

Stochasticité environnementale et dynamique des populations de grands herbivores : à la recherche de mécanismes

Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms

Bernt-Erik Sæther

TREE vol. 12, no. 4 April 1997 Copyright © 1997, Elsevier Science Ltd. All rights reserved. 0169-5347/97/\$17.00 PII: S0169-5347(96)10068-9

Bernt-Erik Sæther is at the Dept of Zoology,
Norwegian University for Science and Technology,
N-7034 Trondheim, Norway (bernts@alfa.avh.unit.no).

Résumé

Les résultats de plusieurs études à long terme de populations d'ongulés basées sur des individus ont été publiés récemment. L'une des principales conclusions est que la **dynamique des populations** d'ongulés dans des environnements exempts de prédateurs est fortement influencée par une combinaison de **variations stochastiques** de l'environnement et par la **densité** de la population. **La dépendance à l'égard de la densité et la stochasticité de l'environnement se traduisent par des changements dans les traits d'histoire de vie, en corrélation avec la variation du poids corporel.** Cela entraîne des retards dans la réponse de la population aux changements de l'environnement. En l'absence de prédation, il est donc peu probable qu'un équilibre stable existe entre une population d'ongulés et ses ressources alimentaires. Cette compréhension approfondie des mécanismes générant des fluctuations de population suggère que les études sur les ongulés constitueront une source importante pour examiner les effets des changements à long terme de l'environnement, résultant par exemple d'un changement climatique.

Une préoccupation centrale en biologie des populations concerne l'importance relative des facteurs dépendant de la densité par rapport aux facteurs indépendants de la densité pour les fluctuations de la population. Lack¹ a tenté d'inclure les deux ensembles de facteurs dans une **hypothèse** générale en suggérant que dans un environnement saisonnier, le taux de fécondité sera déterminé de manière indépendante de la densité par la quantité de ressources disponibles pour la reproduction au cours de la partie favorable de l'année. La **régulation** de la taille de la population se ferait alors par le biais d'une mortalité dépendante de la densité et d'une limitation des ressources pendant la saison de non-reproduction. Selon cette **hypothèse**, nous pouvons, en l'absence de prédation, faire trois **prédictions** : (1) la taille des populations sera régulée, c'est-à-dire que la densité de la population fluctuera autour d'une densité moyenne avec une variance limitée^{2,3} ; (2) la mortalité en dehors de la saison de reproduction dépendra de la densité ; et (3) la variation annuelle de la fécondité sera principalement liée à la variation stochastique des conditions environnementales.

Ces prédictions ont fait l'objet d'une attention et d'un soutien considérables dans les études sur les populations d'oiseaux^{1,4}. En revanche, les chercheurs sur les grands ongulés se sont

traditionnellement davantage intéressés au rôle de la prédation en tant que facteur limitant des populations d'ongulés (voir l'analyse dans la Réf. 4). On s'est moins intéressé au rôle de la **disponibilité de la nourriture** en tant que facteur de régulation ou de limitation des populations de grands ongulés. Récemment, plusieurs études de population basées sur des enregistrements à long terme de la variation individuelle de la reproduction et de la survie ont été publiées, fournissant des résultats qui nous permettent d'examiner la capacité de l'hypothèse de Lack à expliquer les fluctuations de population chez les grands herbivores. **En particulier, nous sommes maintenant en mesure d'aborder une question importante en écologie des populations : un équilibre stable entre un herbivore et ses ressources alimentaires peut-il exister en l'absence de prédation ?**

Les écologistes accordent aujourd'hui une attention croissante à l'importance de la **stochasticité environnementale** dans la dynamique des populations^{2,3}. L'approche la plus courante consiste à estimer les variances environnementales à partir de séries temporelles, en utilisant des procédures d'estimation supposant l'absence d'erreur dans l'estimation de la population. Je soulignerai ici, à la lumière des résultats récents d'études à long terme, qu'une caractéristique particulière de la dynamique des populations d'ongulés est que l'on peut identifier des mécanismes qui expliquent comment la variation stochastique des conditions environnementales affecte les fluctuations de la taille des populations. Ainsi, les études individuelles sur les ongulés peuvent devenir particulièrement utiles pour surveiller les effets à long terme des changements dans l'environnement.

Variation stochastique et en fonction de la densité des variables démographiques

Mortalité

Une condition nécessaire à la régulation des populations est l'existence d'une « tendance au retour » (c'est-à-dire une tendance de la population à se rétablir après une légère perturbation s'éloignant de l'équilibre) dans la dynamique de la population par le biais d'une dépendance à l'égard de la densité²⁻⁴. Récemment, plusieurs études ont été publiées qui analysent des ensembles de données à long terme pour détecter la présence d'une dépendance à la densité dans les fluctuations de population d'espèces à durée de vie relativement courte (voir les analyses dans les références 2 à 4). Un résultat important de ces analyses est qu'il est difficile de détecter la dépendance à la densité, même lorsqu'elle existe³. Ce problème est dû au fait que la proportion d'études montrant une dépendance à la densité augmente souvent de façon spectaculaire avec la durée de la période de recensement. **Chez les espèces à longue durée de vie, telles que les ongulés, dont la fécondité et la mortalité dépendent fortement de l'âge, il sera probablement encore plus difficile de mettre en évidence des effets significatifs dépendant de la densité par des analyses statistiques de ces séries temporelles que pour la plupart des espèces à courte durée de vie^{3,4}, car ces effets spécifiques à l'âge sont susceptibles d'entraîner des retards dans la réponse de la population dépendant de la densité et donc d'augmenter encore la durée de la période d'étude nécessaire pour détecter la dépendance à l'égard de la densité.** Par exemple, lorsque la population d'orignaux (*Alces alces*) de l'Isle Royale, MI, USA, a été modélisée à l'aide d'une équation différentielle à retardement, des retards de 7 à 10 ans ont donné la meilleure description des fluctuations de la taille de la population (mais voir Réf. 6). De même, le taux de recrutement du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) a montré un décalage de 3 ans par rapport aux variations de la densité de la population⁷. Messier⁸, cependant, a pu montrer des effets dépendant de la densité sur la taille d'une petite population de caribous (*Rangifer tarandus*). Aucun effet significatif de dépendance

directe à la densité n'a été constaté dans le troupeau d'Avalon, beaucoup plus important, qui est passé de 71 à 5782 animaux au cours de la période étudiée.

Selon l'hypothèse de Lack, chez les ongulés des zones tempérées, on s'attend à ce que les pertes les plus importantes se produisent en hiver en raison d'une limitation des ressources liée à la densité. Chez le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), les principales pertes de mortalité liées à la densité se produisent chez les faons au cours de leur premier hiver (Tableau 1). Ce schéma a été constaté dans trois études différentes de l'espèce en Europe et en Amérique du Nord. La mortalité des adultes ne dépend pas de la densité. Dans une population insulaire évangélique de moutons de Soay (*Ovis aries*), la dépendance à l'égard de la densité a été observée dans tous les groupes d'âge, mais elle était plus forte chez les agneaux, comme dans le cas du cerf élaphe.

Tableau 1. Variation annuelle du taux de mortalité à différents âges des espèces d'ongulés en relation avec la variation de différentes variables indépendantes significatives de la densité et de la densité de la population

Species	Locality	Mortality	Density-independent variable	Correlation with population density ^a	Refs
<i>Cervus elaphus canadensis</i>	Yellowstone, USA	Neonatal mortality rate ^b Winter calf mortality rate		P^{***} P^{***}	9
	Wyoming, USA	Female calf survival rate Adult female survival rate	July temperature November precipitation Jan and May temperature July precipitation	P^* 0	10
<i>Cervus elaphus elaphus</i>	Rhun, UK	Summer calf mortality rate Winter calf mortality rate Yearling mortality rate Adult survival rate		0 P^{**} P^* 0	6,11,12
	Glenties, UK	Calf mortality rate	Mean daily temperature in spring ^c Number of days with snow lie in March–April	0	13 12
<i>Ovis aries</i>	St Kilda, UK	Neonatal mortality rate Lamb winter mortality rate Yearling winter mortality rate Adult winter mortality rate		P^{***} P^{**} P^* P^*	14 15
		<i>Rangifer tarandus</i>	Hardangervidda, Norway	Neonatal mortality rate First year winter mortality rate Adult mortality rate	0 P^{***} 0
<i>Saiga tatarica</i>	Kalmykia, Kazakhstan	Juvenile mortality rate Adult mortality rate	Summer precipitation Winter severity Summer precipitation Winter severity		17
<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	Kruger National Park, South Africa	Calf mortality rate Yearling mortality rate Adult female mortality rate	Wet season rainfall Dry season rainfall previous year Wet season rainfall Wet season rainfall previous year Wet season rainfall	0 ^d 0 0 0 0	18
		<i>Syncerus caffer</i>	Serengeti, Tanzania	Calf mortality rate ^e Adult mortality rate	0 P^*

^a $P =$ a significant positive correlation. 0 = no significant correlation. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.
^bThe 'key factor'.
^cThe mean daily temperature in April and May in the cohort's year of birth.
^dCalf survival was negatively correlated by population biomass and positively correlated with rainfall in a multiple regression.

Certaines données suggèrent que la mortalité des veaux en fonction de la densité est moins prononcée chez les ongulés tropicaux. La mortalité des veaux était indépendante de la densité tant chez le koudou (*Tragelaphus strepsiceros*)¹⁸ que chez le buffle africain (*Syncerus caffer*)¹⁹ (Tableau 1). En revanche, la mortalité des adultes était significativement inversement liée à la taille de la population chez le buffle africain (Tableau 1) et le gnou (*Connochaetes taurinus*)²⁰.

Cette différence entre les ongulés tropicaux et tempérés dans l'influence relative des facteurs indépendants et dépendants de la densité sur la survie peut cependant être artificielle, influencée par la prédation ou confondue par une interaction entre la densité de la population

et le climat sur la survie, en particulier au cours de la première année. Par exemple, même si la variation des précipitations annuelles explique une grande partie de la variance de la survie des veaux du grand koudou, l'effet dépend de la densité de la population¹⁸. Un schéma similaire peut également être observé chez le damalisque (*Domaliscus dorcas dorcas*), où la variation annuelle du pourcentage d'agnelage est liée aux précipitations avant la saison de reproduction et à la densité de la population²¹. Chez le cobe à oreilles blanches (*Kobus kob leucotis*) au Soudan, l'absence de précipitations pendant la saison des pluies a multiplié par quatre la mortalité des adultes par rapport à une année où la saison des pluies est humide²². De même, chez le cerf wapiti (*Cervus elaphus canadensis*) dans le Wyoming, aux États-Unis, le climat et la densité de population ont influencé le taux de survie des faons femelles (Tableau 1). Un schéma similaire a également été observé chez le cerf élaphe Écossais¹². Une influence plus complexe du climat sur la survie au premier stade de la vie a été démontrée chez le cerf élaphe de Rhum, au Royaume-Uni. Ici, la survie de la progéniture d'une cohorte jusqu'à l'âge de deux ans était liée au poids moyen à la naissance, qui à son tour était lié à la température printanière¹³.

Bien que la **fécondité** et la **mortalité** influencent la variation du taux de recrutement (nombre de faons par femelle), dans la plupart des cas, une telle variation est susceptible de refléter des différences dans la survie des faons. Une fois de plus, une forte interaction a été constatée entre les effets de la densité de population et les facteurs abiotiques sur le **taux de recrutement**. Le taux de recrutement a été influencé par une combinaison de la densité de population et de la sévérité de l'hiver chez le cerf de Virginie²³, le cerf wapiti²⁴ et la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*)²⁵. De même, chez le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*)²⁶, le cerf de Virginie²⁷, le cerf élaphe¹² et l'orignal²⁷, le ratio faon/femelle était fortement corrélé à la variation de la rigueur de l'hiver.

L'influence de la nourriture sur les pertes d'animaux peut également être examinée en comparant le taux de mortalité de populations vivant dans des environnements presque exempts de prédateurs et disposant de ressources différentes pendant la période de non-reproduction. Une comparaison entre différents troupeaux de rennes sauvages a révélé une relation entre le taux de survie des faons et la densité de la population²⁸, elle-même liée à la quantité de fourrage disponible à la fin de l'hiver. En outre, les facteurs climatiques de l'été ont joué un rôle important dans la probabilité de survie des nouveau-nés. Le taux de survie des femelles adultes était cependant indépendant de la densité de la population hivernale. Une comparaison similaire entre différentes populations d'élans Norvégiens n'a révélé aucune relation entre la quantité de nourriture disponible en hiver et la mortalité des faons²⁹. En fait, la plupart des pertes se sont produites pendant la saison estivale sous forme de mortalité néonatale. Enfin, dans une comparaison entre une population d'ânes sauvages (*Equus asinus*) à forte densité et une population à faible densité, une plus grande proportion d'animaux est morte au cours de leur premier semestre de vie dans une population à forte densité que dans une population à faible densité³⁰.

En général, les pertes néonatales sont élevées chez les ongulés et peuvent être liées à un risque élevé de prédation par de grands prédateurs au cours des premières étapes de la vie du veau³¹, et ne sont donc pas liées à une limitation des ressources. Cependant, un taux de mortalité élevé des nouveau-nés peut également être constaté dans les populations d'ongulés qui ne sont pas exposées à la prédation des grands carnivores (Fig. 1). Dans deux des trois

cas où l'on disposait de données sur la variation saisonnière de la mortalité au cours de la première année de vie, les pertes étaient plus importantes en été (Fig. 1) qu'en hiver. En outre, parmi les rennes introduits en Géorgie du Sud, la majorité des faons sont morts pendant l'été³³. En particulier, la période juste après le vêlage semble être critique, et peut également être liée aux conditions météorologiques pendant cette période²⁹. Cela montre que la prédation n'est pas nécessaire pour les pertes néonatales importantes chez les ongulés et que la régulation ou la limitation de la population (voir Réf. 4 pour la définition) par les pertes de juvéniles peut se produire malgré l'absence de grands prédateurs.

En résumé, la mortalité des ongulés en dehors de la saison de mise bas est souvent liée à une combinaison de densité-dépendance et de variation stochastique du climat (Tableau 1). La **stochasticité** de l'environnement et la densité dépendance agissent souvent pendant cette période de l'année par un effet commun sur l'approvisionnement en ressources (voir aussi Réf. 4), comme le prévoit l'étude de Lack sur la régulation de la population dans un environnement saisonnier. Il est à noter que chez certaines espèces tempérées (Tableau 1), des pertes substantielles peuvent se produire également pendant la partie favorable de la saison, même en l'absence de prédation. Des données supplémentaires sont nécessaires (1) sur l'influence des conditions climatiques, (2) sur l'ampleur de ces pertes et (3) sur l'interaction entre les pertes dues à la prédation et le climat.

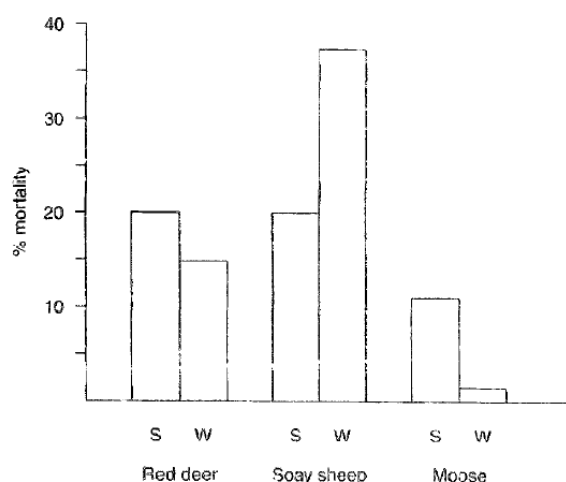


Fig. 1. Variation saisonnière du taux de mortalité au cours de la première année de vie chez le cerf élaphe (*Cervus elaphus*)³², le mouton de Soay (*Ovis aries*) et l'élan de Norvège (*Alces alces*)²⁹. Les données sont collectées dans des environnements où la présence de prédateurs est nulle ou très faible

Fécondité

Une influence de la densité de population a été constatée sur le taux de fécondité chez le cerf élaphe et le mouflon de Say (Tableau 2). **Chez ces deux espèces, l'âge à la maturité augmente avec la densité de population.** En outre, chez les cerfs élaphe du Rhum, le taux de gestation des biches était également plus faible à des densités élevées qu'à des densités faibles. Comme souvent chez les grands mammifères³⁷, les effets de la densité chez les moutons Say sont apparus principalement à des tailles de population **très élevées**¹⁵.

Les conditions climatiques exercent une forte influence sur le taux de fécondité chez le cerf élaphe ainsi que chez d'autres ongulés des régions tempérées (Tableau 2). En particulier, les conditions climatiques du printemps ou de l'hiver sont particulièrement importantes pour l'âge de la maturité. Par exemple, dans le sud de la Norvège, les femelles élans sont devenues

matures beaucoup plus tôt après deux hivers sans couverture neigeuse²⁹. Un **retard de maturité** a également été constaté dans une population de chèvres de montagne vivant dans des conditions environnementales hivernales difficiles³⁶. Les études comparatives sur les cerfs rouges en Écosse et en Norvège montrent que la relation entre les facteurs dépendants et indépendants de la densité peut varier d'une population à l'autre. **Bien que les conditions climatiques du printemps soient généralement importantes pour l'âge à la maturité, la taille de la population pourrait également expliquer une proportion supplémentaire significative de la variance de l'âge à la maturité sur le Rhum**³⁵. Cette différence peut être liée à des aires de répartition estivales ou hivernales plus pauvres sur Rhum qu'en Norvège. Ainsi, les effets du climat et de la densité de population sur le taux de fécondité des ongulés agissent principalement par le biais de leurs effets sur le développement précoce.

Tableau 2. Variation annuelle des variables affectant le taux de fécondité des espèces d'ongulés en relation avec la variation de différentes variables indépendantes de la densité et de la densité de la population

Species	Locality	Demographic variable	Density-independent variable	Significant correlation with population density ^a	Refs
<i>Alces alces</i>	Åsnes, Norway	Age at maturity	Mean winter snow depth		29
<i>Cervus elaphus canadensis</i>	Yellowstone, USA	Calving production	0	9	
<i>Cervus elaphus elaphus</i>	Rhum, JK	Fecundity of 3-year old		decreases ^b	6,13,34
		Fecundity of milk hinds		decreases ^b	
		Fecundity of yield hinds		0	34
		Age at maturity	No. of days with snow April mean daily temperature	increases	6,35
	Norway	Age at maturity	Accumulated day degrees in May and June		35
<i>Ovis canadensis</i>	Alberta, Canada	Age at maturity		increases ^c	36
<i>Ovis aries</i>	St Kilda, UK	Age at maturity		increases ^d	6,15
		Proportion of females calving		0	
<i>Saiga tatarica</i>	Kalmykia, Kazakhstan	Age at maturity	Winter severity		17
		Fecundity rate	Summer precipitation		

^a0 = no significant correlation present.
^bP < 0.01.
^cP < 0.001.
^dP < 0.05.

Le mécanisme des changements démographiques : les effets de la taille corporelle

Une caractéristique unique de la dynamique des populations de grands ongulés est que la grande taille des individus de ces espèces permet d'identifier plus facilement le mécanisme à l'origine des changements démographiques que chez les espèces plus petites. **Chez plusieurs ongulés des zones tempérées, les changements de poids corporel affectent le taux de fécondité par le biais d'un début de reproduction dépendant de la taille** (par ex. références 19, 35, 38, 39). **Le poids corporel des jeunes diminue souvent avec la taille de la population, en particulier lorsque les effectifs sont très élevés**³⁹. Cela peut entraîner un retard dans l'âge de la maturité à des densités élevées. Cependant, ce début de maturité dépendant de la taille peut entraîner des relations complexes entre la densité de la population, le poids corporel et l'âge de la maturité. **Plusieurs études indiquent un seuil de poids corporel pour le début de la maturation** (par exemple Réf. 36), tandis que d'autres suggèrent fortement une relation plus continue entre la probabilité de maturation sexuelle et le poids corporel (par exemple Réf. 29). En outre, des études à long terme de la variation annuelle du poids corporel ont

indiqué que ces variations sont liées à des variations stochastiques du climat estival et hivernal⁴⁰, probablement par le biais d'une influence sur la qualité ou la quantité de la nourriture^{35,41}.

Ainsi, la suggestion de Lack¹ selon laquelle la fécondité est surtout influencée par des facteurs indépendants de la densité, par exemple liés à la qualité du domaine vital, est aujourd'hui fortement étayée chez les ongulés. En fait, le poids corporel des jeunes orignaux, et donc leur âge à la maturité, est lié à la biomasse des plantes alimentaires estivales favorables sur le domaine vital de la mère⁴¹. **Cependant, dans certaines populations, comme le cerf élaphe de Rhum⁶, la fécondité peut également être fortement influencée par la densité de la population.**

Corrélat démographiques avec les fluctuations de population : analyse des facteurs clés

Nous avons désormais la preuve que les fluctuations des populations d'ongulés sont fortement influencées par les conditions qui prévalent à la fois pendant la saison de reproduction et en dehors de celle-ci. L'analyse des **facteurs clés**⁴ est une technique couramment utilisée pour examiner quantitativement l'effet des changements de différentes variables démographiques, à différents stades de la saison, sur les fluctuations de la population, en particulier dans les études sur les invertébrés. Cette méthode suppose que les différences de taille de la population peuvent être interprétées comme des changements dans la mortalité à différents stades de la saison. La mortalité pendant un intervalle (le facteur- k) est exprimée comme le \log_{10} du rapport de la taille de la population avant et après la période pendant laquelle la mortalité s'est produite. Les sous-mortalités distinctes $k_1 \dots k_n$, s'additionnent pour donner la mortalité totale, K . Le coefficient de régression des différents facteurs- k sur K donne la contribution relative des sous-mortalités aux pertes totales. En outre, la relation entre les différents facteurs- k et la densité de population peut également indiquer à quel stade du cycle de vie la régulation de la population est la plus susceptible de se produire.

Malheureusement, l'analyse des **facteurs clés** est basée sur plusieurs hypothèses qui ne sont pas vraiment remplies dans une population d'ongulés⁴². La population est supposée consister en générations discrètes, de sorte que les effets de la structure d'âge ne peuvent pas être évalués. Les erreurs dans les estimations de population ne sont pas indépendantes. En outre, l'interprétation de l'importance relative des différents facteurs- k peut être compliquée s'il existe une forte covariance entre eux.

Malgré ces faiblesses, des analyses de facteurs clés ont été menées dans quatre populations d'ongulés différentes : le cerf élaphe du Rhum³² et le cerf wapiti du parc national de Yellowstone⁹ (WY, USA), le mouton de Soay de St Kildals¹⁵ (UK) et le buffle d'Afrique du Serengeti¹⁹ (Tanzanie). Dans deux des études (mouton de Soay et cerf rouge), les pertes hivernales étaient le facteur clé, tandis que la perte de veaux néonataux et la mortalité juvénile étaient les **facteurs clés** dans les populations de wapitis et de gnous, respectivement. **Dans les quatre cas, la mortalité pendant la saison de non-reproduction dépendait de la densité.**

Dans son étude de l'influence de la dépendance de la densité sur la dynamique des populations de grands mammifères, Fowler³⁷ a présenté des preuves suggérant que le taux de croissance de la population de ces espèces n'était pas affecté par le nombre d'animaux

présents jusqu'à ce que la taille de la population s'approche de la capacité de charge. Chez le mouton de Say^{15,43} et le buffle d'Afrique¹⁹, les analyses des facteurs clés ont montré que les principaux effets de la densité de population se produisaient de manière non linéaire à des densités de population élevées. De même, chez le renne sauvage, la mortalité des adultes a d'abord augmenté lorsque les ressources alimentaires hivernales ont été gravement réduites en raison d'un surpâturage¹⁶.

Même si ces données semblent confirmer la conclusion de Fowler³⁷ selon laquelle les effets dépendant de la densité apparaissent principalement à des densités **très élevées**, cette interprétation est compliquée par un problème d'échelle dans la mesure de la dépendance à l'égard de la densité. La **capacité de charge** (c'est-à-dire la taille de la population lorsque le taux de croissance de la population $\lambda = 1$) est difficile à estimer à partir des données de terrain, surtout dans les populations structurées par âge. La relation entre le taux de croissance et la densité relative (par rapport à la capacité de charge) de la population est donc très difficile à estimer de manière quantitative. En fait, dans certaines des études énumérées dans les **Tableaux 1 et 2**, la **capacité de charge** n'a probablement pas été atteinte au cours de la période étudiée. Par exemple, pour le cerf élaphe à Rhum pendant la période 1971-1991, le logarithme du taux de croissance de la population λ était $r = 0,05871$ (Réf. 44), en supposant qu'il n'y avait pas de stochasticité environnementale. Cela peut signifier que la taille de la population n'était pas encore assez importante pour que les processus dépendant de la densité aient commencé à agir (voir ci-dessus). Un autre problème lié à l'étude de la dépendance de la densité chez les ongulés est que lorsque des données démographiques à long terme plus détaillées sont disponibles, les effets des facteurs indépendants de la densité peuvent être influencés par la densité de la population, par exemple chez le cerf élaphe^{13,44}, le wapiti²⁴, la chèvre de montagne³⁸ et le grand koudou¹⁸.

En **résumé**, les études basées sur l'analyse des **facteurs clés** suggèrent que, bien que les fluctuations des populations de grands ongulés soient le plus étroitement corrélées soit à la variation de la fécondité indépendante de la densité, soit à la variation des pertes dépendante de la densité, les populations sont régulées principalement par la mortalité dépendante de la densité en dehors de la saison de reproduction. Ainsi, ces quelques ensembles de données apportent un soutien supplémentaire à l'hypothèse de Lack.

Fluctuations de la population et variation spécifique à l'âge en démographie

Les effets d'une variation d'une variable démographique sur le taux de croissance d'une population structurée par âge peuvent être exprimés par la sensibilité (s_{ij}) et l'élasticité (e_{ij}) des valeurs propres de la matrice de projection de la population A à de petites variations de l'élément matriciel a_{ij} :

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \quad (1)$$

and

$$e_{ij} = \frac{\partial \log \lambda}{\partial \log a_{ij}} \quad (2)$$

où s_{ij} représente les effets d'un changement de l'élément a_{ij} de la matrice sur le taux de croissance de la population λ , et e_{ij} donne le changement proportionnel de λ résultant d'un

changement proportionnel de a . Ainsi, chaque e_{ij} donne la contribution relative de son élément a_{ij} , au taux de croissance de la population λ . Toutefois, ces calculs ne tiennent pas compte de la gamme des variations temporelles des paramètres. Une variation annuelle importante d'un élément ayant une faible sensibilité (ou **élasticité**) peut avoir une plus grande influence sur λ qu'une faible variation d'un élément très sensible ayant un faible coefficient de variation.

Une analyse de la variation par âge des valeurs s_{ij} et e_{ij} chez le cerf élaphe de Rhum⁴⁴ montre que le taux de croissance de la population est plus influencé (jusqu'à l'âge de 13 ans) par un changement de la valeur de la **survie** que de la **fécondité** (Fig. 2). En outre, les changements dans la survie au cours de la première période de la vie ont un effet beaucoup plus important que les changements plus tard dans la vie. Dans une analyse similaire d'une population de bouquetins Espagnols (*Capra pyrenaica*), des **élasticités** plus élevées ont été trouvées dans le taux de survie des adultes que dans la fécondité et la survie des juvéniles⁴⁵.

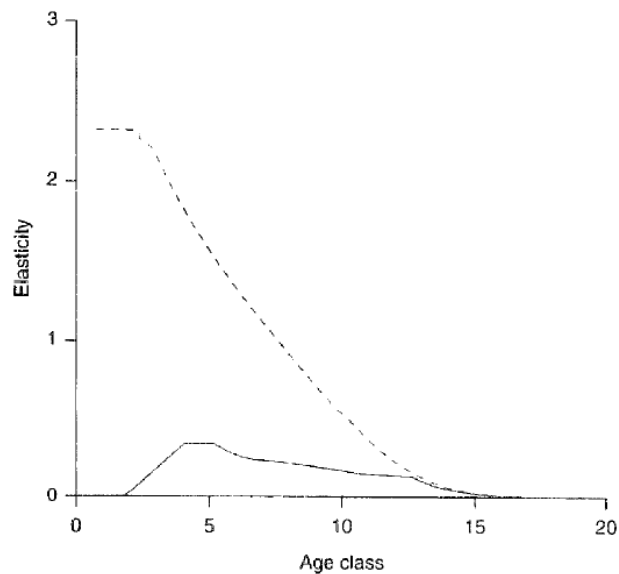


Fig. 2. Variation par âge des élasticités de la population de cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) sur Rhum pour la période 1971-1991. Ligne pointillée : **survie**. Ligne continue : **fécondité**. L'élasticité exprime le changement proportionnel du taux de croissance de la population pour un changement proportionnel donné du taux vital. Tiré, avec permission, de Ref. 44

Les calculs des **élasticités** et des **sensibilités** sont basés sur la valeur moyenne de la variable démographique. Pour évaluer l'effet de la variabilité environnementale sur le taux de croissance d'une population d'ongulés, Benton et al.⁴⁴ ont analysé la dynamique de la population de cerfs élaphe de Rhum à l'aide d'un **modèle stochastique** de population. Ils ont approximé le logarithme du taux de croissance de la population (a) comme :

$$a \approx \ln \lambda - \frac{\sigma_e^2}{\lambda^2}$$

où σ_e^2 est la variance environnementale et λ le taux de croissance à faible densité dans un environnement stable. Toutefois, cette approche ne permet pas de séparer les effets de la stochasticité démographique (σ_d) de ceux de la stochasticité environnementale. Pour les processus de diffusion, il est bien connu⁴⁶ que :

$$a = \ln \lambda - \frac{1}{2} \sigma_c^2 - \frac{1}{2} \frac{\sigma_d^2}{N}$$

Cela montre qu'à de petites tailles de population, comme dans la population de cerfs rouges de Rhum, le taux de croissance de la population est susceptible d'être influencé par la variance démographique d'une manière qui dépend de la densité. Ainsi, une évaluation correcte de l'impact de la **stochasticité** environnementale sur le taux de croissance d'une petite population doit également prendre en compte les effets de la densité de la population et de la variance démographique, en plus des variances de même nature.

Cycles de population et variation du cycle biologique

Les causes de la variation cyclique des densités de population font partie des problèmes les plus anciens de l'écologie des populations, qui remontent aux premiers écrits de Charles Elton. Les fluctuations de population des petits rongeurs, tels que le lemming Norvégien (*Lemmus lemmus*), ont fait l'objet d'une grande attention. Un grand nombre d'hypothèses ont été avancées pour expliquer les cycles de population chez les petits mammifères⁴⁷, que l'on peut diviser en deux groupes. Le premier groupe d'hypothèses explique les fluctuations de population par la variation d'un facteur extrinsèque, tel que la nourriture, la prédation, les agents pathogènes ou les parasites. En revanche, le second groupe d'hypothèses suppose que des informations sur le comportement social sont nécessaires pour comprendre la variation temporelle de la taille de la population. La variation des facteurs extrinsèques est traditionnellement considérée comme plus importante pour la fluctuation de la population des grands mammifères que pour celle des petits mammifères, alors que le comportement social est généralement considéré comme affectant fortement le modèle de fluctuation de la population des petits mammifères⁴⁸.

Il existe très peu de preuves empiriques suggérant que la variation d'un facteur (par exemple la nourriture) ou d'une combinaison de facteurs externes peut générer une variation cyclique de la taille des populations de grands ongulés. Les longs délais et la surcompensation dans la rétroaction dépendante de la densité^{5,43} ou la variation stochastique climatique⁴⁹ peuvent facilement générer d'importantes fluctuations de la taille des populations de grands ongulés, souvent de nature cyclique. Ainsi, un modèle de variation de la taille de la population semblable à une **éruption**, avec l'absence d'un équilibre stable dépendant des ressources, semble être caractéristique des fluctuations de la population de nombreux grands ongulés, du moins en l'absence de grands carnivores^{29,50}.

Dans une contribution importante, Clutton-Brock et al.⁶ ont proposé un mécanisme pour la variation cyclique de la taille des populations d'ongulés. Ils soutiennent que la variation spécifique à l'âge dans le fonctionnement d'une limitation des ressources dépendant de la densité peut générer de grandes différences dans le modèle de fluctuations de la population. En comparant les caractéristiques démographiques d'une population insulaire stable de cerfs rouges et d'une population cyclique de moutons de Say, ils montrent que la principale différence entre ces deux populations est l'absence de réduction de la fécondité en fonction de la densité chez les moutons de Say. Ce phénomène est lié à un âge de maturité très précoce et à la faible influence d'une reproduction réussie sur les performances reproductives futures. La modélisation bioénergétique montre que lorsque le nombre de moutons en automne

dépasse un total de 450 animaux (ou 190 femelles), il y aura une baisse rapide du poids corporel au cours de l'hiver, résultant d'une disponibilité réduite de végétation par individu. Cela entraînera l'épuisement des réserves de graisse chez de nombreux animaux, entraînant leur mort. Cela conduit à une forme de dépendance à la densité de type surcompensatoire⁴³. En revanche, chez le cerf élaphe, il y a une réduction de la fécondité dépendante de la densité en raison d'un âge de maturité retardé et d'un modèle de reproduction bisannuel à des densités élevées. **Le modèle bioénergétique** montre que les femelles qui ont réussi à élever un jeune sont incapables de retrouver une condition physique suffisante pour concevoir pendant le rut d'automne. En outre, chez le mouton Say, l'effet d'une population de taille élevée pendant l'hiver est renforcé par une forte mortalité néonatale l'été suivant¹⁴. Ce phénomène est probablement lié à une réduction de l'état corporel des mères en fonction de la densité. En revanche, chez le cerf élaphe, les pertes néonatales sont indépendantes de la densité et liées aux conditions météorologiques du printemps¹³.

Bien que cette hypothèse soit basée sur une comparaison de seulement deux populations de deux espèces différentes d'ongulés, elle contient plusieurs caractéristiques relatives aux différences générales entre les espèces **non cycliques** et **cycliques** (populations) : (1) la variation temporelle du taux de prédation n'est pas nécessaire pour générer des cycles ; (2) les différences dans la relation entre le taux de recrutement et la densité de la population conduisent à des fluctuations de la population avec différents degrés de cyclicité ; (3) l'effet dynamique de la population de la dépendance de la densité dépend de l'approvisionnement en ressources. Par exemple, l'effet stabilisateur de la dépendance à la densité sur la population de cerfs rouges de Rhum peut dépendre de la disponibilité relative des ressources sur cette île. S'il existe une telle relation entre **l'effet régulateur** de la dépendance à la densité et l'offre de ressources, la variation géographique du degré de cyclicité au sein des mammifères herbivores et entre eux peut être expliquée par la variation régionale de l'offre de nourriture disponible sans déduire la variation géographique des taux de prédation.

PERSPECTIVES

La dynamique des populations d'ongulés est caractérisée par une forte influence de facteurs indépendants de la densité. En particulier, les conditions climatiques estivales qui influencent la qualité ou la quantité de la nourriture estivale sont importantes pour le taux de fécondité. En outre, dans les zones tempérées, des conditions hivernales favorables, qui permettent aux femelles d'accéder facilement à une nourriture hivernale de haute qualité, améliorent également la fécondité.

Les conditions climatiques, tant en été qu'en hiver, ont un effet sur la croissance corporelle, qui influe ensuite sur l'âge de la maturité. **Ainsi, les conditions de développement de la femelle au cours des premiers stades de sa vie (Tableau 2) sont susceptibles d'influencer fortement son succès reproductif tout au long de sa vie.**

À des densités de population élevées, la mortalité des animaux se produit principalement pendant la partie non reproductrice de la saison, en raison de l'influence du nombre d'animaux sur l'offre de ressources disponibles. Cependant, des facteurs indépendants de la densité pendant la saison de reproduction et la saison de non-reproduction sont également importants pour la mortalité.

Ces modèles ont plusieurs implications pour l'orientation des recherches futures sur la dynamique des populations d'ongulés :

- En l'absence de prédation, les **mécanismes de régulation** de la dynamique des populations de grands ongulés fonctionneront très lentement, ce qui se traduira par de longs temps de retour dans la dynamique des populations^{29,50}. Un **équilibre stable** entre les ongulés et leurs ressources sans prédation est donc peu probable^{29,49}. Par conséquent, les grandes fluctuations de la taille de la population seront une caractéristique de la dynamique de la population d'ongulés². Cependant, l'examen statistique (cf. Réf. 2) des tendances de retour dans la dynamique de la population des grands ongulés nécessitera des séries temporelles très longues. Une approche complémentaire consisterait en des expériences de perturbation soigneusement planifiées sur les conséquences pour la dynamique de la population d'un grand changement dans la taille de la population⁹. En outre, nous avons fortement besoin d'analyses plus quantitatives pour établir comment la variation des différentes variables démographiques affecte les fluctuations de la taille de la population.

- La dépendance à l'égard de la taille se retrouve dans plusieurs variables démographiques, en particulier aux premiers stades de la vie. Cette dépendance à l'égard de la taille peut être la conséquence de différences dans la densité de la population et de variables indépendantes de la densité. La forme de cette relation entre le **poids corporel** et, par exemple, **l'âge à la maturité** est susceptible d'être soumise à une sélection naturelle intense. Il peut donc s'agir d'un système approprié pour étudier l'interaction entre les processus écologiques et évolutifs. En particulier, ce système peut convenir à l'étude des réponses du cycle biologique à la **stochasticité environnementale**.

- Le fort impact du climat sur les différentes variables démographiques des espèces tropicales et tempérées rendra les séries de données à long terme (notamment individuelles) sur la dynamique des populations très utiles pour documenter les effets d'un changement climatique. Le maintien de la continuité de ces séries de données doit donc être d'une importance capitale pour les différents organismes de financement de la recherche.

- Une utilisation durable des populations d'ongulés dépendra des stratégies de récolte qui incluent les effets de la stochasticité de l'environnement et de la dépendance de la densité⁵¹.

Acknowledgements

I am grateful to S.D. Albon, S. Engen, M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, A. Illius, N. Leader-Williams, A.R.E. Sinclair, E.J. Solberg and J. Swenson for valuable discussion or comments on previous versions. This work was supported by grants from the Norwegian Directorate for Nature Management and the Norwegian Research Council.

References

- 1 Lack, D. (1966) *Population Studies of Birds*. Clarendon Press
- 2 Turchin, P. (1995) **Population regulation: old arguments and a new synthesis**, in *Population Dynamics* (Cappuccino, N. and Price, P.W., eds), pp. 19–40, Academic Press
- 3 Murdoch, W.W. (1994) **Population regulation in theory and practice**, *Ecology* 75, 271–287
- 4 Sinclair, A.R.E. (1989) **Population dynamics of lemmings: temporal and spatial variation – an introduction**, in *Ecological Concepts* (Cherrett, J.M., ed.), pp. 197–241, Blackwell
- 27 McRoberts, R.E., Mech, L.D. and Peterson, R.O. (1995) **The cumulative effect of consecutive winters' snow depth in moose and deer populations: a defence**, *J. Anim. Ecol.* 64, 131–135
- 28 Skogland, T. (1985) **The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer**, *J. Anim. Ecol.* 54, 359–374
- 29 Sæther, B.E. *et al.* (1996) **Ecological correlates of regional variation in life history of a large herbivore, the moose *Alces alces***, *Ecology* 77, 1493–1506
- 30 Choquenot, D. (1991) **Density-dependent growth, body condition, and demography in feral donkeys: testing the food hypothesis**, *Ecology* 72, 805–813
- 31 Linnell, J.D.C., Aanes, R. and Andersen, R. (1995) **Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates**, *Wildl. Biol.* 1, 209–223
- 31 Clutton-Brock, T.H., Major, M. and Guinness, F.E. (1985) **Population regulation in male and female red deer**, *J. Anim. Ecol.* 54, 831–846

- 5 Peterson, R.O., Page, R.E. and Dodge, K.M. (1984) Wolves, moose and the allometry of population cycles, *Science* 224, 1350–1352
- 6 Clutton-Brock, T.H. *et al.* (1997) Stability and instability in ungulate populations: an empirical analysis, *Am. Nat.* 149, 195–219
- 7 Fryxell, J.M. *et al.* (1991) Time lags and population fluctuations in white-tailed deer, *J. Wildl. Manage.* 55, 377–385
- 8 Messier, F. (1991) Detection of density-dependent effects on caribou numbers from a series of census data, *Rangifer (Spec. Issue)* 7, 36–45
- 9 Houston, D.B. (1982) *The Northern Yellowstone Elk*, Macmillan
- 10 Sauer, J.R. and Boyce, M.S. (1983) Density-dependence and survival of elk in Northwestern Wyoming, *J. Wildl. Manage.* 47, 31–37
- 11 Clutton-Brock, T.H. *et al.* (1987) Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effects on juvenile survival, *J. Anim. Ecol.* 56, 53–67
- 12 Clutton-Brock, T.H. and Albon, S.D. (1982) *Red Deer in the Highlands*, BSP Professional Books
- 13 Albon, S.D., Clutton-Brock, T.H. and Guinness, F.E. (1987) Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation, *J. Anim. Ecol.* 56, 69–81
- 14 Clutton-Brock, T.H. *et al.* (1992) Early development and population fluctuations in Soay sheep, *J. Anim. Ecol.* 61, 381–396
- 15 Clutton-Brock, T.H. *et al.* (1991) Persistent instability and population regulation in Soay sheep, *J. Anim. Ecol.* 60, 593–608
- 16 Skogland, T. (1990) Density dependence in a fluctuating wild reindeer herd; maternal vs. offspring effects, *Oecologia* 84, 442–450
- 17 Milner-Gulland, E.J. (1994) A population model for the management of the saiga antelope, *J. Appl. Ecol.* 31, 25–39
- 18 Owen-Smith, N. (1990) Demography of a large herbivore, the greater kudu *Tragelaphus strepsiceros*, in relation to rainfall, *J. Anim. Ecol.* 59, 893–913
- 19 Sinclair, A.R.E. (1977) *The African Buffalo*, University of Chicago Press
- 20 Sinclair, A.R.E., Dublin, H. and Borner, M. (1985) Population regulation of Serengeti wildebeest: a test of the food hypothesis, *Oecologia* 65, 266–268
- 21 Novellie, P. (1986) Relationships between rainfall, population density and the size of the bontebok lamb crop in the Bontebok National Park, *S. Afr. J. Wildl. Res.* 16, 39–46
- 22 Fryxell, J. (1987) Food limitation and demography of a migratory antelope, the white-eared kob, *Oecologia* 72, 83–91
- 23 McCullough, D.R. (1979) *The George Reserve Deer Herd*, University of Michigan Press
- 24 Boyce, M.S. (1989) *The Jackson Elk Herd*, Cambridge University Press
- 25 Swenson, J. (1985) Compensatory reproduction in an introduced mountain goat population in Absaroka Mountains, Montana, *J. Wildl. Manage.* 49, 837–843
- 26 Pictou, H.D. (1984) Climate and the prediction of reproduction of three ungulate species, *J. Appl. Ecol.* 21, 869–879
- 37 Leader-Williams, N. (1988) *Reindeer on South Georgia*, Cambridge University Press
- 34 Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. and Guinness, F.E. (1987) Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer, *J. Anim. Ecol.* 56, 857–871
- 35 Langvatn, R. *et al.* (1996) Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore, *J. Anim. Ecol.* 65, 653–670
- 36 Jorgenson, J.T. *et al.* (1993) Effects of body size, population density, and maternal characteristics on age at first reproduction in bighorn ewes, *Can. J. Zool.* 71, 2509–2517
- 37 Fowler, C.W. (1981) Density dependence as related to life history strategy, *Ecology* 62, 602–610
- 38 Festa-Bianchet, M., Urcuhart, M. and Smith, K.G. (1994) Mountain goat recruitment: kid production and survival to breeding age, *Can. J. Zool.* 72, 22–27
- 39 Gaillard, J.M. *et al.* (1992) Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer, *Can. J. Zool.* 70, 1541–1545
- 40 Solberg, E.J. and Sæther, B.-E. (1994) Sexually selected characters as life history traits: annual variation in male body weight and antler size in moose (*Alces alces*), *J. Mammal.* 75, 1069–1079
- 41 Sæther, B.-E. and Heim, M. (1993) Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*): the effects of environmental variability, *J. Anim. Ecol.* 62, 482–489
- 42 Royama, T. (1996) A fundamental problem in key factor analysis, *Ecology* 77, 87–93
- 43 Grentell, B.T. *et al.* (1992) Overcompensation and population cycles in ungulates, *Nature* 355, 823–826
- 44 Benton, T.G., Grant, A. and Clutton-Brock, T.H. (1995) Does environmental stochasticity matter? Analysis of red deer life-histories on Rhum, *Evol. Ecol.* 9, 559–574
- 45 Escos, J., Alados, C.L. and Emlen, J.M. (1994) Application of the stage-projection model with density-dependent fecundity to the population dynamics of Spanish ibex, *Can. J. Zool.* 72, 731–737
- 46 Engen, S. and Lande, R. (1996) Population dynamic models generating species abundance distributions of the gamma type, *J. Theor. Biol.* 178, 325–331
- 47 Stenseth, N.C. and Ims, R.A. (1993) The regulation of animal populations, in *The Biology of Lemmings* (Stenseth, N.C. and Ims, R.A., eds), pp. 61–96, Academic Press
- 48 Caughley, G. and Krebs, C.J. (1983) Are big mammals simply little mammals writ large? *Oecologia* 59, 7–17
- 49 Caughley, G. and Gunn, A. (1993) Dynamics of large herbivores in deserts: kangaroos and caribou, *Oikos* 67, 47–55
- 50 Messier, F. (1994) Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose, *Ecology* 75, 478–488
- 51 Sæther, B.-E., Engen, S. and Lande, R. (1996) Density-dependence and optimal harvesting of fluctuating populations, *Oikos* 76, 40–46