Dépendance à la densité chez les ongulés : examen des causes et des concepts, avec quelques précisions

California Fish and Game 100(3):550-572; 2014

Density dependence in ungulates: a review of causes, and concepts with some clarifications

R. Terry Bowyer*, Vernon C. Bleich, Kelley M. Stewart, Jericho C. Whiting, and Kevin L. Monteith

R. Terry Bowyer, Department of Biological Sciences, Idaho State University, Pocatello, ID 83209, USA*

Vernon C. Bleich, Sierra Nevada Bighorn Sheep Recovery Program, California Department of Fish and Wildlife, 407 W. Line St., Bishop, CA 93514, USA

Kelley M. Stewart, Department of Natural Resources and Environmental Science, 1664 N. Virginia St, Mail Stop 186, University of Nevada, Reno, NV 89557, USA

Jericho C. Whiting, Gonzales-Stoller Surveillance, 120 Technology Drive, Idaho Falls, ID 83401, USA

Kevin L. Monteith, Wyoming Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Department of Zoology and Physiology, Dept. 3166, 1000 E. University Ave., University of Wyoming, Laramie, WY 82071, USA

Current address: Department of Biological Sciences, Idaho State University, Pocatello, ID 83209, USA (VCB)

**Correspondent: bowyterr@isu.edu*

Résumé

Comprendre la dynamique des populations d'ongulés n'est pas simple sur le plan **conceptuel**, en partie parce qu'il existe de nombreux **processus contre-intuitifs**. Nous tentons de démêler les concepts importants, notamment la dépendance à la densité, l'indépendance à la densité, la limitation, la régulation, la mortalité compensatoire et additive, et les forces descendantes par rapport aux forces ascendantes, en examinant comment ces idées sont liées à la capacité de charge (*K*) de l'environnement. Nous soutenons que les caractéristiques du cycle biologique des ongulés, sélectionnées par *K*, expliquent les principaux éléments de la dynamique de leur population. Ces attributs dépendants de la **densité** des ongulés nécessitent des stratégies de gestion différentes de celles utilisées pour les espèces dont les attributs sont principalement influencés par des processus indépendants de la densité. Nous proposons un cadre conceptuel pour aider à expliquer comment les processus dépendants de la densité peuvent être confondus avec ceux qui sont indépendants de la densité. Nous discutons également des raisons pour lesquelles le terme « **régulation** » est le terme approprié pour décrire la démographie des ongulés lorsque les facteurs limitants ont des rétroactions dépendantes de la densité. Nous soulignons que la densité en soi n'est pas utile pour comprendre la dépendance à la densité, mais que la taille de la population par rapport à *K* est le facteur critique. Les comparaisons entre populations ou au sein d'une population au fil du temps basées uniquement sur la densité sont erronées, car *K* n'est pas nécessairement constant et peut conduire à des résultats et des conclusions trompeurs. Le fait que la mortalité soit compensatoire ou additive dépend de la position de la population

par rapport à *K*, ce qui est extrêmement important pour déterminer si et quand le contrôle des prédateurs est biologiquement justifié. Nous proposons un modèle basé sur les caractéristiques du cycle biologique pour aider à paramétrer la position de la population par rapport à *K*, et discutons d'un nouveau modèle nutritionnel (capacité de charge nutritionnelle ; NCC) pour déterminer le degré relatif de mortalité compensatoire ou additive et la proximité d'une population par rapport à son approvisionnement alimentaire.

Mots clés : mortalité additive, mortalité compensatoire, démographie, dépendance à la densité, indépendance à la densité, forçage, caractéristiques du cycle biologique, limitation, prédation, régulation, ongulés

La dépendance à la densité est un élément essentiel pour comprendre l'écologie des populations de grands mammifères, ainsi qu'un principe bien établi (Caughley 1977 ; McCullough 1979, 1999 ; Fowler 1981 ; Kie et White 1985 ; Skogland 1985 ; Clutton-Brock et al. 1987 ; Boyce 1989, et bien d'autres). **Néanmoins**, le débat et la confusion persistent quant à la nature exacte de la dépendance à la densité et à son fonctionnement, ou son absence, dans les populations de grands mammifères (Fowler 1981, McCullough 1979, Mackie et al. 1990. Les malentendus abondent et proviennent en partie du fait que l'on ne reconnaît pas que la dépendance à la densité est à la fois une **caractéristique** du cycle biologique d'une espèce (Stearns 1977) et un **paramètre mesurable** des populations (Caughley 1977). Notre objectif est de clarifier bon nombre des idées fausses concernant le rôle de la dépendance à la densité dans la dynamique des populations d'ongulés, en nous appuyant largement sur nos expériences et publications précédentes.

Les **ongulés** (mammifères à sabots) présentent un ensemble complexe, mais **prévisible**, de caractéristiques du cycle biologique. Bien qu'il existe des variations entre les espèces (Feldhamer et al. 2007), en particulier chez les porcs (*Suidae*) et les pécaris (*Tayasuidae*), bon nombre de ces grands mammifères présentent un ensemble de **traits** qui les classent dans la catégorie des espèces *K*-sélectionnées (c'est-à-dire dépendantes de la densité et au cycle biologique lent) (Williams 1966 ; McCullough 1979, 1999). Par rapport à de nombreux petits mammifères, souvent qualifiés de sélectionnés *r* (c'est-à-dire indépendants de la densité et au rythme de vie rapide), les grands mammifères se caractérisent, outre leur grande taille, par une longue durée de vie, une faible mortalité adulte, une reproduction tardive, une petite taille des portées, un investissement maternel élevé dans les petits, l'itéroparité (efforts reproductifs multiples au cours d'une vie) et des taux de survie élevés, mais variables, des petits. Les individus des espèces qui présentent une forte dépendance à la densité peuvent également **sacrifier** la reproduction pour améliorer la survie des adultes (Martin et al. 2010, Monteith et al. 2014), ou faire un compromis entre la reproduction actuelle et future (Morano et al. 2013). Ces caractéristiques du cycle biologique entraînent des taux d'accroissement intrinsèques (*r*) faibles pour les populations par rapport à leurs homologues de plus petite taille (Stubbs 1977, Pianka 1983). En raison de ces caractéristiques du cycle biologique, les ongulés présentent des capacités concurrentielles remarquables, et la dynamique de leur population peut être fortement influencée par la concurrence intraspécifique, qui varie en fonction de la capacité de charge écologique (*K*) de l'environnement, un sujet sur lequel nous reviendrons plus tard. La courbe de croissance caractéristique du nombre d'individus au fil du temps pour ces grands mammifères dans un environnement constant serait en forme de S, atteignant une asymptote à *K*.

Les petits animaux sont plus susceptibles d'être affectés par des facteurs indépendants de la densité, leurs populations n'atteignant *K* qu'occasionnellement, sauf dans des situations environnementales inhabituelles ou dans des conditions contrôlées dans un cadre expérimental. Les mammifères présentant de fortes caractéristiques indépendantes de la densité ont tendance à être petits, à avoir une durée de vie courte, des taux de reproduction élevés et à ne se reproduire qu'une seule fois (semelparité ; Pianka 1983). Ces organismes ne sont généralement pas limités par la compétition intraspécifique ou les ressources disponibles dans l'environnement. Pour ces espèces, *K* est rarement atteint car leurs populations sont réduites (et peuvent s'effondrer) en raison de facteurs indépendants de la densité, tels que des conditions météorologiques extrêmes. Les espèces présentant des caractéristiques fortement indépendantes de la densité sont plus susceptibles de sacrifier leur survie au profit de la reproduction, car leur durée de vie courte empêche généralement tout compromis entre la reproduction actuelle et future (Ghalambor et Martin 2001). **En conséquence**, les organismes indépendants de la densité ont tendance à présenter une série de courbes de croissance en forme de J au fil du temps, avec des populations qui s'approchent rarement, voire jamais, de *K*. La phase **irruptive** de ces courbes en forme de J résulte d'une productivité élevée de la population et est associée à un *r* élevé. Bien sûr, cette dichotomie marquée ne s'applique pas à tous les organismes. Il existe un continuum d'espèces, avec leurs caractéristiques de cycle de vie associées, allant des espèces présentant une forte dépendance à la densité à celles affichant une indépendance claire à la densité (McCullough 1979). Même parmi les espèces d'ongulés et les paysages qu'elles occupent, la force de l'influence de la dépendance à la densité et la capacité à la détecter ne sont pas omniprésentes (McCullough 1999, DeYoung 2011).

Il n'est pas facile de démêler les effets des facteurs dépendants et indépendants de la densité sur les populations d'ongulés. Les effets indépendants de la densité peuvent être masqués dans les populations de la plupart des ongulés à **faible** densité, car les femelles sont en bonne condition nutritionnelle (Pierce et al. 2012). **Par conséquent**, la variance dans la plupart des mesures de productivité serait faible, car les individus sont bien protégés contre les extrêmes climatiques, les corrélations entre les conditions météorologiques et la productivité de la population étant généralement faibles (Milner et al. 1999, Kie et al. 2003). **À l'inverse**, les populations à **forte** densité et proches de *K* auraient une grande proportion d'animaux en mauvais état nutritionnel, et ces individus seraient mal protégés contre les effets des hivers rigoureux ou de la sécheresse (Monteith et al. 2014). Les populations à forte densité par rapport à *K* peuvent également être compromises sur le plan physiologique et donc plus sensibles aux maladies (Sams et al. 1996). La **variance** des mesures de performance de ces populations serait élevée, tout comme les corrélations entre les conditions météorologiques et la productivité de la population. Ce résultat s'explique par le fait que les animaux en mauvaise santé seraient plus susceptibles d'être aidés ou gênés par un climat variable que les individus en bonne santé (Kie et al. 2003), ou parce qu'une impulsion alimentaire de haute qualité associée à des conditions météorologiques optimales dans les climats arides favorise la productivité (Shea et al. 1992, DeYoung 2011). **Cependant**, à une densité suffisamment élevée par rapport à *K*, la dépendance à la densité peut l'emporter même sur des événements bénéfiques indépendants de la densité (Stewart et al. 2005). **De même**, une faible densité de population par rapport à *K* peut atténuer les effets néfastes du climat, notamment la sécheresse (McCullough 2001). Une circonstance dans laquelle la relation attendue entre une faible densité par rapport au *K* et une productivité élevée des ongulés peut ne pas se produire

est celle où une maladie a réduit l'état nutritionnel des individus. Même les populations à faible densité de mouflons d'Amérique (*Ovis canadensis*) peuvent présenter un mauvais état nutritionnel après avoir été infectées par des bactéries provoquant des maladies respiratoires à la suite d'un contact avec des moutons domestiques (Shannon et al. 2014). Notre argument est toutefois que les corrélations ne reflètent pas toujours les causes et les effets, et que les relations étroites entre la productivité des populations d'ongulés et les variables liées au climat peuvent être largement influencées par des **rétroactions** dépendantes de la densité, via des changements dans les ressources disponibles et le niveau de compétition intraspécifique pour ces ressources (Stewart et al. 2005, Monteith et al. 2014).

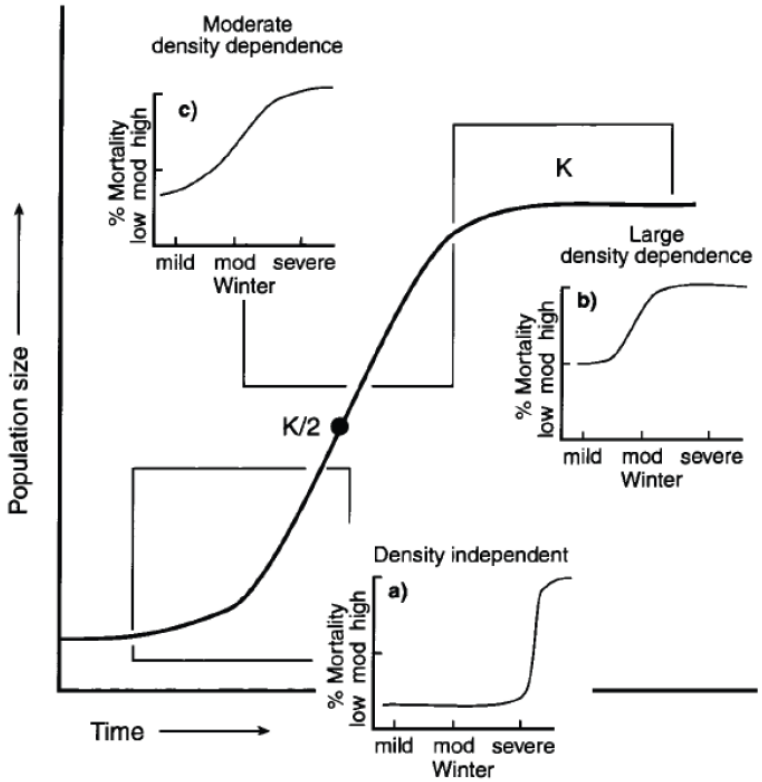

FIGURE 1. Modèle conceptuel illustrant les relations entre la densité de population des ongulés, la rigueur de l'hiver et le taux de mortalité hivernale. Des courbes représentatives sont fournies pour (**a**) les effets indépendants de la densité, (**b**) les effets fortement dépendants de la densité et (**c**) les effets modérément dépendants de la densité interagissant avec les conditions météorologiques hivernales. Les lignes autour des graphiques insérés indiquent la zone de la courbe de croissance (taille de la population au fil du temps) à laquelle chaque insertion correspond. La forme de la courbe de croissance de la population n'a pas besoin d'être symétrique pour que la relation postulée soit valable (d'après Bowyer et al. 2000)

Prenons l'exemple d'une population à **faible** densité par rapport à *K*, dans laquelle la disponibilité du fourrage est élevée et la concurrence intraspécifique faible. Les individus atteindraient un niveau nutritionnel élevé, ce qui se traduirait par un excellent état nutritionnel, notamment des **réserves de graisse élevées**, qui favoriseraient à leur tour un taux de reproduction et une survie élevée. Les hivers doux à modérés auraient peu d'influence sur la survie hivernale de ces animaux, car ils sont bien protégés contre ces événements climatiques grâce à leurs importantes réserves corporelles (Bowyer et al. 2000). Un hiver extrêmement rigoureux pourrait toutefois entraîner des taux de mortalité élevés, même chez les animaux en bonne condition nutritionnelle (Figure 1a).

Considérons maintenant une population **proche** ou égale à *K*. La compétition intraspécifique serait intense, la disponibilité de fourrage par individu faible et l'état nutritionnel médiocre. Dans de telles circonstances, même un hiver modérément rigoureux pourrait entraîner une mortalité hivernale élevée (Figure 1b). Bien que la mortalité causée par la rigueur de l'hiver soit généralement interprétée comme un facteur indépendant de la densité (Severinghaus 1947, Verme 1968, Bartmann et Bowden 1984), ces situations sont rarement totalement indépendantes de la densité, car les individus peuvent être protégés contre ces anomalies climatiques en fonction du niveau de dépendance à la densité qu'ils subissent (Figure 1c). Dans cet exemple, les processus dépendants de la densité produisent une relation quasi linéaire entre la mortalité et la rigueur de l'hiver, qui pourrait être interprétée à tort comme un effet fortement indépendant de la densité.

Les conditions hivernales peuvent interagir avec les processus dépendants de la densité, parfois avec des résultats imprévus. Mitchell et al. (2015) ont échantillonné la densité des mouflons de Dall (*Ovis dalli*) avant et pendant les prélèvements de loups gris (*Canis lupus*) et de coyotes (*C. latrans*) pendant 3 ans dans des zones adjacentes traitées (prélèvement de prédateurs) et de référence (pas de prélèvement de prédateurs). La densité des mouflons dans la zone de référence est restée similaire pendant trois ans, tandis que la densité des mouflons dans la zone où les canidés ont été chassés a considérablement augmenté. Au cours de la dernière année de l'étude, l'hiver a été marqué par des chutes de neige supérieures à la normale et la formation d'une croûte de neige. Les mouflons de la zone de référence (où les prédateurs n'ont pas été chassés) n'ont pas connu de changement de densité, tandis que la population de moutons de la zone de traitement s'est **effondrée** de manière spectaculaire. Les mouflons de la zone de traitement ont initialement bénéficié de la chasse des prédateurs, mais leur population s'est effondrée, apparemment en raison d'une combinaison de l'augmentation de la densité de population provoquée par l'élimination des prédateurs et d'un hiver rigoureux qui a suivi (Mitchell et al. 2015).

L'hiver a longtemps été au centre des préoccupations en matière de gestion et de recherche sur les populations d'ongulés, en particulier dans les environnements tempérés et arctiques (Mautz 1978, Bergman et al. 2015) ; **cependant**, de plus en plus de preuves indiquent que la qualité nutritionnelle des pâturages **estivaux** joue également un rôle essentiel dans la dynamique des populations (Cook et al. 2004, Stewart et al. 2005, Couturier et al. 2009, Monteith et al. 2013, Shallow et al. 2015, entre autres). Dans des expériences manipulatives distinctes, tout en maintenant constants les effets de l'hiver, Stewart et al. (2005) ont documenté les effets de la nutrition estivale sur les taux de gestation et l'état nutritionnel des wapitis d'Amérique du Nord (*Cervus elpahus*) en manipulant la densité de population, et Tollefson et al. (2010, 2011) ont démontré les effets de la nutrition estivale sur la reproduction des cerfs mulets adultes (*Odocoileus hemionus*) et sur la croissance et la survie des jeunes cerfs mulets en manipulant leur régime alimentaire estival. **Néanmoins**, les contributions nutritionnelles des aires de répartition saisonnières ne sont pas indépendantes, car les effets de report, notamment l'approvisionnement des jeunes, influencent l'état nutritionnel d'un individu entrant dans la saison suivante (Bardsen et Tveraa 2012 ; Monteith et al. 2013, 2014). **Par conséquent**, la question de savoir quelle aire de répartition saisonnière est la plus importante est probablement sans objet, car la force de l'une peut aider à compenser les faiblesses de l'autre - elles sont donc toutes deux importantes (Kie et al. 2003, Monteith et al. 2013).

Les généralisations et les exemples précédents concernant les stratégies de cycle biologique et la dynamique des populations d'ongulés sont au cœur des **malentendus** concernant la démographie, la conservation et la gestion des grands mammifères. Les **environnements variables** ont rarement la capacité de soutenir le même nombre d'animaux sur une base annuelle, ce qui brouille les interprétations et les alternatives de gestion qui en découlent (Mackie et al. 1990, DeYoung 2011, Pierce et al. 2012, Monteith et al. 2014). **Par conséquent**, le nombre d'animaux par rapport à *K* détermine la productivité potentielle de la population ; des densités identiques de grands herbivores vivant dans un environnement variable peuvent présenter des mesures de productivité similaires ou différentes selon les conditions environnementales (Monteith et al. 2014). Il en résulte que la densité des animaux en soi ne peut être utilisée pour comparer directement la dynamique de différentes populations. C'est plutôt la **quantité relative de nourriture** par habitant qui influe sur l'état nutritionnel des individus. **Ainsi**, le nombre d'animaux par rapport à *K* détermine la productivité potentielle d'une population (Caughley et Gunn 1993, Bishop et al. 2009, Pierce et al. 2012, Monteith et al. 2014). **En effet**, la recherche de relations directes entre les mesures de la productivité et la densité peut donner des résultats erronés dans des environnements variables, même lorsque des processus fortement dépendants de la densité sont à l'œuvre (Pierce et al. 2012 ; Stars et al. 2014, 2015). À moins que les conditions environnementales restent constantes, ce qui est rarement le cas, les études qui cherchent à comparer la productivité des populations d'ongulés sur la seule base de la densité sont logiquement erronées et risquent de fournir des résultats trompeurs ou peu fiables. **De même**, la densité peut être un indicateur trompeur de la qualité de l'habitat (Van Horne 1983).

La **dépendance à la densité** chez les ongulés se manifeste par des changements dans les taux vitaux, qui dépendent de la position de la population par rapport à *K*. En effet, ces changements dans les taux vitaux par rapport à *K* se produisent souvent selon un schéma prévisible avec l'augmentation de la taille de la population, conséquence d'une stratégie de cycle de vie conservatrice : diminution de la survie des jeunes, augmentation de l'âge à la première reproduction, réduction du taux de fœtus, réduction du taux de gestation et réduction de la survie des adultes (Gaillard et al. 2000, Eberhardt 2002, Bonenfant et al. 2009, Monteith et al. 2014), qui peuvent tous avoir une incidence sur *r*. **En particulier**, le taux de recrutement (le nombre de jeunes recrutés par adulte) varie selon une fonction linéaire inverse, ou relativement linéaire, de la taille de la population (McCullough 1979, 1999), le taux de recrutement étant le **plus élevé** lorsque la taille de la population est faible par rapport à *K*, et le **plus faible** lorsque la taille de la population est élevée par rapport à K (Figure 2).

De plus, le taux de recrutement varie en fonction des changements de *K* au sein d'une population, de sorte que les modifications visant à améliorer l'habitat auront un effet prononcé près de *K*, mais une influence nettement moindre pour les populations à faible densité par rapport à *K*, où la prédation ou d'autres facteurs peuvent se produire et, par conséquent, où la concurrence pour la nourriture est faible et l'état nutritionnel élevé (Figure 2). Il est donc inapproprié de déduire que la dépendance à la densité ne fonctionne pas à faible densité par rapport à *K* simplement parce que cette variable est difficile à détecter, car il peut y avoir d'autres raisons pour lesquelles les réponses dépendantes de la densité ne sont pas facilement évidentes. Par exemple, les observations ont peut-être été faites sur une période trop courte pour identifier une tendance dans les taux de reproduction (McCullough 1990), les délais associés à la récupération des ressources ou les effets intergénérationnels ont

peut-être retardé une réponse dépendante de la densité (Fryxell et al. 1992, Monteith et al. 2009), ou la densité n'a peut-être pas suffisamment changé pour permettre de noter des différences dans cette variable au fil du temps, compte tenu notamment des difficultés à mesurer cette variable de manière fiable (McCullough 1990).

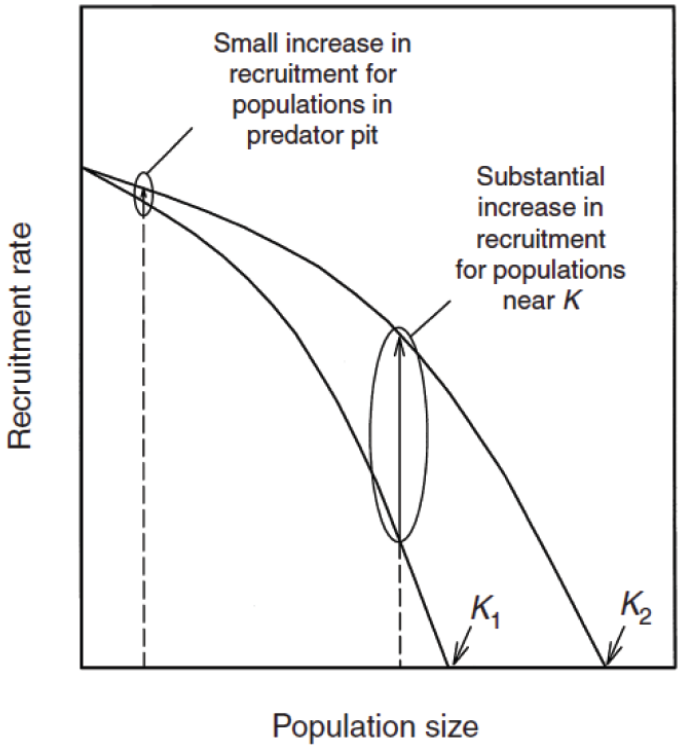

FIGURE 2. Variation du taux de recrutement (jeunes/adultes) avec l'augmentation de la taille de la population par rapport à *K*. Il convient de noter que pour les populations de petite taille (par exemple lorsque les populations d'ongulés sont maintenues à faible densité par la prédation), l'amélioration de *K* (c'est-à-dire le passage de K_1 à K_2) n'entraîne qu'une faible augmentation du taux de recrutement. On observe toutefois une augmentation considérable du taux de recrutement pour les populations initialement proches de K_1 (d'après Kie et al. 2003)

Les caractéristiques du cycle biologique liées à la dépendance à la densité parmi les populations d'ongulés se traduisent par un **continuum** de taux de reproduction qui varient en fonction de la taille de la population par rapport à *K*. **Cependant**, il peut être difficile de détecter les changements dépendants de la densité dans les paramètres démographiques d'une population particulière lorsque la densité est **faible** et que la productivité est élevée. Dans de telles situations, ces changements démographiques sont moins variables lorsque la densité varie. Les ajustements démographiques sont toutefois relativement faciles à détecter à des densités **élevées** par rapport à *K*, lorsque la productivité est faible et varie considérablement en fonction de la densité (Figure 3). Nous suggérons que la plupart des ongulés présenteront une réponse dépendante de la densité en raison de leurs caractéristiques uniques liées à leur cycle biologique, mais reconnaissons que, dans certaines conditions particulières, ce résultat peut être **difficile** à détecter.

Dans les environnements **arides** caractérisés par une faible productivité, mais où l'on trouve en abondance du fourrage de mauvaise qualité qui répond aux besoins d'entretien, les populations peuvent réagir de manière **négligeable** aux changements de densité. De grandes quantités de fourrage d'entretien permettent de maintenir les adultes en mauvaise condition nutritionnelle et potentiellement sur une large gamme de densités, mais ne fournissent pas suffisamment de ressources pour améliorer le recrutement des jeunes (Shea et al. 1992,

Owen-Smith 2002, DeYoung 2011). **Néanmoins**, des effets dépendants de la densité peuvent se produire à une densité très faible par rapport à *K* lorsque de petites quantités de nourriture de haute qualité sont disponibles de manière saisonnière, ou lorsque la densité augmente après plusieurs années de production fourragère optimale (McCullough 1999, De Young 2011). Au cours des années normales de production fourragère généralement peu productive, les populations peuvent fluctuer à la hausse et à la baisse sans signe apparent de dépendance à la densité en raison de l'importante base fourragère qui soutient l'entretien, mais pas la reproduction (De Young 2011).

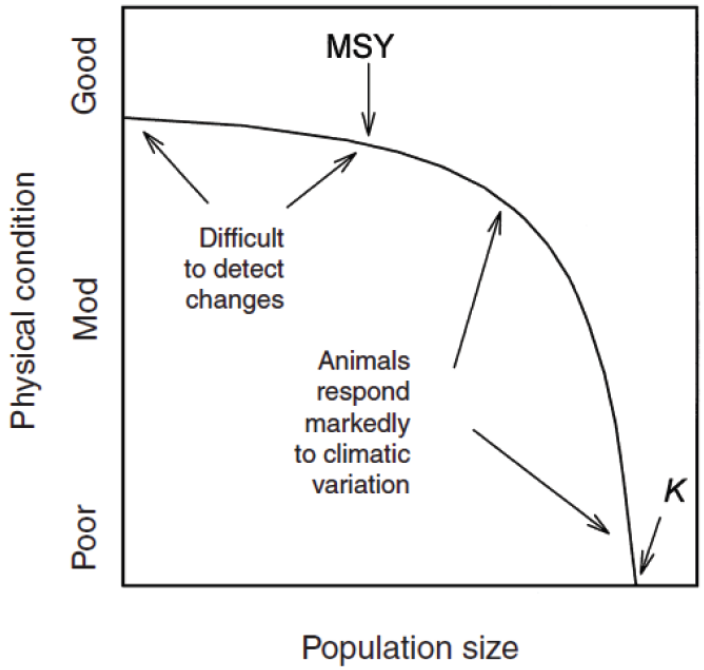

FIGURE 3. Relation entre l'état physique des ongulés et l'évolution de la taille de la population. Les changements dans l'état physique et leurs effets sur la reproduction et la survie peuvent être difficiles à détecter en dessous du rendement maximal durable (RMD), mais les changements entre le RMD et la capacité de charge (*K*) peuvent être marqués (d'après Kie et al. 2003)

Contrairement à la variation quasi linéaire du taux de recrutement avec l'augmentation de la densité, le nombre total de jeunes recrutés a une relation parabolique avec la taille de la population pour les ongulés, qui résulte du produit de la taille de la population et du taux de recrutement à différentes tailles de population (Figure 2, Figure 4). Des taux de recrutement très élevés ou très bas (Figure 2) entraînent un faible nombre de recrues, mais des niveaux intermédiaires de taux de recrutement et de taille de population donnent le plus grand nombre (Figure 4). Le point au sommet de la parabole est appelé rendement maximal durable (RMD) et correspond à la récolte annuelle maximale qu'une population donnée peut supporter sans être menacée d'extinction (McCullough 1979 ; Figure 4).

Plusieurs points critiques ressortent de ces modèles théoriques simples. **Premièrement**, les espèces présentant des caractéristiques fortement indépendantes et dépendantes de la densité nécessitent des stratégies de gestion différentes (McCullough 2001). Les courbes en J de l'abondance, indicatives de l'indépendance vis-à-vis de la densité, indiquent qu'il existe un surplus d'animaux qui périront même en l'absence de récolte ; **de plus**, la population rebondit chaque année après un effondrement. Ces animaux qui périront deviennent alors le « surplus exploitable » décrit par Leopold (1933) qui a été utilisé pour établir les réglementations en

matière de chasse (c'est-à-dire que le surplus détermine la récolte). Nous signalons toutefois que le concept de surplus exploitable a été critiqué par McCullough (1979) et Connelly et al. (2012). Pour les espèces dépendantes de la densité, la récolte détermine le surplus (McCullough 2001). Par exemple, si la population représentée dans la Figure 4 est proche de *K* et qu'elle est déplacée vers le MSY par la récolte d'animaux, le surplus augmente initialement jusqu'à ce que le MSY soit atteint, mais diminue par la suite. **En conséquence**, les grands ongulés en particulier ne peuvent pas être gérés efficacement en essayant de fixer les récoltes en fonction des surplus observés ; au mieux, cette gestion aboutit à une récolte très conservatrice. Si la population était proche de *K* et présentait un faible recrutement (Figure 4), la fixation d'un niveau de chasse faible entraînerait à nouveau un faible recrutement l'année suivante (toutes choses étant égales par ailleurs), et la chasse resterait bien en deçà de ce que la population est capable de supporter à long terme (McCullough 2001). Si une population est déjà au niveau ou proche du MSY, il est toutefois dangereux de supposer qu'une augmentation des prélèvements entraînera une augmentation du recrutement (Figure 4), car une telle gestion pourrait entraîner une baisse du nombre de recrues, ce qui est généralement le cas en cas de surexploitation. Cette situation ne signifie pas que les processus dépendants de la densité n'ont pas fonctionné, mais plutôt que la réponse dépendante de la densité en matière de recrutement n'a tout simplement pas été suffisante pour compenser une surexploitation soutenue.

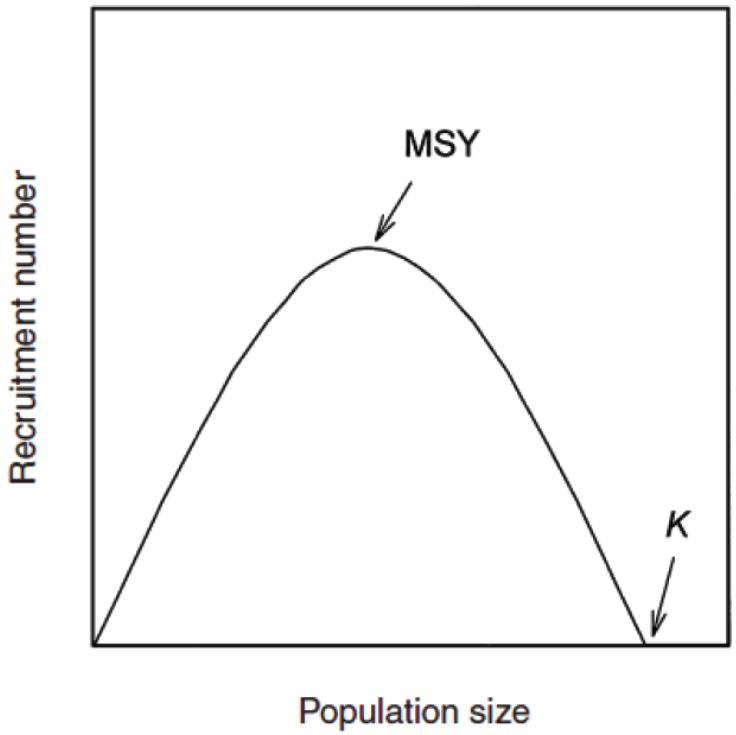

FIGURE 4. Relation parabolique entre le nombre de recrutements (c'est-à-dire le nombre de jeunes qui ont réussi à rejoindre la population) et la taille d'une population d'ongulés. Le MSY est le rendement maximal durable, c'est-à-dire le rendement maximal (ou autre mortalité) que la population peut supporter. La relation n'a pas besoin d'être symétrique pour déduire une dépendance à la densité (d'après Kie et al. 2003)

En outre, dans l'exemple susmentionné décrivant un environnement aride avec une nourriture abondante mais de mauvaise qualité pour l'entretien, une augmentation similaire des prises n'augmenterait pas la productivité si la réduction de la densité ne réduisait pas

simultanément la concurrence pour le fourrage et, par conséquent, n'entraînait pas une augmentation de la production (DeYoung 2011). Ce résultat variera bien sûr en fonction des types d'habitats et des espèces d'ongulés concernés ; la large distribution et la diversité des environnements habités par le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) offrent un bon exemple de cette variabilité (McCullough et al. 1999, DeYoung 2011). Une telle complexité renforce l'idée qu'il est nécessaire de bien comprendre la dynamique des populations pour aider à la mise en œuvre des stratégies de chasse.

Un autre mécanisme capable de réduire le *K* d'un habitat pour une espèce particulière est la **compétition interspécifique**. Les caractéristiques du cycle biologique des ongulés devraient les placer parmi les organismes les plus compétitifs (Stewart et al. 2002). **Cependant**, la plupart des études sur les ongulés déduisent la compétition à partir de la répartition des ressources (Putnam 1996). Des expériences manipulatives sont nécessaires pour démontrer sans équivoque la concurrence, mais celles-ci sont exceptionnellement difficiles à mener sur des animaux de grande taille et vagiles dans un environnement naturel (Stewart et al. 2002, 2011*a*). La concurrence peut être exploitative, lorsqu'un concurrent utilise des ressources, les rendant ainsi indisponibles pour un autre concurrent, ou impliquer une concurrence par interférence, dans laquelle un concurrent est empêché d'utiliser une ressource même si celle-ci n'est pas réduite en abondance par l'espèce concurrente. Ces deux mécanismes sont susceptibles de fonctionner chez les ongulés et pourraient réduire le *K* pour l'un ou les deux concurrents (Stewart et al. 2002, 2011*a*). Une **concurrence apparente** peut également se produire lorsque deux ongulés partagent un prédateur commun. Si l'un des ongulés est abondant et l'autre rare, le plus grand nombre de prédateurs soutenus par l'espèce la plus commune peut avoir une influence négative sur la population de l'ongulé plus rare lorsque leurs aires de répartition se chevauchent (Johnson et al. 2013). Les mécanismes qui sous-tendent la dynamique des populations d'espèces concurrentes d'ongulés restent toutefois les mêmes. La relation entre la taille de la population et *K* aide à déterminer la dynamique des deux populations.

Les espèces dépendantes de la densité peuvent également présenter une croissance **irruptive**, par exemple lorsqu'une population à faible densité rebondit rapidement vers *K* (Leopold 1943, Klein 1968, Forsyth et Caley 2006, Ricca et al. 2014). Ce phénomène se produit lorsqu'une population a été maintenue bien en dessous du MSY (par exemple, par la chasse), ce qui permet aux ressources alimentaires de s'accumuler (McCullough 1979). En l'absence de prélèvement ou en cas de réduction marquée des prélèvements, les populations réagissent par une croissance rapide vers *K* et un dépassement potentiel de *K*. Dans un tel cas, l'ampleur du dépassement de *K* sera liée à l'ampleur de l'accumulation des ressources ; et le degré **d'épuisement** des ressources et l'effondrement démographique qui s'ensuit dépasseront l'ampleur du dépassement de *K* (McCullough 1979, Person et al. 2001).

Une croissance **irruptive** des populations d'ongulés peut également se produire à la suite d'une nouvelle abondance de ressources résultant de la création de vastes zones de nouveaux habitats (McCullough 1979), de l'introduction d'ongulés dans de nouvelles zones ou de leur lâcher sur des îles sans prédateurs (Klein 1968, Ricca et al. 2014). Dans les exemples cités précédemment, un dépassement de *K* peut entraîner une diminution concomitante de *K* due au surpâturage et à la perte de qualité de l'habitat qui en résulte, conduisant ensuite à une baisse de la productivité (McCullough 1979 ; Stars et al. 2014, 2015). Les ongulés ont la

capacité d'avoir des effets néfastes ou bénéfiques sur les écosystèmes qu'ils habitent, qui sont largement liés à leur densité de population par rapport à *K* (Hobbs 1996 ; Cote et al. 2004 ; Stewart et al. 2006, 2009 ; Speed et al. 2010).

Un autre terme parfois utilisé à tort est celui de dépendance anti-densité (également appelée dépendance inverse à la densité). Ce terme a été appliqué correctement aux carnivores qui s'attaquent aux populations d'ongulés en déclin (Boutin 1992). Pour les populations d'ongulés elles-mêmes, **cependant**, on pense que ce processus se produit lorsque la croissance d'une population est facilitée par l'augmentation de la densité de population. Pour une population passant d'une faible densité à MSY (Figure 4), la population augmentera effectivement avec l'augmentation de la densité. Il s'agit d'une partie normale du processus dépendant de la densité ; il n'y a rien « d'anti » à cela. La population devrait augmenter du point MSY vers *K* (Figure 4) à mesure que la densité augmente pour que cela soit anti-dépendant de la densité (une situation qui, au mieux, est rare chez les ongulés). **L'effet Allee** (Allee 1938), selon lequel une population à une densité suffisamment faible facilite le déclin du taux de croissance (peut-être en raison d'un manque de facilitation sociale nécessaire à l'accouplement ou d'autres causes - Berec et al. 2007, McLellan et al. 2010), est un exemple pour lequel le terme peut être approprié. Hoffmann et al. (2010) ont noté qu'il existait certaines preuves d'un **effet Allee** chez le pronghorn (*Antilocapra americana*), et qu'il était pensé que celui-ci était produit par la variation des conditions des pâturages au fil du temps. **Cependant**, de tels changements dans les conditions des pâturages impliqueraient également des changements dans *K*, et donc une dépendance à la densité. Nous soutenons que le concept d'anti-dépendance à la densité est souvent mal utilisé, principalement en raison de l'incapacité à conceptualiser la nature parabolique de la courbe du nombre de recrutements (Figure 4) et sa relation avec la courbe plus linéaire du taux de recrutement (Figure 2). Rien de ce que représentent ces courbes ne peut être interprété comme une anti-dépendance à la densité. Stephens et Southerland (1999) passent en revue les circonstances dans lesquelles une dépendance inverse à la densité est supposée se produire sans invoquer les taux de prédation.

Une autre idée fausse concernant la dynamique des populations est liée à une caractéristique du cycle biologique des ongulés (Bleich et al. 1997, Barboza et Bowyer 2000, 2001 ; Bowyer 2004 ; Stewart et al. 2011*b*, 2015) : **la ségrégation sexuelle**. Les sexes des ongulés dimorphiques sont séparés spatialement pendant une grande partie de l'année, mais se regroupent pour s'accoupler. Cela signifie que ce sont les femelles, plutôt que les mâles, qui rivalisent le plus intensément avec les autres femelles et les jeunes pour les ressources pendant une grande partie de l'année, ce qui affecte leur état nutritionnel. **Par conséquent**, la composante féminine est plus étroitement liée à la dynamique globale d'une population (McCullough 1979). Parmi les espèces polygames présentant une ségrégation sexuelle, la chasse des mâles n'aura que peu d'effet sur le déplacement d'une population loin de *K* et, par conséquent, la réduction de la chasse des mâles n'aura que peu d'effet sur la croissance de la population (Freeman et al. 2014), car l'abondance des mâles a peu d'effet sur le recrutement des jeunes (McCullough 1979, 2001). **Néanmoins**, les mâles peuvent influencer la dynamique des populations d'ongulés dans certaines circonstances (Mysterud 2002), mais ces effets ne sont pas indépendants des processus dépendants de la densité et peuvent parfois être supplantés par ceux-ci. Les différences entre les sexes en matière d'utilisation de l'espace, de sélection de l'habitat et d'alimentation ont conduit les chercheurs à suggérer que les sexes

devraient être gérés comme s'ils étaient des espèces différentes (Kie et Bowyer 1999, Stewart et al. 2003, Schroeder et al. 2010, Whiting et al. 2010), et ont des implications importantes pour la conservation (Bleich et al. 1997, Rubin et Bleich 2005). **En effet**, il existe des exemples où une mesure de gestion prise pour bénéficier à l'espèce aide différemment un sexe au détriment de l'autre (Bowyer et al. 2001, Stewart et al. 2003).

Une autre difficulté dans la compréhension de la dynamique des populations d'ongulés réside dans la différence entre la mortalité **compensatoire** et la mortalité **additive** (McCullough 1979, Bartmann et al. 1992). Le concept de mortalité **compensatoire** a été introduit par Errington (1934), Errington et Hammerstrom (1935) et Errington (1946) sur la base de situations dans lesquelles on observait que les populations de proies perdaient chaque année ce qu'on appelait un surplus d'animaux. Dans le cas de la mortalité compensatoire, une source de mortalité compense une autre ; dans le cas de la mortalité **additive**, les effets des sources de mortalité s'additionnent. Les ongulés femelles tentent généralement de produire plus de descendants que l'habitat ne peut en supporter : les tentatives de recrutement dépassent les recrutements réels (McCullough 1979 ; Figure 5). La différence entre le nombre de tentatives de recrutement et les recrutements réels que l'habitat peut supporter est la composante de la mortalité qui est compensatoire (Monteith et al. 2014). **Autrement dit**, quelle que soit la cause immédiate de la mortalité (par exemple, la prédation, la malnutrition), les ressources étaient insuffisantes pour subvenir aux besoins des animaux qui n'ont pas survécu (Figure 5). **Par conséquent**, les conséquences de la mortalité et le degré de compensation ou d'addition de la mortalité résultent de la dépendance à la densité et de la limitation des ressources, l'augmentation des ressources par habitant réduisant les taux de mortalité naturelle et améliorant le potentiel de survie et de reproduction (Boyce et al. 1999).

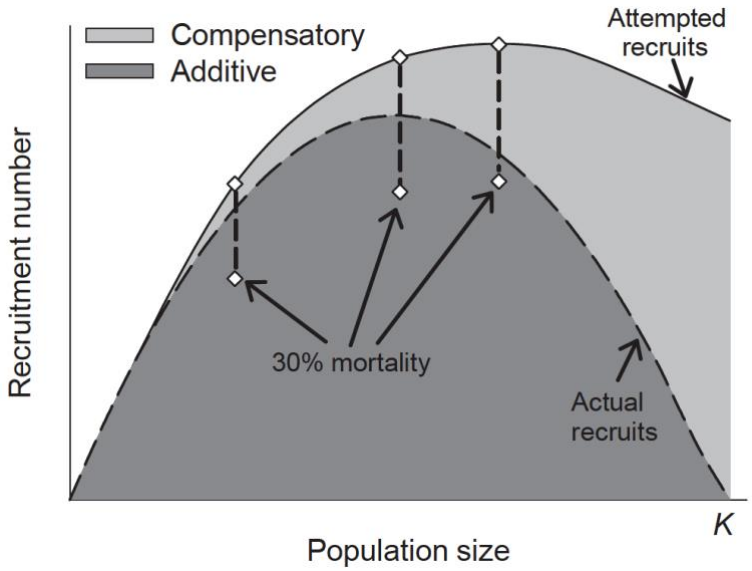

FIGURE 5. Évolution du nombre de recrutements et tentatives de recrutement avec l'augmentation de la taille de la population de femelles adultes d'ongulés. Les femelles tentent d'ajouter à la population plus de jeunes que ce que l'environnement peut supporter à des densités allant du rendement maximal durable (RMD) à *K*, où la mortalité devient de plus en plus compensatoire (une source de mortalité en remplace une autre). Les tentatives de recrutement de jeunes en dessous du MSY sont toutefois plus fructueuses, car les femelles sont en excellente condition nutritionnelle. Par conséquent, la mortalité est additive (une source de mortalité s'ajoute à une autre) (d'après Kie et al. 2003, Monteith et al. 2014)

Dans les populations à **faible densité** par rapport à *K*, les femelles sont dans un **état nutritionnel** amélioré et les ressources existent pour soutenir la plupart des recrues potentielles (en l'absence de prédation ou d'autres sources de mortalité), par rapport aux

populations proches de *K* où les femelles sont en mauvais état nutritionnel et où la plupart des recrues potentielles seront perdues parce que les ressources nécessaires pour les soutenir n'existent pas. Entre ces deux extrêmes, on observe un gradient de mortalité croissante qui est compensatoire à mesure que la limitation des ressources augmente parallèlement à la densité relative à *K* (Figure 5). **Par conséquent**, à moins qu'une population n'existe à l'un de ces deux extrêmes, les conclusions selon lesquelles toute la mortalité était soit compensatoire, soit additive, sont suspectes. En fonction de la proximité de *K*, la mortalité est compensatoire jusqu'à un certain point, les niveaux de mortalité plus élevés devenant de plus en plus additifs (Monteith et al. 2014). **En effet**, la mortalité compensatoire et additive peuvent toutes deux opérer, à des degrés divers, dans la même population (Pierce et al. 2012, Monteith et al. 2014). Un autre sujet de préoccupation est l'application des termes « compensatoire » et « additive » pour caractériser les contributions de la mortalité parmi différents prédateurs s'attaquant à la même population d'ongulés. Par exemple, tenter de différencier si la mortalité causée par certains prédateurs est compensatoire ou additive n'a aucun sens pour la dynamique des proies ongulées ; seule la relation entre la taille de la population et *K*, et donc le niveau de limitation des ressources, influe sur le degré d'additivité ou de compensation de la mortalité (Figure 5). Bien qu'un prédateur spécifique puisse avoir un plus grand potentiel d'effet additif que d'autres prédateurs - par exemple, les ours qui tuent les jeunes quelques jours après leur naissance, lorsque ces nouveau-nés sont les plus vulnérables (Bowyer et al. 1998, Zager et Beecham 2006, Monteith et al. 2014), c'est le potentiel nutritionnel de la population de proies pour recruter des jeunes, et non les prédateurs, qui détermine les conséquences de la mortalité (Bartmann et al. 1992, Tveraa et al. 2003, Monteith et al. 2014).

Les résultats de la mortalité compensatoire par rapport à la mortalité additive ont en effet des implications considérables pour l'interprétation des effets de la prédation sur les populations d'ongulés (Ballard et al. 2001). Par exemple, si un échantillon d'ongulés marqués par radio pour une population soumise à une forte régulation des ressources près de *K* indique que la mortalité des jeunes était en grande partie due à la prédation, la nécessité de contrôler les prédateurs au profit de la population d'ongulés serait nulle, car la plupart des jeunes n'auraient pas été recrutés dans la population et l'élimination des prédateurs aurait peu d'effet sur la population d'ongulés (c'est-à-dire que la plupart des mortalités étaient compensatoires ; Figure 5). **À l'inverse**, un taux de mortalité identique attribué à la prédation pour une population d'ongulés à faible densité (ou taille) par rapport à *K* conduirait à une conclusion très différente : cette mortalité serait en grande partie additive, car les ressources existaient pour soutenir la plupart des jeunes perdus à cause de la prédation. **Par conséquent**, le contrôle des prédateurs pourrait être biologiquement justifié (c'est-à-dire qu'au moins une partie de la mortalité était additive) si l'objectif de gestion était d'augmenter la population d'ongulés.

Les termes « **limitation** » et « **régulation** » ont suscité un débat considérable (Van Ballenberghe et Ballard 1994, Berryman 2004, White 2007). Pour qu'il y ait régulation, il doit y avoir une rétroaction dépendante de la densité (chez les proies, par exemple, à la suite de la prédation, ou des changements dans la taille de la population à la suite de la récolte) (Holling 1959). La limitation nécessite simplement la mort d'individus. **Par conséquent**, lorsque les facteurs de limitation agissent de manière dépendante de la densité, ils ont un effet régulateur et peuvent maintenir les populations à des densités inférieures à celles que leur habitat permettrait. La régulation peut donc impliquer un certain niveau d'équilibre

(entre prédateurs et proies, ou entre chasse et taille des populations), bien que cela soit rare et difficile à atteindre, parmi certaines populations d'ongulés (McCullough 1999). Par exemple, une fosse à prédateurs peut entraîner le maintien d'une population de proies à faible densité par une prédation dépendante de la densité (Gasaway et al. 1992, Person et al. 2001, Bowyer et al. 2005, Wittmer et al. 2005). L'influence omniprésente de la limitation des ressources dépendante de la densité sur les populations d'ongulés garantit que la limitation des ressources est un facteur de régulation.

Comme le montre notre discussion précédente, il est essentiel de déterminer où se situe une population d'ongulés par rapport à *K* pour comprendre sa dynamique, ce qui peut influencer les décisions en matière de conservation et de gestion. Il existe des modèles de régression (McCullough 1979) et des modèles basés sur le fourrage (Hobbs et Swift 1985), ainsi que plusieurs autres méthodes (telles que les séries chronologiques ; Boyce 1989, Beck et al. 2006, Forsyth et Caley 2006) permettent de paramétrer *K*, mais ces approches nécessitent beaucoup de données et sont souvent trop coûteuses ; il faut parfois de nombreuses années pour paramétrer les informations nécessaires (Bowyer et al. 2005, 2013 ; Monteith et al. 2014).

Les questions liées à la conservation et à la gestion des ongulés auraient probablement été résolues, pour le meilleur ou pour le pire, bien avant que la plupart des modèles susmentionnés puissent être correctement paramétrés (Bowyer et al. 2013). Entre-temps, des changements environnementaux ou liés à l'habitat auraient pu se produire, rendant potentiellement caduques les conclusions des modèles.

Nous recommandons plutôt d'utiliser un modèle basé sur les caractéristiques du cycle de vie des ongulés pour déterminer la position relative d'une population par rapport à *K* (Tableau 1). La variation de ces caractéristiques de population, selon que la population est proche ou éloignée de *K*, résulte de changements dans l'état nutritionnel des femelles en fonction de la disponibilité des ressources par rapport à la densité (Stewart et al. 2005). Cet ensemble de variables (Tableau 1), considéré dans son ensemble, peut fournir des informations précieuses sur la position de la population par rapport à *K*. **De même**, cette même approche peut être utilisée pour évaluer si la régulation ou la limitation de la population est descendante (c'est-à-dire due à la prédation) ou ascendante (c'est-à-dire due à la disponibilité des ressources) (Pierce et al. 2012). **En effet**, nous soutenons que cette approche est plus significative et moins difficile que la collecte de données sur les ratios prédateurs-proies ou les taux de mortalité, qui peuvent tous deux être trompeurs (Bowyer et al. 2013).

Le fait que la régulation soit descendante ou ascendante peut en fin de compte dicter des décisions de gestion importantes. Nous préférons le terme « forçage » plutôt que « régulation », car il permet aux effets descendants ou ascendants de changer dans une direction particulière en fonction de la taille de la population, mais sans exiger l'utilisation équilibrée du terme « forçage », ce qui évite également le débat sur la régulation et la limitation. **Cependant**, les jugements sur le forçage descendant ou ascendant ne peuvent pas être fondés uniquement sur les trajectoires démographiques. Des informations sur les caractéristiques du cycle biologique de la population d'ongulés (Tableau 1) sont nécessaires pour identifier ces différences (Pierce et al. 2012). **De plus**, le forçage descendant et ascendant peuvent tous deux agir sur la même population et changer d'amplitude au fil du temps (Pierce et al. 2012, Monteith et al. 2014). Cette approche d'évaluation des traits du

cycle biologique peut également être utilisée pour déduire le degré de régulation des proies par les prédateurs (Bowyer et al. 2013). Dans certains systèmes, les prédateurs peuvent maintenir les proies à une faible densité dans une fosse prédatrice où la réduction de la compétition intraspécifique se traduit par un bon état nutritionnel des proies, accompagné de changements dans les caractéristiques du cycle biologique (Gasaway et al. 1992, Person et al. 2001, Bowyer et al. 2005). Dans d'autres écosystèmes, **cependant**, les prédateurs peuvent être moins efficaces pour supprimer les populations de proies (Hurley et al. 2011). **Par conséquent**, les relations présentées dans le Tableau 1 peuvent offrir une alternative à d'autres mesures de la prédation pour évaluer si la régulation des ongulés est descendante ou ascendante (Pierce et al 2012, Bowyer 2013).

Tableau 1. Caractéristiques du cycle biologique des ongulés qui reflètent les différences relatives entre une population régulée par des processus descendants et une population régulée par des processus ascendants (d'après Bowyer et al., 2005, 2013)

Life-history characteristic	Top-down regulated	Bottom-up regulated
Physical condition of adult females	Better	Poorer
Pregnancy rate of adult females	Higher	Lower
Pause in annual reproduction by adult females	Less likely	More likely
Yearlings pregnant[a]	Usually	Seldom
Corpora lutea counts of adult females[a]	Higher	Lower
Litter size[a]	Higher	Lower
Age at first reproduction for females	Younger	Older
Weight of neonates	Heavier	Lighter
Mortality of young	Additive	Compensatory
Age at extensive tooth wear	Older	Younger
Diet quality	Higher	Lower

[a] Some species of ungulates may show limited variability in particular characteristics.

Le concept de **capacité de charge** (*K*) est au cœur de la plupart des modèles que nous avons examinés. **Contrairement** à certaines opinions, nous ne considérons pas *K* comme une notion vague (Macnab 1985), mais plutôt comme une notion essentielle pour comprendre la dynamique des populations d'ongulés. Nous reconnaissons néanmoins que *K* peut être facilement mal interprété, en particulier dans des environnements variables, et que son estimation peut être difficile (Monteith et al. 2014). La capacité de charge écologique (c'est-à-dire *K*) a traditionnellement été définie par le nombre d'animaux qu'une zone particulière peut supporter à l'équilibre (Caughley 1979, McCullough 1979). Des changements directionnels (augmentations ou diminutions) de *K* peuvent être provoqués par des perturbations des habitats (Holl et Bleich 2010, Holl et al. 2012), telles que la manipulation intentionnelle, les incendies, la sécheresse, le surpâturage ou les dépassements de *K*. Ces altérations de l'habitat peuvent entraîner des équilibres différents entre les ongulés et les zones qu'ils occupent, qui peuvent s'accompagner de fluctuations ou de décalages dans le temps du nombre d'ongulés et des influences dépendantes de la densité (McCullough 1999, Monteith et al. 2009, Pierce et al. 2012). **Cependant**, même en l'absence de changements directionnels de *K* au fil du temps, des fluctuations des populations peuvent tout de même se produire. Un tel résultat est dû à l'influence des conditions météorologiques sur l'approvisionnement alimentaire (ou, dans le cas d'une neige épaisse, également sur le bilan

énergétique) de ces grands herbivores. La gestion des populations d'ongulés sur la base de ces seules fluctuations se traduira toutefois par une récolte très conservatrice (McCullough 2001).

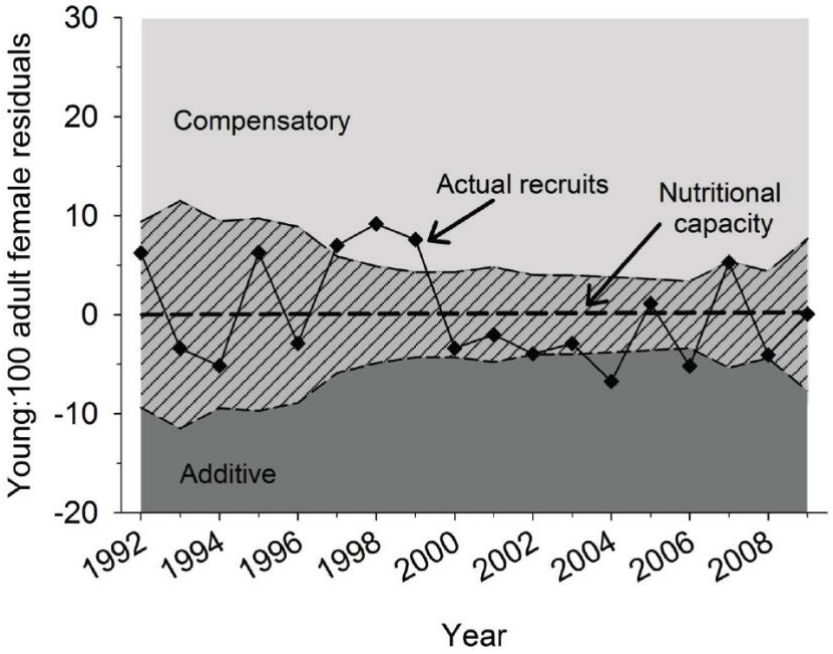

FIGURE 6. Résidus d'un modèle à effets mixtes utilisé pour prédire la **capacité nutritionnelle** des femelles cerfs mulets (*Odocoileus hemionus*) à recruter des jeunes par rapport aux tentatives de recrutement (basées sur les taux de fœtus) et aux recrutements observés (basés sur le ratio de jeunes par rapport aux femelles adultes) au fil du temps. Les résidus dans les ratios de jeunes par rapport aux femelles adultes supérieurs à ceux prévus (ligne pointillée) indiquent que la mortalité était compensatoire (gris clair) ; les ratios inférieurs à ceux attendus indiquent que la mortalité était additive (gris foncé). Le modèle comprenait les variables suivantes : moyenne de la graisse corporelle sans ingestion (IFBFat) en mars de l'année en cours, moyenne de l'IFBFat en mars de l'année précédente, moyenne de la masse corporelle en mars, taille moyenne de la portée, enneigement par habitant, précipitations estivales et température estivale. Les zones hachurées autour de la ligne prévue représentent des intervalles de confiance à 95% (d'après Monteith et al. 2014)

La **productivité** peut varier d'une année à l'autre en fonction des conditions météorologiques ; **ainsi**, le nombre net d'animaux que l'habitat disponible peut supporter fluctue sur une base annuelle. **Néanmoins**, ces changements à court terme dans la productivité de l'habitat, et par conséquent le degré de dépendance à la densité chaque année, rendent difficile la compréhension du rôle relatif de l'habitat et du nombre d'animaux qui peuvent être maintenus à long terme. Pour surmonter les difficultés liées à la paramétrisation de K dans un environnement variable, Monteith et al. (2014) ont proposé l'utilisation d'un nouveau modèle appelé « capacité de charge nutritionnelle indiquée par les animaux » (NCC). La NCC est paramétrée en fonction de l'état nutritionnel d'une population lorsque $r = 0$ (c'est-à-dire qu'il n'y a pas de changement de population), car l'état nutritionnel d'une population indique la position d'une population par rapport à son approvisionnement alimentaire actuel (Monteith et al. 2014). Une mauvaise condition nutritionnelle des animaux par rapport à ce seuil implique une population proche ou supérieure à la NCC, et pour laquelle les ressources nécessaires à une croissance durable de la population ne sont pas disponibles, par rapport à une population en relativement bonne condition nutritionnelle, ce qui est typique d'une population inférieure à la NCC et pour laquelle les ressources nécessaires à la croissance de la population existent. **En effet**, l'état nutritionnel d'une population à un moment donné intègre l'historique nutritionnel par rapport à la qualité et à l'abondance du fourrage en fonction de la densité et du report nutritionnel potentiel sur la saison suivante (Monteith et al. 2013). Non seulement cette approche fournit un outil

pratique pour évaluer la NCC, mais elle permet également d'examiner les conséquences de la mortalité sur la dynamique des populations (Figure 6), ce qui est essentiel pour la gestion des populations d'ongulés. Cette approche innovante permet une gestion plus complète des ongulés, car les processus dépendants de la densité et les fluctuations potentielles de l'approvisionnement alimentaire sont intrinsèquement intégrés dans l'état nutritionnel de la population concernée. Nous notons toutefois que la conservation et la gestion des ongulés peuvent nécessiter plus qu'une simple meilleure compréhension de leur dynamique démographique (Krausman et Bleich 2013).

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Nous soulignons l'importance de déterminer **où se situe** une population d'ongulés par rapport à la capacité de charge (*K*) afin de comprendre la dynamique et, par conséquent, la gestion et la conservation de cette population. Les processus dépendants de la densité sous-tendent l'état nutritionnel et les caractéristiques du cycle biologique des ongulés. Nous proposons une méthode qui intègre ces informations pour paramétrer la position d'une population par rapport à *K* (Tableau 1). Cette approche rentable peut également être utilisée pour aider à établir et à ajuster les objectifs de chasse de manière adaptative, et pour déterminer si la population est susceptible d'atteindre *K*.

Nous proposons une méthode qui intègre ces informations pour paramétrer la position d'une population par rapport à *K* (Tableau 1). Cette approche rentable peut également être utilisée pour aider à établir et à ajuster les objectifs de récolte de manière adaptative, et pour déterminer si la population pourrait être régulée par la prédation. Nous **avertissons** que ce qui semble être une régulation indépendante de la densité d'une population peut également comporter une forte composante dépendante de la densité, en particulier lorsqu'il existe des corrélations entre la productivité de la population et les variables météorologiques (Figure 1). Les comparaisons entre populations basées uniquement sur la densité peuvent être trompeuses, car *K* peut varier d'une population à l'autre indépendamment de leur densité. On a longtemps pensé que l'aire de répartition hivernale était le principal facteur influençant la productivité des populations d'ongulés dans les régions tempérées et arctiques. **Néanmoins**, l'importance de l'aire de répartition **estivale** a récemment été documentée : les deux aires de répartition saisonnières peuvent être essentielles pour déterminer la productivité des populations, et des effets de report sur l'état nutritionnel peuvent se produire d'une saison à l'autre.

Des stratégies de gestion différentes sont nécessaires pour les espèces dont les caractéristiques biologiques présentent des composantes indépendantes de la densité par rapport à celles qui dépendent de la densité. La récolte du seul **surplus** des populations fortement dépendantes de la densité lorsqu'elles sont proches de *K* (qui sera faible) entraîne un faible recrutement l'année suivante (Figure 4) et une gestion très conservatrice, si l'objectif est d'augmenter la récolte. Pour les ongulés dépendants de la densité, la récolte détermine l'excédent, et l'augmentation de la récolte jusqu'à atteindre le MSY augmentera continuellement le recrutement ; **cependant**, une récolte au-delà du MSY peut conduire la population à l'extinction (Figure 4). La récolte des seuls mâles n'aura que peu d'effet sur la dynamique des populations d'ongulés. Lorsqu'elles sont libérées de la récolte ou introduites dans de nouveaux environnements, les populations d'ongulés peuvent connaître une

irruption, avec un dépassement de *K* entraînant des dommages disproportionnés à l'habitat par rapport à l'ampleur du dépassement, une situation qui doit être évitée si possible. La création d'un nouvel habitat lorsque la population est à faible densité n'aura que peu d'effet sur l'augmentation de la reproduction, mais peut être une stratégie efficace lorsque la population est proche de *K* (Figure 2). Les sexes des ongulés sont généralement séparés spatialement en dehors de la saison des amours. Les mâles et les femelles choisissent des habitats différents, et une gestion efficace peut nécessiter de traiter les sexes comme s'ils étaient des espèces distinctes. Il existe des exemples où la manipulation de l'habitat a profité à un sexe au détriment de l'autre.

Il est essentiel de comprendre les différences entre la **mortalité compensatoire** (une source de mortalité compense une autre) et la **mortalité additive** (une source de mortalité s'ajoute à une autre) et la manière dont cela évolue avec l'augmentation de la taille de la population par rapport à *K* pour une gestion rationnelle des populations d'ongulés (Figure 5). La mortalité proche de *K* est principalement compensatoire, et la réduction des prélèvements ou de la prédation aura peu d'influence sur l'évolution de la taille de la population d'ongulés. **À l'inverse**, si une population est à faible densité par rapport à *K* (et que, par conséquent, la plupart des mortalités sont additives), les mêmes prélèvements ou pertes de population dues aux prédateurs pourraient avoir des conséquences désastreuses en réduisant encore la taille de la population. Dans de telles circonstances, le contrôle des prédateurs peut être biologiquement justifié. La relation entre la population d'ongulés et *K* est l'élément essentiel pour déterminer si la mortalité sera additive ou compensatoire. Le fait qu'un prédateur cause plus de mortalité additive qu'un autre n'a aucune importance pour la dynamique des populations d'ongulés. Ce qui est essentiel, c'est le nombre d'ongulés tués et la relation entre la population et *K*. **Enfin**, nous proposons une nouvelle méthode pour comprendre la variation annuelle de la capacité de charge nutritionnelle (NCC) d'une zone, ainsi qu'une technique permettant de déterminer si la mortalité est additive ou compensatoire (Figure 6). Cette méthode devrait être utile dans la gestion à long terme des populations d'ongulés, en particulier dans des environnements variables.

Literature Cited

Allee, W. C. 1938. Social life of animals. Norton, New York, New York, USA.

Ballard, W. B., D. Lutz, T. W. Keegan, L. H. Carpenter, and J. C. deVos, Jr. 2001. Deer-predator relationships: a review of recent North American studies with emphasis on mule and black-tailed deer. Wildlife Society Bulletin 29:99-115.

Barboza, P. S., and R. T. Bowyer. 2000. Sexual segregation in dimorphic deer: a new gastrocentric hypothesis. Journal of Mammalogy 81:473-489.

Barboza, P. S., and R. T. Bowyer. 2001. Seasonality of sexual segregation in dimorphic deer: extending the gastrocentric model. Alces 37:275-292.

Bardsen, J.-J., and T. Tveraa. 2012. Density-dependence vs. density independence—linking reproductive allocation to population abundance and vegetation greenness. Journal of Animal Ecology 81:364-376.

Bartmann, R. M., and D. C. Bowden. 1984. Predicting mule deer mortality from weather data in Colorado. Wildlife Society Bulletin 12:246-248.

Bartmann, R. M., G. C. White, and L. H. Carpenter. 1992. Compensatory mortality in a Colorado mule deer population. Wildlife Monographs 121:1-39.

Beck, J. L., J. M. Peek, and E. K. Strand. 2006. Estimates of elk summer range nutritional carrying capacity constrained by probabilities of habitat selection. Journal of Wildlife Management 70:283-294.

Bergman, E. J., P. F. Doherty, Jr., G. C. White, and A. A. Holland. 2015. Density dependence in mule deer: a review of evidence. Wildlife Biology 21:18-29.

Berryman, A. A. 2004. Limiting factors and population regulation. Oikos 105:667-670.

Bishop, C. J., G. C. White, D. J. Freddy, B. E. Watkins, and T. R. Stephenson. 2009. Effect of enhanced nutrition on mule deer population rate of change. Wildlife Monographs 172:1-28.

Bleich, V. C., R. T. Bowyer, and J. D. Wehausen. 1997. Sexual segregation in mountain sheep: resources or predation? Wildlife Monographs 134:1-50.

Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, T. Coulson, M. Festa-Bianchet, A. Loison, M. Garel, L. E. Loe, P. Blanchard, N. Pettorelli, N. Owen-Smith, J. Du Toit, and P. Duncan.

2009. Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. Advances in Ecological Research 41:313-357.

BOUTIN, S. 1992. Predation and moose population dynamics: a critique. Journal of Wildlife Management 56:116-127.

BOWYER, R. T. 2004. Sexual segregation in ruminants: definitions, hypotheses, and implications for conservation and management. Journal of Mammalogy 85:1039-1052.

BOWYER, R. T., J. G. KIE, D. K. PERSON, AND K. L. MONTEITH. 2013. Metrics of predation: perils of predator-prey ratios. Acta Theriologica 58:329-340.

BOWYER, R. T., D. M. LESLIE, JR., AND J. L. RACHLOW. 2000. Dall's and Stone's sheep. Pages 491-544 *in* S. Demarais and P. R. Krausman, editors. Ecology and management of large mammals in North America. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.

BOWYER, R. T., D. K. PERSON, AND B. M. PIERCE. 2005. Detecting top-down versus bottom-up regulation of ungulates by large carnivores: implications for conservation of biodiversity. Pages 342-361 in J. C. Ray, K. H. Redford, R. S. Steneck, and J. Berger, editors. Large carnivores and the conservation of biodiversity. Island Press, Covelo, California, USA.

BOWYER, R. T., B. M. PIERCE, L. K. DUFFY, AND D. A. HAGGSTROM. 2001. Sexual segregation in moose: effects of habitat manipulation. Alces 37:109-122.

BOWYER, R. T., V. VAN BALLENBERGHE, AND J. G. KIE. 1998. Timing and synchrony of parturition in Alaskan moose: long-term versus proximal effects of climate. Journal of Mammalogy 79:1332-1344.

BOYCE, M. S. 1989. The Jackson elk herd: intensive wildlife management in North America. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

BOYCE, M. S., A. R. E. SINCLAIR, AND G. C. WHITE. 1999. Seasonal compensation of predation and harvesting. Oikos 87:419-426.

CAUGHLEY, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. John Wiley and Sons, New York, USA.

CAUGHLEY, G., AND A. GUNN. 1993. Dynamics of large herbivores in deserts: kangaroos and caribou. Oikos 67:47-55.

COOK, J. G., B. K. JOHNSON, R. C. COOK, R. A. RIGGS, T. DELCURTO, L. D. BRYANT, AND L. L. IRWIN. 2004. Effects of summer–autumn nutrition and parturition date on reproduction and survival of elk. Wildlife Monographs 155:1-61.

COTE, S. D., T. P. ROONEY, J.-P. TREMBLAY, C. DUSSAULT, AND D. M. WALLER. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. Annual review of Ecology and Systematics 35:113-147.

CLUTTON-BROCK, T. H., M. MAJOR, S. D. ALBON, AND F. E. GUINNESS. 1987. Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effects on juvenile survival. Journal of Animal Ecology 56:53-67.

CONNELLY, J. W., J. H. GAMMONLEY, AND T. W. KEEGAN. 2012. Harvest management. Pages 202-231 *in* N. J. Silvy, editor. The wildlife techniques manual. 7th edition. Volume 2: management. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.

COUTURIER, S., S. D. COTE, J. HUOT, AND R. D. OTTO. 2009. Body-condition dynamics in a northern ungulate gaining fat in winter. Canadian Journal of Zoology 87:367-378.

DEYOUNG, C. A. 2011. Population dynamics. Pages 147-180 *in* D. G. Hewitt, editor. Biology and management of white-tailed deer. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.

EBERHARDT, L. L. 2002. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. Ecology 83:2841-2854.

ERRINGTON, P. L. 1934. Vulnerability of bobwhite populations to predation. Ecology15:110-127.

ERRINGTON, P. L. 1946. Predation and vertebrate populations. Quarterly Review of Biology 21:144-177.

ERRINGTON, P. L., AND F. N. HAMERSTROM, JR. 1935. Bob-white winter survival on experimentally shot and unshot areas. Iowa State College Journal of Science 9:625-639.

FELDHAMER, G. A., L. C. DRICKAMER, S. H. VESSEY, J. F. MERRITT, AND C. KRAJEWSKI. 2007. Mammalogy: adaptation, diversity, ecology. Third edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.

FORSYTH, D. M., AND P. CALEY. 2006. Testing the irruptive paradigm of large herbivore dynamics. Ecology 87:297-303.

FOWLER, C. W. 1981. Comparative population dynamics in large mammals. Pages 437-455 *in* C. W. Fowler and T .D. Smith, editors. Dynamics of large mammal populations. John Wiley and Sons, New York, USA.

FREEMAN, E. D., R. T. LARSEN, M. E. PETERSON, C. R. ANDERSON, K. R. HERSEY, AND B. R. MCMILLIAN. 2014. Effects of male-biased harvest on mule deer: implications for rates of pregnancy, synchrony, and timing of parturition. Wildlife Society Bulletin 38:806-811.

FRYXELL, J. M., D. J. T. HUSSELL, A. B. LAMBERT, AND P. C. SMITH. 1991. Time lags and population fluctuations in white-tailed deer. Journal of Wildlife Management 55:377-385.

GAILLARD, J.-M., M. FESTA-BIANCHET, N. G. YOCCOZ, A. LOISON, AND C. TOIGO. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. Annual Review of Ecology and Systematics 31:367-393.

GASAWAY, W. C., R. D. BOERTJE, D. V. GRANGAARD, D. G. KELLEYHOUSE, R. O. STEPHENSON, AND D. G. LARSEN. 1992. The role of predation in limiting moose at low-densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. Wildlife Monographs 120:1-59.

GHALAMBOR, C. K., AND T. E. MARTIN. 2001. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. Science 292:494-497.

HOBBS, N. T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. Journal of Wildlife Management 60:695-713.

HOBBS, N. T., AND D. M. SWIFT. 1985. Estimates of habitat carrying-capacity incorporating explicit nutritional constraints. Journal of Wildlife Management 49:814-822.

HOFFMANN, J. D., H. H. GENOWAYS, AND R. R. JONES. 2010. Factors influencing long-term population dynamics of pronghorn (*Antilocapra americana*): evidence of an Allee Effect. Journal of Mammalogy 91:1124-1134.

HOLL, S. A., AND V. C. BLEICH. 2010. Responses of large mammals to fire and rain in the San Gabriel Mountains, California. Northern Wild Sheep and Goat Council Proceedings 17:139-156.

HOLL, S. A., V. C. BLEICH, B. W. CALLENBERGER, AND B. BAHRO. 2012. Simulated effects of two fire regimes on bighorn sheep: the San Gabriel Mountains, California, USA. Fire Ecology 8:88-103.

HOLLING, C. S. 1959. The component of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. Canadian Entomologist 91:293-320.

JOHNSON, H. E., M. HEBBLEWHITE, T. R. STEPHENSON, D. W. GERMAN, B. M. PIERCE, AND V. C. BLEICH. 2013. Evaluating apparent competition in limiting the recovery of an endangered ungulate. Oecologia 171:295-307.

KIE, J. G., AND R. T. BOWYER. 1999. Sexual segregation in white-tailed deer: density-dependent changes in use of space, habitat selection, and dietary niche. Journal of Mammalogy 80:1004-1020.

KIE, J. G., AND M. WHITE. 1985. Population dynamics of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on the Welder Wildlife Refuge, Texas. Southwestern Naturalist 30:105-118.

KIE, J. G., R. T. BOWYER, AND K. M. STEWART. 2003. Ungulates in western forests: habitat requirements, population dynamics, and ecosystem processes. Pages 296-340 *in* C. J. Zabel and R. G. Anthony, editors. Mammal community dynamics: management and conservation in the coniferous forests of western North America. Cambridge University Press, New York, USA.

KLEIN, D. R. 1968. The introduction, increase, and crash of reindeer on St. Matthew Island. Journal of Wildlife Management 32:350-367.

KRAUSMAN, P. R., AND V. C. BLEICH. 2013. Conservation and management of ungulates in North America. International Journal of Environmental Studies 70:372-382.

LEOPOLD, A. 1933. Game management. Charles Scribner's Sons, New York, USA.

LEOPOLD, A. 1943. Deer irruptions. Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts, and Letters 35:351-366.

MACKIE, R. J., K. L. HAMLIN, D. F. PAC, G. L. DUSEK, AND A. K. WOOD. 1990. Compensation in free-ranging deer populations. Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference 55:518-526.

MACNAB, J. 1985. Carrying-capacity and related slippery shibboleths. Wildlife Society Bulletin 13:403-410.

MARTIN, J. G. A., AND M. FESTA-BIANCHET. 2010. Bighorn ewes transfer the costs of reproduction to their lambs. American Naturalist 176:414-423.

MAUTZ, W. W. 1978. Sledding on a brushy hillside: the fat cycle in deer. Wildlife Society Bulletin 6:88-90.

MCCULLOUGH, D. R. 1979. The George Reserve deer herd: population ecology of a K-selected species. University of Michigan Press, Ann Arbor, USA.

MCCULLOUGH, D. R. 1990. Detecting density dependence: filtering the baby from the bathwater. Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference 55:534-543.

MCCULLOUGH, D. R. 1999. Density dependence and life-history strategies of ungulates. Journal of Mammalogy 80:1130-1146.

MCCULLOUGH, D. R. 2001. Male harvest in relation to female removals in a black-tailed deer population. Journal of Wildlife Management 65:46-58.

MCLELLAN, B. N., R. SERROUYA, H. U. WITTMER, AND S. BOUTIN. 2010. Predator-mediated Allee effects in multi-prey systems. Oecologia 144:257-267.

MILNER, J. M., D. A. ELSTON, AND S. D. ALBON. 1999. Estimating the contributions of population density and climatic fluctuations to interannual variation in survival of Soay sheep. Journal of Animal Ecology 68:1235-1247.

MITCHELL, C. D., R. CHANNEY, K. AHO, J. G. KIE, AND R.T. BOWYER. 2015. Density of Dall's sheep in Alaska: effects of predator harvest? Mammal Research 60:21-28.

MONTEITH, K. L., V. C. BLEICH, T. R. STEPHENSON, B. M. PIERCE, M. M. CONNER, J. G. KIE, AND R. T. BOWYER. 2014. Life-history characteristics of mule deer: effects of nutrition in a variable environment. Wildlife Monographs 186:1-56.

MONTEITH, K. L., L. E. SCHMITZ, J. A. JENKS, J. A. DELGER, AND R. T. BOWYER. 2009. Growth of male white-tailed deer: consequences of maternal effects. Journal of Mammalogy 90:651-660.

MONTEITH, K. L., T. R. STEPHENSON, V. C. BLEICH, M. M. CONNER, B. M. PIERCE, AND R. T. BOWYER. 2013. Risk-sensitive allocation in seasonal dynamics of fat and protein reserves in a long-lived mammal. Journal of Animal Ecology 82:377-388.

MYSTERUD, A., T. COULSON, AND N. CHR. STENSETH. 2002. The role of males in the dynamics of ungulate populations. Journal of Animal Ecology 71:907-915.

OWEN-SMITH, R. N. 2002. Adaptive herbivore ecology: from resources to populations in variable environments. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

PERSON, D. K., R. T. BOWYER, AND V. VAN BALLENBERGHE. 2001. Density dependence of ungulates and functional responses of wolves: effects on predator-prey ratios. Alces 37:253-273.

PIANKA, E. R. 1983. Evolutionary ecology. Third edition. Harper and Row, New York, USA.

PIERCE, B. M., V. C. BLEICH, K. L. MONTEITH, AND R. T. BOWYER. 2012. Top-down versus bottom-up forcing: evidence from mountain lions and mule deer. Journal of Mammalogy 93:977-988.

PUTNAM, R. J. 1996. Competition and resource partitioning in temperate ungulate assemblies. Chapman and Hall, London, United Kingdom.

RICCA, M. A., D. H. VAN VUREN, F. W. WECKERLY, J. C. WILLIAMS, AND A. K. MILES. 2014. Irruptive dynamics of introduced caribou on Adak Island, Alaska, an evaluation of Riney-Caughley model predictions. Ecosphere 5:art.94.

RUBIN, E. S., AND V. C. BLEICH. 2005. Sexual segregation: a necessary consideration in wildlife conservation. Pages 379-391 *in* K. E. Ruckstuhl and P. Neuhaus, editors. Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

SAETHER, B.-E. 1979. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. Trends in Ecology and Evolution 12:143-149.

SAMS, M. G., R. L. LOCHMILLER, C. W. QUALLS, D. M. LESLIE, JR., AND M. E. PAYTON. 1996. Physiological correlates of neonatal mortality in an overpopulated herd of white-tailed deer. Journal of Mammalogy 77:179-190.

SCHROEDER, C. A., R. T. BOWYER, V. C. BLEICH, AND T. R. STEPHENSON. 2010. Sexual segregation in Sierra Nevada bighorn sheep, *Ovis canadensis sierrae*: ramifications for conservation. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 42:476-489.

SEVERINGHAUS, C. W. 1947. Relationship of weather to winter mortality and population levels among deer in the Adirondack region of New York. Transactions of the North American Wildlife Conference 12:212-223.

SHALLOW, J. R. T., M. A. HURLEY, K. L. MONTEITH, AND R. T. BOWYER. 2015. Cascading effects of habitat on maternal condition and life-history characteristics of neonatal mule deer. Journal of Mammalogy: in press.

SHANNON, J. M., J. C. WHITING, R. T. LARSEN, D. D. OLSON, J. T. FLINDERS, T. S. SMITH, AND R. T. BOWYER. 2014. Population response of reintroduced bighorn sheep after observed commingling with domestic sheep. European Journal of Wildlife Research 60:737-748.

SHEA, S. M., T. A. BREAULT, AND M. L. RICHARDSON. 1992. Herd density and physical condition of white-tailed deer in Florida flatwoods. Journal of Wildlife Management 56:262-267.

SKOGLAND, T. 1985. The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. Journal of Animal Ecology 54:359-374.

SPEED, J. D., G. AUSTRHEIM, A. J. HESTER, AND A. MYSTERUD. 2010. Experimental evidence for herbivore limitation of treeline. Ecology 91:3414-3420.

STARNS, H. D., M. A. RICCA, A. DUARTE, AND F. W. WECKERLY. 2014. Climatic and density influences on recruitment in an irruptive population of Roosevelt elk. Journal of Mammalogy 95:925-932.

STARNS, H. D., F. W. WECKERLY, M. A. RICCA, AND A. DUARTE. 2015. Vegetation changes associated with a population irruption by Roosevelt elk. Ecology and Evolution 5: art3.1327.

STEARNS, S. C. 1977. The evolution of life history traits. A critique of the theory and a review of the data. Annual Review of Ecology and Systematics 8:145-171.

STEVENS, P. A., AND W. J. SUTHERLAND. 1999. Consequences of the Allee Effect for behaviour, ecology and conservation. Trends in Ecology and Evolution 10:401-404.

STEWART, K. M., R. T. BOWYER, B. L. DICK, AND J. G. KIE. 2011b. Effects of density dependence on diet composition of North American elk *Cervus elaphus* and mule deer *Odocoileus hemionus*: an experimental manipulation. Wildlife Biology 17:417-430.

STEWART, K. M., R. T. BOWYER, J. G. KIE, N. J. CIMON, AND B. K. JOHNSON. 2002. Temporal distributions of elk, mule deer and cattle: resource partitioning and competitive displacement. Journal of Mammalogy 83:229-244.

STEWART, K. M., R. T. BOWYER, B. L. DICK, B. K. JOHNSON, AND J. G. KIE. 2005. Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. Oecologia 143:85-93.

STEWART, K. M., R. T. BOWYER, J. G. KIE, B. L. DICK, AND R. W. RUESS. 2009. Population density of North American elk: effects on plant diversity. Oecologia 161:303-312.

STEWART, K. M., R. T. BOWYER, R. W. RUESS, B. L. DICK, AND J. G. KIE. 2006. Herbivore optimization by North American elk: consequences for theory and management. Wildlife Monographs 167:1-24.

STEWART, K. M., R. T. BOWYER, AND P. J. WEISBERG. 2011a. Spatial use of landscapes. Pages 181-217 *in* D. G. Hewitt, editor. Biology and management of white-tailed deer. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.

STEWART, K. M., T. E. FULBRIGHT, D. L. DRAWE, AND R. T. BOWYER. 2003. Sexual segregation in white-tailed deer: responses to habitat manipulations. Wildlife Society Bulletin 31:1210-1217.

STEWART, K. M., D. R. WALSH, J. G. KIE, B. L. DICK, AND R. T. BOWYER. 2015 Sexual segregation in North American elk: the role of density dependence. Ecology and Evolution 5:709-721.

STUBBS, M. 1977. Density dependence in life-cycles of animals and its importance in *K* and *r*-selected strategies. Journal of Animal Ecology 56:677-688.

TVERAA, T., P. FAUCHALD, C. HENAUG, AND N. G. YOCCOZ. 2003. An examination of a compensatory relationship between food limitation and predation in semi-domestic reindeer. Oecologia 137:370-376.

VAN BALLENBERGHE, V., AND W. B. BALLARD. 1994. Limitation and regulation of moose populations: the role of predation. Canadian Journal of Zoology 72:2071-2077.

VAN HORNE, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. Journal of Wildlife Management 47:893-901.

WANG, G., N. T. HOBBS, S. TWOMBLY, R. B. BOONE, A. W. ILLIUS, I. J. GORDON, AND J. E. GROSS. 2008. Density dependence in northern ungulates: interactions with predation and resources. Population Ecology 51:123-132.

WHITE, T. C. R. 2007. Resolving the limitation-regulation debate. Ecology Research 22:354-357.

WHITING, J. C., R .T. BOWYER, J. T. FLINDERS, V. C. BLEICH, AND J. G. KIE. 2010. Sexual segregation and use of water by bighorn sheep: implications for conservation. Animal Conservation 13:541-548.

VERME, L. J. 1966. An index of winter severity for northern deer. Journal of Wildlife Management 32:566-574.

WILLIAMS, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's Principle. American Naturalist 100:687-690.

WITTMER, H. U., A. R. E. SINCLAIR, AND B. N. MCLELLAN. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou populations. Oecologia 144:257-267.

ZAGER, P., AND J. BEECHAM. 2006. The role of American black bears and brown bears as predators on ungulates in North America. Ursus 17:95-108.