter snow depth	11	11			27
First previous winter snow depth	00	00	6	7	27
Second previous winter snow depth	00	4	7	7	26
Third previous winter snow depth	11	16	19†	27	25
Fourth previous winter snow depth	17*	17	35†	53† ^b	24
Fifth previous winter snow depth	10	11	47‡	76‡ ^b	23
Sixth previous winter snow depth	00	1	42‡	50* ^b	22
Seventh previous winter snow depth	00	1	49‡	50	21
Eighth previous winter snow depth	4	11	36‡	36	20
Ninth previous winter snow depth	16*	17	15	19	19
Tenth previous winter snow depth	00	00	8	9	18

* $\alpha = 0,10$; † $\alpha = 0,05$; ‡ $\alpha = 0,01$

^a L'hiver en cours est l'hiver au cours duquel le pourcentage de veaux tués par les loups a été mesuré ; les hivers précédents sont ceux qui ont précédé l'hiver en cours.

^b Bien que la relation du second degré soit significativement plus étroite que celle du premier degré, nous l'attribuons à un seul point de données anormal

Pourquoi cinq à sept hivers précédents ont-ils affecté la proportion de veaux d'originaux âgés de 8 à 10 mois dans le troupeau, alors que seulement trois hivers précédents ont influencé les autres variables étudiées ? Notre seule explication est que les jeunes femelles ont une progéniture plus susceptible de mourir tôt, de sorte que la population de veaux d'hiver est composée principalement de veaux nés de mères plus âgées, qui ont connu plus d'hivers. Malheureusement, l'âge des originaux dont les veaux ont été tués par les loups dans notre étude n'a pas pu être déterminé. Cependant, la survie des faons de cerfs élaphe (*Cervus elaphus* L.) sur l'île de Rhum (Clutton-Brock 1984) et des cerfs à queue blanche en captivité (Ozoga, Verme & Benz 1982) est directement liée à l'âge de leur mère.

L'effet inverse de la neige de l'hiver précédent sur la viabilité de la progéniture l'été suivant est un principe reconnu de l'écologie des ongulés. En outre, Verme (1969) et Picton (1979, 1984) ont prouvé que les cerfs intègrent les effets météorologiques sur une période de 18 mois. Cependant, l'effet cumulatif de jusqu'à sept périodes de végétation sur la capacité de survie d'animaux âgés de 8 à 10 mois n'a jamais été suggéré auparavant.

Bien que notre explication de l'effet cumulatif de l'hiver sur la survivabilité hivernale des veaux d'originaux invoque la survivabilité comme étant un facteur majeur expliquant certains de nos résultats, elle n'exclut pas le rôle possible de la fécondité dans d'autres de nos résultats. Par exemple, les relations avec les ratios veaux-originaux d'été/femelles et les taux de jumelage pourraient résulter de différences annuelles dans la fécondité ou la capacité de survie, ou d'une combinaison de ces deux facteurs.

Bien que plusieurs explications de l'effet cumulatif de l'hiver soient concevables, la plus simple serait celle d'un report d'hiver en hiver des influences nutritionnelles. Cette explication semble être contredite par Julander, Robinette & Jones (1961), Ransom (1967), Verme (1967) et Mansell (1974) qui ont conclu que tant que les cerfs ont accès à une nourriture de bonne qualité et en quantité en été et en automne, ils font preuve d'une productivité élevée. Néanmoins, aucune comparaison précise de la fécondité ou de la survie de la progéniture n'a été faite entre les deuxièmes et troisièmes hivers précédents, doux et rigoureux. Nos résultats indiquent que l'hypothèse d'une récupération nutritionnelle complète au cours de chaque été devrait être réexaminée.

Une autre implication de nos résultats est que le seuil de stabilité de la population de cerfs devrait se situer à environ 10,3 m d'accumulation de neige sur une période de 3 ans (Fig. 4), et pour l'orignal, à 361 cm pendant une année (Fig. 5). Comme les populations d'originaux et de cerfs se sont maintenues pendant de longues périodes dans les zones étudiées, ces résultats impliquent que l'accumulation moyenne de neige en hiver et la somme moyenne des accumulations de neige de trois hivers devraient se situer près des seuils de stabilité. De 1957-58 à 1984-85, l'accumulation moyenne de neige sur trois hivers était de 10,2 m, et l'accumulation moyenne sur une seule année était de 340 cm (Tableau 2), ce qui est proche des niveaux prévus.

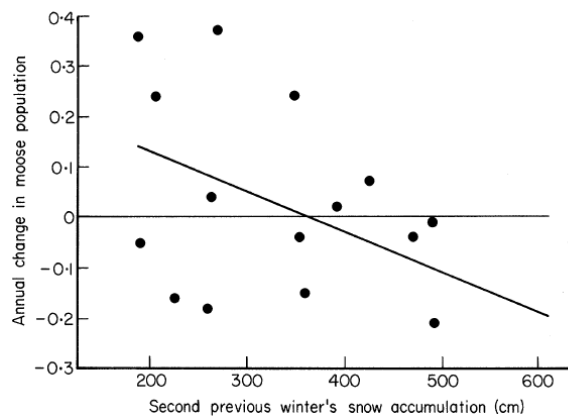


FIG. 5. Relation entre l'accumulation mensuelle de neige du deuxième hiver précédent en (cm) et le pourcentage de changement annuel de la population d'élan d'hiver sur l'Isle Royale. $R^2 = 0,25$; $P \leq 0,05$; $\hat{Y} = 0,2919 - 0,0008x$

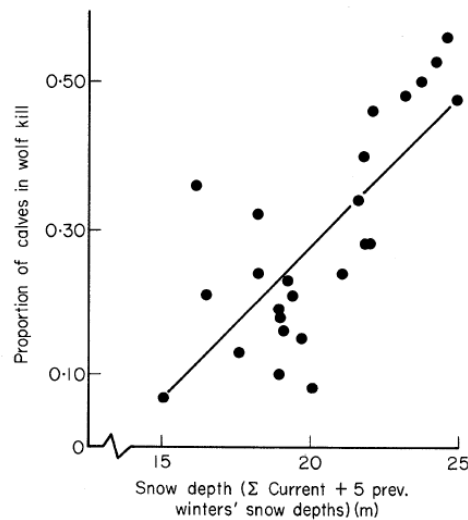


FIG. 6. Relation entre la survie des jeunes originaux de 8 à 10 mois sur l'île Royale, de 1958 à 1984, et la somme de l'accumulation mensuelle de neige de l'hiver en cours plus la somme de l'accumulation mensuelle de neige des cinq hivers précédents. $R^2 = 0,47$; $P \leq 0,01$; $\hat{Y} = -0,55 + 0,04x$

Ces résultats aident à expliquer les tendances de la population d'originaux de l'île Royale au cours des 30 dernières années (Peterson, Page & Dodge 1984), et les tendances de la population de cerfs du nord-est du Minnesota depuis environ 20 ans (Nelson & Mech 1986a). Des accumulations de neige de moins de 361 cm sur une seule année ont caractérisé la période d'étude jusqu'à l'hiver 1963-64 (Tableau 2), et la population d'originaux de l'Isle-Royale a atteint son maximum peu de temps après. Pendant la majeure partie de l'hiver 1965-

66 à 1975-76, les accumulations de neige ont largement dépassé les seuils de stabilité du cerf et de l'orignal, et les deux populations ont atteint leur niveau le plus bas vers 1977. De l'hiver 1976-77 à 1983-84, la plupart des accumulations de neige ont été inférieures au seuil de stabilité de l'orignal ; la population d'orignaux de l'Isle Royale approche de son deuxième pic. Au cours de la même période, trois des accumulations triennales ont dépassé le seuil de stabilité du cerf de 10,3 m, et cinq ont été inférieures ; la population de cerfs est restée relativement stable pendant la plus grande partie de cette période et a récemment commencé à augmenter.

Peterson, Page & Dodge (1984) ont affirmé que les interactions entre l'orignal et la végétation, qui dépendent de la **densité**, ont affecté la croissance de la population d'orignaux sur l'IR. Les effets cumulatifs de l'hiver sur cette population d'orignaux à **haute densité** sont probablement à la fois dépendants de la densité, car la densité des orignaux et l'abondance du fourrage influencent l'impact de la neige d'une épaisseur donnée, et indépendants de la densité, car l'épaisseur de la neige est un déterminant singulier de la vulnérabilité des veaux face aux loups en hiver (Peterson 1977). **À la fin des années 1960 et au début des années 1970, la densité des orignaux a atteint son maximum en même temps que l'épaisseur de la neige en hiver, ce qui rend difficile la séparation des influences de la densité et de la météo sur la base des données disponibles.**

Comme indiqué ci-dessus, les différences de productivité annuelle que nous avons mesurées auraient pu résulter de différences dans la fécondité, la survie des jeunes, ou les deux. **Le principal facteur de mortalité dans cette étude était la prédation par les loups** (Mech & Frenzel 1971 ; Mech & Karns 1977 ; Nelson & Mech 1986). **Néanmoins, nous n'avons trouvé aucune relation significative entre le nombre de loups une année en tant que variable indépendante et le pourcentage de changement dans la population d'orignaux** ($R^2 = 0,09$; $P > 0,15$) ; le pourcentage de changement dans la population de cerfs ($R^2 = 0,05$; $P > 0,15$) ; le ratio veau/vache ($R^2 = 0,05$; $P > 0,15$), le ratio faon/biche ($R^2 = 0,56$; $P > 0,15$) ou le taux de jumelage des orignaux ($R^2 = 0,22$, $P > 0,15$) l'année suivante en utilisant des régressions polynomiales jusqu'au troisième degré. **En outre, la relation entre la proportion de veaux tués par les loups et la neige accumulée n'était pas le produit d'une augmentation de la population de loups après des séries d'hivers rigoureux** ($R^2 = 0,11$, $P > 0,10$). **Par conséquent, en raison de la force de l'effet cumulatif de l'hiver démontré dans cette étude, il doit être considéré, plutôt que la densité de loups, comme le principal déterminant des changements dans le nombre de cerfs et d'orignaux dans nos zones d'étude.**