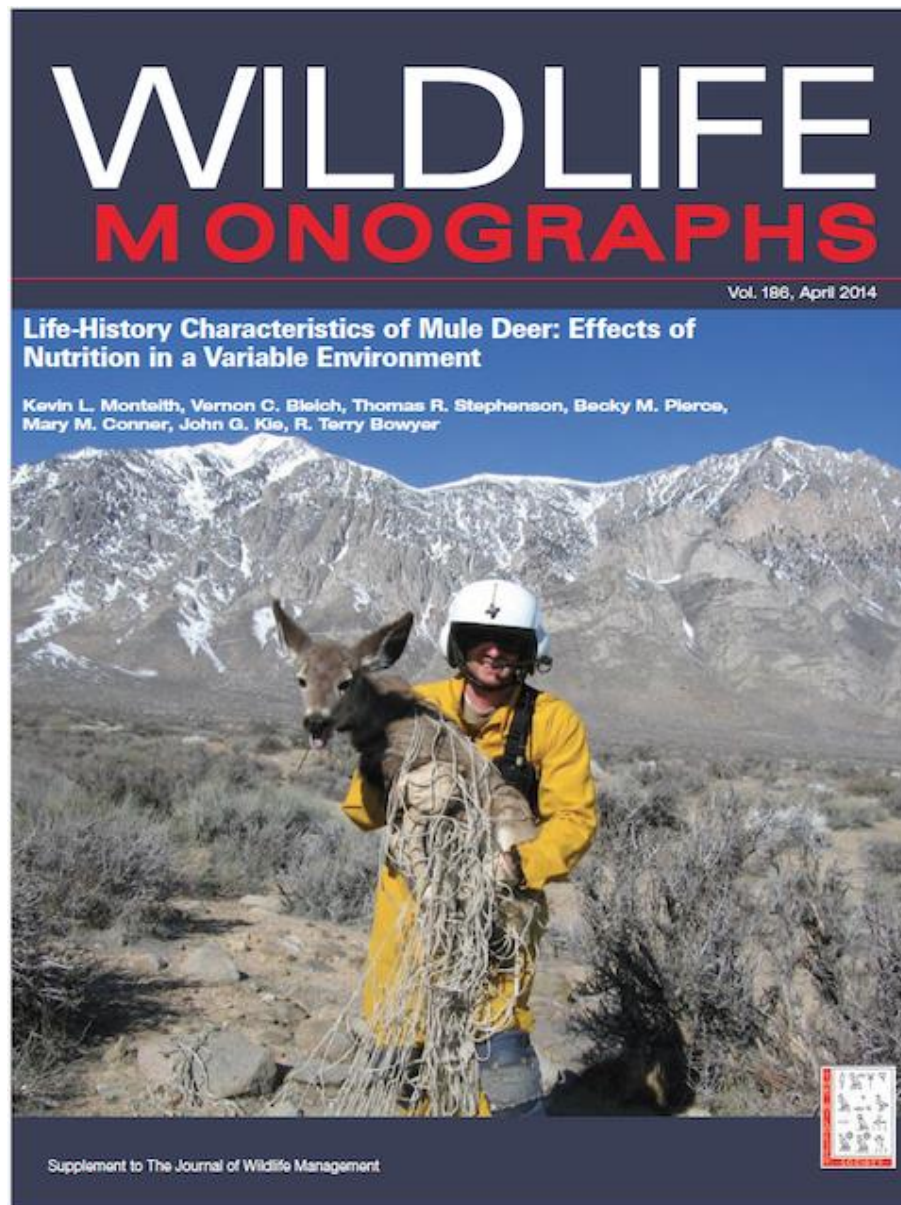


## Caractéristiques du cycle biologique du cerf mulet : effets de la nutrition dans un environnement variable



Wildlife Monographs; DOI: 10.1002/wmon.1011

### Life-History Characteristics of Mule Deer: Effects of Nutrition in a Variable Environment

KEVIN L. MONTEITH,<sup>1,2</sup> *Department of Biological Sciences, Idaho State University, 921 S. 8th Ave, Stop 8007, Pocatello, ID 83209, USA*

VERNON C. BLEICH,<sup>3</sup> *Sierra Nevada Bighorn Sheep Recovery Program, California Department of Fish and Wildlife, 407 West Line Street, Bishop, CA 93514, USA*

THOMAS R. STEPHENSON,<sup>3</sup> *Sierra Nevada Bighorn Sheep Recovery Program, California Department of Fish and Wildlife, 407 West Line Street, Bishop, CA 93514, USA*

BECKY M. PIERCE,<sup>3</sup> *Sierra Nevada Bighorn Sheep Recovery Program, California Department of Fish and Wildlife, 407 West Line Street, Bishop, CA 93514, USA*

MARY M. CONNER,<sup>4</sup> *Sierra Nevada Bighorn Sheep Recovery Program, California Department of Fish and Wildlife, 407 West Line Street, Bishop, CA 93514, USA*

JOHN G. KIE,<sup>2</sup> *Department of Biological Sciences, Idaho State University, 921 S. 8th Ave, Stop 8007, Pocatello, ID 83209, USA*

R. TERRY BOWYER,<sup>2</sup> *Department of Biological Sciences, Idaho State University, 921 S. 8th Ave, Stop 8007, Pocatello, ID 83209, USA*

## Résumé

Les taux démographiques des grands herbivores **répondent** habituellement à une limitation croissante des ressources et cela, selon une **séquence progressive** d'effets sur les traits biodémographiques en débutant par des effets sur la survie des juvéniles, puis sur l'âge à la première reproduction, la reproduction des adultes et enfin, la survie des adultes. Les changements attendus des traits biodémographiques devraient toutefois se produire en fonction des changements dans la condition physique qui intègre l'apport et les besoins nutritionnels qui se traduisent principalement par l'**accumulation** et le **catabolisme** des réserves de gras corporel.

L'étude des tendances saisonnières de la condition physique et de leur influence relative sur la performance individuelle et populationnelle pourrait améliorer notre compréhension des stratégies d'histoire de vie et de la **régulation** des populations d'ongulés et cela, tout en déterminant la capacité des habitats disponibles à supporter la croissance de la population et en évaluant les conséquences sous-jacentes de la mortalité sur la dynamique de population.

Nous avons acquis des données **longitudinales** sur des individus de cerfs muets (*Odocoileus hemionus*), et avons relié ces données à des caractéristiques environnementales et **populationnelles**. Notre objectif était de fournir une **base nutritionnelle** pour comprendre les stratégies d'histoire de vie de ces grands mammifères et pour aider à la conservation et la gestion des grands herbivores en général. Nous avons étudié une population **migratrice** de cerfs muets qui hiverne dans la Round Valley, dans la partie est du Sierra Nevada, Californie, USA. Cette population est sujette à des conditions climatiques très variables et à de la prédation par une large guilda de carnivores. Entre 1997 à 2009, nous avons suivi intensivement les caractéristiques nutritionnelles et les traits biodémographiques de cette population, alors qu'elle récupérait d'un déclin marqué s'étant produit entre 1985 et 1991.

Les cerfs de la Round Valley ont **migré** vers les aires estivales situées à des élévations élevées sur les deux côtés de la crête de la Sierra Nevada (crête de la Sierra). Sur le **côté ouest** de la crête, la pluie et l'ombrage ont résulté en une aire mésique présentant un couvert forestier **plus important** comparativement aux conditions xériques retrouvées sur le **côté est** de la crête de la Sierra.

La **survie** moyenne des faons de la naissance à l'âge de 140 jours était, entre 2006 et 2008, de 0,33 (SE = 0,091), mais était **plus faible** pour les faons sur le côté ouest (0,13, SE = 0,092) que sur le côté est (0,44, SE = 0,11) de la crête de la Sierra.

La **masse** à la naissance et la condition physique **maternelle** avaient un effet positif sur la survie des jeunes ; **toutefois**, ces effets étaient évidents seulement pour les faons nés sur le côté est de la crête où la pression de prédation était plus faible que sur le côté ouest. La prédation par l'ours noir (*Ursus americanus*) était la principale cause de mortalité des faons sur le côté ouest (taux de mortalité = 0,63, SE = 0,97) comparativement à la prédation par les canidés et les félidés pour les jeunes nés sur le côté est de la crête de la Sierra (0,29, SE = 0,076).

Entre 1997 et 2008, le **recrutement** moyen des jeunes à l'automne était plus faible pour les femelles sur le côté ouest (0,42, SE = 0,037) que pour les femelles sur le côté est (0,70, SE = 0,041) de la crête, et était positivement influencé par le niveau de gras corporel en mars mesuré à partir de la masse éviscérée des femelles (IFBFat). À l'échelle de la population, le ratio de jeunes par rapport aux femelles adultes (1991-2009) était très variable et fortement relié à l'IFBFat en mars des femelles adultes pour l'année en cours et l'année précédente.

La **reproduction** des femelles d'un an était sensible à la disponibilité de la nourriture per capita pendant l'été (en tant qu'individus d'un an) qui influençait ainsi l'atteinte d'une masse corporelle suffisante pour permettre l'ovulation.

La **taille de la portée** est demeurée élevée (1,69, SE = 0,027) au cours de l'étude. Elle était positivement influencée par la disponibilité de la nourriture, mais négativement par la température estivale, et était **plus élevée** pour les femelles résidant sur le côté ouest de la crête de la Sierra pendant l'été que pour celles résidant du côté est. A l'opposé, le taux de gestation est demeuré relativement stable au cours de l'étude (0,98, SE = 0,005).

La **survie des femelles matures** (2 à 9 ans) était de 0,90 (SE = 0,021) en été, de 0,94 (SE = 0,012) en hiver, et de 0,87 (SE = 0,025) pour l'année entière. Malgré une **relative stabilité** entre les années, la survie estivale et la survie hivernale étaient positivement influencées le rapport entre le couvert de neige en avril de l'année précédente et la densité de la population. La valeur moyenne de IFBFat des femelles adultes était de 7,2% (SE = 0,077) en mars 1997-2009 et de 9,7% (SE = 0,23) en novembre 2002-2008.

La **condition physique** représente un **lien mécanistique** entre les facteurs influençant la disponibilité et la qualité ressources et la performance d'une population, puisque la condition des femelles adultes à l'automne et à la fin de l'hiver est sensible à l'histoire nutritionnelle individuelle qui est liée à la croissance de la végétation, à la densité de population, aux tactiques de migration, aux coûts de la reproduction et aux effets nutritionnels différés. La condition physique des femelles adultes en **mars** est la variable la plus parcimonieuse permettant d'expliquer le taux de croissance de la population ( $\lambda$ ) au cours de l'année à venir. L'ampleur relative de l'effet de la condition physique sur la survie et la reproduction était généralement en accord avec les changements prédits des taux démographiques en réponse à une limitation des ressources chez les populations de grands herbivores. Nos résultats indiquent que la gestion et la conservation des populations de grands herbivores pourraient être améliorées en intégrant des indices permettant de mesurer la condition physique individuelle dans les programmes de suivis et de recherche actuels. Nous **proposons** une méthode permettant d'estimer la proximité d'une population à sa capacité de support nutritionnel (NCC) qui est basé sur le **statut nutritionnel** de la population par rapport à la performance de la population (nommé indice-animal NCC). La proximité de la population à l'indice-animal NCC représente la capacité à court terme de l'environnement à soutenir la **croissance** de la population. Une approche nutritionnelle pour suivre et gérer les populations propose ainsi un lien direct avec la capacité de support de l'habitat tout en réduisant la nécessité d'estimer l'abondance de la population ou d'établir des objectifs en fonction de la taille de la population. Nous **suggérons** également que les effets de la mortalité (niveau de mortalité **additive** ou **compensatoire**) sur la dynamique de population peuvent être évalués en comparant la capacité nutritionnelle estimée pour la survie et le recrutement aux données empiriques mesurées, puisqu'on s'attend à ce que le nombre de jeunes produits soit plus important que ce que peut supporter l'habitat lorsque la nutrition est limitante. Notre approche est utile pour quantifier les effets de la prédation et fournit une base permettant de déterminer l'efficacité du contrôle des prédateurs sur les populations d'ongulés.

## INTRODUCTION

**L'écologie nutritionnelle**, science qui étudie les interactions nutritionnelles entre les animaux et leur environnement (Parker et al. 2009), permet de mieux comprendre le comportement, les stratégies de cycle de vie et les effets du climat et de la prédation sur la **démographie** (Raubenheimer et Boggs 2009). Malgré les progrès réalisés dans la compréhension de l'écologie nutritionnelle de nombreux grands herbivores (Parker et al.

2009), les interactions complexes entre la prédation, le climat et la dépendance à la densité sur la dynamique des populations continuent d'entraver **l'identification** des facteurs finalement responsables de la régulation de la croissance démographique (Skogland 1991, Coulson et al. 2001, Sinclair et Krebs 2002, Sinclair et al. 2003).

Des concepts tels que la **capacité de charge** ( $K$ ; McCullough 1979, McLeod 1997), la mortalité additive et compensatoire (Errington 1946, 1967) et le forçage descendant ou ascendant (Bowyer et al. 2005, Pierce et al. 2012) sont tous des aspects connus pour influencer la dynamique des populations et les caractéristiques du cycle biologique des grands mammifères, mais ils ont souvent une valeur plus heuristique que pratique, car ces caractéristiques sont difficiles à quantifier.

Les taux vitaux des grands herbivores réagissent généralement à la limitation des ressources selon une **séquence prévisible**, qui commence par une diminution de la survie et du recrutement des jeunes, un âge plus avancé à la première reproduction, une diminution de la reproduction des adultes et, enfin, une diminution de la survie des adultes (Gaillard et al. 1998, 2000; Eberhardt 2002). La reproduction exige des ressources supérieures à celles nécessaires à la survie (Monteith et al. 2014) et la **théorie** du cycle biologique prédit que lorsque ces ressources sont limitées, les mammifères à longue durée de vie et à reproduction itératives devraient privilégier leur propre survie plutôt que la réussite de leur reproduction (Stearns 1992). **De plus, les jeunes animaux ont moins de réserves nutritionnelles et sont donc moins tolérants aux conditions défavorables** (Barboza et al. 2009). Les changements séquentiels dans la reproduction et la survie sont donc largement déterminés par la nutrition (Cameron et Verhoef 1994, Testa et Adams 1998, Keech et al. 2000, Cook et al. 2004, Stewart et al. 2005, Bender et al. 2007) et les ressources nécessaires pour soutenir chaque composante du cycle biologique.

Une meilleure compréhension des **schémas saisonniers de l'état nutritionnel** et de son influence relative sur la dynamique des populations améliorerait nos connaissances sur les stratégies du cycle biologique et la régulation des populations d'ongulés (Stephenson et al. 2002, Cook et al. 2004, Parker et al. 2009, Monteith et al. 2013). Il peut être difficile de tirer des conclusions sur les effets du climat, de la densité ou de la prédation sur les taux vitaux et les facteurs de mortalité sans connaître les carences ou les excédents nutritionnels saisonniers (Bowyer et al. 2005, Brown et al. 2007). L'état nutritionnel intègre l'équilibre entre l'apport et la dépense nutritionnels, et se traduit principalement par le stockage et le catabolisme des graisses corporelles (Parker et al. 2009). **Par conséquent, l'état nutritionnel (c'est-à-dire le pourcentage de graisse corporelle) devrait en fin de compte fonctionner comme le mécanisme par lequel la compétition intraspécifique pour les ressources est médiée, et devrait fournir la mesure la plus directe et la plus sensible de la qualité de l'habitat et de la limitation des ressources.**

Les herbivores des zones tempérées et arctiques suivent des cycles saisonniers dans leur apport nutritionnel en fonction des changements saisonniers dans la qualité et la quantité des ressources alimentaires, les niveaux d'activité, l'effort reproductif et le taux métabolique (Mon 1978, Parker et al. 1993, Taillon et Côté 2006, Barboza et al. 2009), **tous ces processus connaissant un déclin pendant l'hiver**. Les recherches se sont généralement concentrées sur la nutrition pendant l'hiver, probablement en raison des effets visibles de la malnutrition



pendant cette saison (Kucera 1997, Parker et al. 2005, Page et Underwood 2006). **En revanche**, la qualité et la quantité du fourrage sont maximales pendant la saison de croissance, et le stockage des graisses et des protéines est donc généralement plus important au printemps et en été, ce qui permettrait aux animaux de se préparer à l'hiver, période où la nourriture se fait rare (Moen 1978, Cook et al. 2013). **Le report de l'état nutritionnel d'une saison à l'autre, souligne toutefois l'importance de ne pas considérer une saison particulière de manière isolée** (Monteith et al. 2013). **Par exemple**, la gestation et la lactation sont très exigeantes sur le plan nutritionnel pour les grands herbivores (Moen 1978, Pekins et al. 1998, Monteith et al. 2014). **Par conséquent, les conditions de l'aire de répartition et le statut reproductif pendant l'été influencent directement l'état nutritionnel des individus à l'approche de l'hiver** (Chan-McLeod et al. 1999 ; Cook et al. 2004, 2013 ; Couturier et al. 2009).

Plusieurs chercheurs ont identifié des **facteurs immédiats** affectant la survie et la reproduction des grands herbivores, mais peu ont caractérisé les mécanismes sous-jacents qui influencent la vulnérabilité à la mortalité ou la capacité à produire et à élever avec succès des petits (Pettorelli et al. 2011). L'influence relative de la nutrition (ascendante) et de la prédation (descendante) sur la régulation des populations reste un thème récurrent dans les études écologiques (Hairston et al. 1960, Skogland 1991, Estes et al. 2011, Pierce et al. 2012). **En effet**, la réintroduction et l'expansion des populations de grands carnivores ont alimenté, et continueront probablement d'alimenter, la controverse sur les conséquences écologiques de leur présence (Bangs et al. 1998, Pyare et al. 2004, Carroll et al. 2006, Kauffman et al. 2010, Smith et al. 2010). Dans les systèmes où les ongulés coexistent avec de grands carnivores, la prédation est généralement la principale cause immédiate de mortalité chez les jeunes ongulés (Linnell et al. 1995, Singer et al. 1997, Bowyer et al. 1998, Ballard et al. 2001), mais le simple fait d'identifier la cause du décès n'a que peu d'intérêt si l'on ne caractérise pas les implications ou les causes sous-jacentes de ces mortalités (Bleich et Taylor 1998, Ballard et al. 2001, Bowyer et al. 2005). **Errington (1967 : 235) a mis en garde contre la confusion entre « le fait de la prédation et l'effet de la prédation »**. Comprendre les bases nutritionnelles de la survie et de la reproduction peut permettre de révéler les effets **compensatoires** ou **additifs** de la mortalité, et donc le rôle relatif des grands carnivores dans la dynamique des populations de leurs proies ongulées.

Les études au niveau des populations ont fourni la base de notre compréhension de la régulation de l'abondance animale (Lack 1954) ; la plupart des études sur les grands herbivores se sont concentrées sur les phénomènes au niveau des populations en raison des difficultés logistiques liées à l'acquisition de données suffisantes pour les individus (McCullough 1979, Stewart et al. 2005, Clutton-Brock et Sheldon 2010). La collecte et l'analyse de données au niveau des individus complètent celles effectuées au niveau des populations, mais fournissent des informations plus approfondies sur les mécanismes de changement des populations et de sélection de stratégies de cycle biologique particulières (Stearns 1992, Lindström 1999, Testa 2004, Benton et al. 2006). **Bien que peu d'études de ce type aient été menées sur les cervidés en Amérique du Nord, les études individuelles ont été la pierre angulaire des progrès récents dans la compréhension de l'écologie des populations** (Clutton-Brock et Sheldon 2010). **De plus**, le report des carences ou des apports nutritionnels peut brouiller l'interprétation de la dynamique au niveau de la population (Testa 2004) et ne peut être élucidé que par des études à long terme basées sur les individus (Clutton-Brock et Sheldon 2010, Harrison et al. 2011).

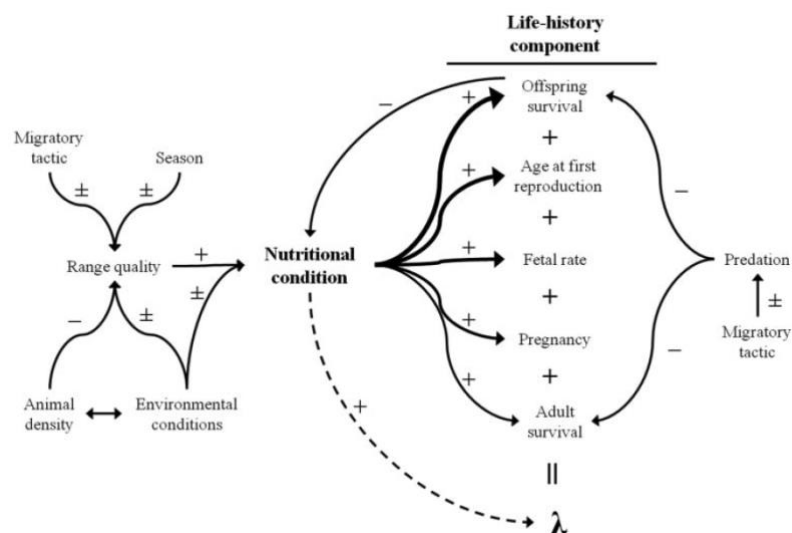
Les populations de cerfs muets ont connu des **déclins périodiques** au cours de la dernière partie du siècle dernier ; les causes de ces déclins restent spéculatives et controversées (de Vos et al. 2003, Connelly et al. 2012). Les causes potentielles de ce déclin comprennent la perte ou la fragmentation de l'habitat due au développement, la modification de la qualité du fourrage, la concurrence avec d'autres ongulés, la prédation, les maladies, l'augmentation de la mortalité due à la chasse, le braconnage, les hivers rigoureux et les sécheresses (deVos et al. 2003, Bishop et al. 2009, Hurley et al. 2011). **Toutefois, compte tenu des taux élevés et constants de gestation et de fécondité (Andelt et al. 2004, Bishop et al. 2009), la réduction du taux de survie des nouveau-nés au cours de leur première année de vie est l'explication la plus probable du déclin de la population** (Gill et al. 2001, Andelt et al. 2004, Wasley 2004). Bien que la prédation soit régulièrement identifiée comme la cause immédiate de mortalité des faons de cerfs muets, la survie et le recrutement des jeunes cerfs muets sont également sensibles à l'état nutritionnel des mères et à l'état du fourrage (Lomas et Bender 2007, Tollefson et al. 2011).

On estime que la qualité de l'habitat s'est **détériorée** dans la majeure partie de l'ouest des États-Unis en raison des changements successifs dans la végétation, causés par la modification des régimes d'incendie, les mauvaises herbes nuisibles, le surpâturage, le développement énergétique et la perte d'habitat (Lutz et al. 2003, Bishop et al. 2009). **En outre**, les modifications de la température, de l'enneigement et des régimes hydrologiques résultant des changements climatiques récents (Knowles et al. 2006, Barnett et al. 2008, Shuman 2011) affectent probablement les schémas phénologiques de croissance et d'abondance du fourrage. **Cependant, l'incapacité à identifier les facteurs spécifiques qui régulent les populations a empêché la détection des causes sous-jacentes, car l'état de l'habitat, les conditions météorologiques et la prédation interagissent avec la dépendance à la densité pour affecter les processus démographiques** (Kie et al. 2003). Des études détaillées et à long terme sont nécessaires pour identifier les facteurs qui **régulent** les populations de cerfs muets et pour améliorer leur conservation et leur gestion (Caughley 1977, deVos et al. 2003, Bleich et al. 2006, Connelly et al. 2012, Pierce et al. 2012). Les résultats de deux études récentes et exhaustives sur le cerf muet dans le Colorado (Bishop et al. 2009) et l'Idaho (Hurley et al. 2011), aux États-Unis, ont mis en évidence les effets de la nutrition et du climat sur la dynamique des populations de cerfs muets. Notre recherche s'inscrit dans le prolongement de ces études et combine l'écologie des populations avec des données longitudinales sur la nutrition et le cycle de vie de cerfs muets individuels dans un environnement variable.

Nous avons étudié une population de cerfs muets qui hivernait dans la Round Valley, située à l'est de la Sierra Nevada, en Californie, aux États-Unis. Cette population de cerfs muets est soumise à un climat très variable et subit la pression de prédation d'une série de grands carnivores (Kucera 1988 ; Pierce et al. 2000, 2004). Nous avons surveillé de près la population de cerfs muets de Round Valley de 1997 à 2009, alors qu'elle se remettait d'un déclin en 1991 (Pierce et al. 2012). Les cerfs qui ont hiverné dans la vallée de Round Valley ont migré vers des zones d'été de haute altitude des deux côtés de la crête de la Sierra Nevada (ci-après « crête de la Sierra »), **où l'ombre pluviométrique causée par la Sierra Nevada rend la zone plus xérique du côté est de la crête par rapport au côté ouest, plus mésique** (Pierce et al. 1999, Storer et al. 2004, Bleich et al. 2006, Monteith et al. 2011).

Le schéma migratoire divergent des cerfs muets qui ont hiverné dans la vallée de Round Valley a offert une occasion unique d'évaluer les influences des zones d'été sur les facteurs qui influencent leur recrutement et leur survie. La différence de condition physique entre les stratégies migratoires peut permettre la coexistence de deux stratégies, mais les avantages de chaque tactique sont sensibles aux changements dans le succès reproductif et la survie (Kaitala et al. 1993). En 1987, Kucera (1988) a déterminé que 87% de la population de cerfs muets de Round Valley migrerait vers le versant ouest de la crête de la Sierra pendant l'été. Le versant ouest, plus humide, offrait vraisemblablement de meilleures possibilités de pâturage pour les cerfs muets pendant l'été, ce qui favorisait probablement un recrutement et une survie élevés, favorisant ainsi cette tactique migratoire.

Nos objectifs étaient d'examiner les caractéristiques du cycle biologique de chaque cerf muet, y compris la tactique migratoire, afin de mieux comprendre les interactions entre ces caractéristiques et l'écologie nutritionnelle. Nous avons évalué l'influence de l'état nutritionnel sur la survie et la reproduction des cerfs muets femelles, les facteurs qui influençaient l'état nutritionnel et le report saisonnier de leur état nutritionnel. Nous avons émis l'hypothèse que l'état nutritionnel servirait de mesure sensible de la limitation des ressources et fonctionnerait comme le mécanisme sous-jacent de ces schémas de cycle de vie chez les cerfs muets, fournissant ainsi des informations sur la dynamique des populations (Fig. 1). En conséquence, nous avons prédit que l'état nutritionnel influencerait les taux vitaux des cerfs muets dans le même ordre que celui proposé par leur sensibilité à la limitation des ressources (Eberhardt 2002), et que ces taux vitaux seraient influencés par les modèles saisonniers du climat, l'abondance du fourrage et la densité animale (Fig. 1). Nous avons également émis l'hypothèse que la tactique migratoire employée par un individu interagirait avec d'autres composantes du cycle biologique pour déterminer les schémas de condition nutritionnelle et de condition physique au sein de la population (Hebblewhite et Merrill 2009).



**Figure 1.** Modèle conceptuel illustrant l'association prévue entre l'état nutritionnel et le cycle biologique, ainsi que les facteurs susceptibles d'influencer l'état nutritionnel. Le poids des flèches entre l'état nutritionnel et les composantes du cycle biologique représente la sensibilité prévue de chaque composante du cycle biologique à la limitation des ressources. La direction prévue des relations (c'est-à-dire positive, négative ou les deux) est indiquée pour chaque connexion. La saison fait référence aux conditions hivernales par opposition aux conditions estivales, et le retour d'information de la survie des descendants sur l'état nutritionnel fait référence au coût de la reproduction sur l'état nutritionnel en automne.

Nous nous attendions à ce que la condition nutritionnelle des individus soit sensible à des facteurs environnementaux tels que les précipitations et la croissance du fourrage par rapport à la densité de population, la tactique migratoire, la saison et le statut reproductif (Fig. 1). Nous avons également évalué le degré des effets de report sur les niveaux saisonniers de l'état nutritionnel et leur influence sur les caractéristiques de la population (Fig. 1). Notre objectif global était d'intégrer la nutrition à la théorie du cycle de vie chez un grand mammifère vivant en liberté afin de fournir une base nutritionnelle pour comprendre les stratégies du cycle de vie et aider à la conservation et à la gestion des grands herbivores.

## ZONE D'ÉTUDE

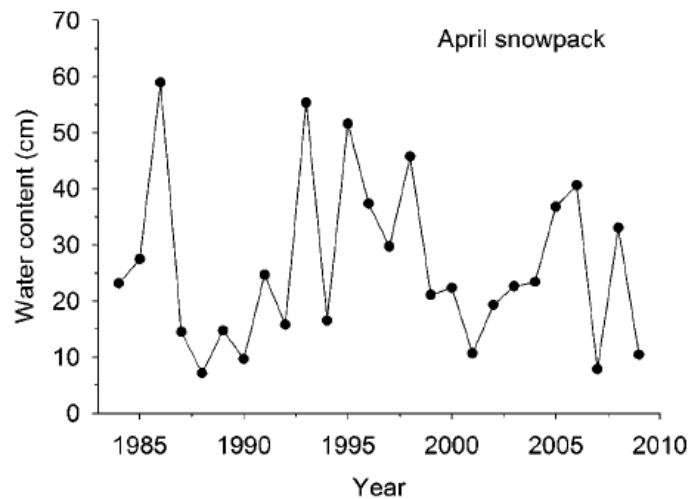
La Sierra Nevada est une chaîne de montagnes orientée nord-ouest/sud-est qui s'étend sur environ 250 km, depuis les rives du lac Almanor au nord jusqu'au col de Tehachapi, à l'est de Bakersfield (Storer et al. 2004). Elle se trouve entièrement en Californie, aux États-Unis, à l'exception de la chaîne Carson, qui s'étend vers l'est jusqu'au Nevada. Cette chaîne de montagnes est un **bloc granitique** massif qui s'incline vers l'ouest avec une pente progressive de 2 à 6%, s'étendant sur 75 à 100 km depuis la crête jusqu'aux vallées de San Joaquin ou de Sacramento. **À l'inverse**, le versant est escarpé de la crête de la Sierra se caractérise par des pentes abruptes qui s'élèvent brusquement depuis les vallées limitrophes qui se fondent avec la bordure ouest du Grand Bassin. La vallée d'Owens, qui s'étend du Sherwin Grade au nord de la ville de Bishop vers le sud sur environ 120 km, est délimitée par des altitudes allant de 4 200 m au sommet des montagnes à 1 220 m au fond de la vallée sur des distances horizontales inférieures à 10 km (Kucera 1988). Peu de cols permettent la circulation automobile sur la crête de la Sierra ; ainsi, la plupart des cols ne sont accessibles aux humains qu'à pied ou à cheval.

La Sierra Nevada se caractérise par des étés secs et chauds (juin-septembre), des automnes courts et doux (octobre) et des hivers longs et frais, la plupart des précipitations annuelles s'accumulant sous forme de neige (novembre-avril ; Monteith et al. 2011). Dans cette région, 75% des précipitations, qu'il s'agisse de pluie ou de neige, s'accumulent entre novembre et mars (Monteith et al. 2011). **L'accumulation de neige mesurée par la teneur en eau du manteau neigeux d'avril dans un bassin versant adjacent à Round Valley (station RC2, California Department of Water Resources) a été très variable entre 1984 et 2009, allant de 7,1 cm à 58,9 cm (Fig. 2).** La crête de la Sierra, qui délimite nettement le versant ouest du versant est de cette chaîne, provoque un effet d'ombre pluviométrique qui se traduit par un dépôt d'humidité trois fois plus important sur le versant ouest et produit un paysage aride sur le versant est, où commence le désert du Grand Bassin.

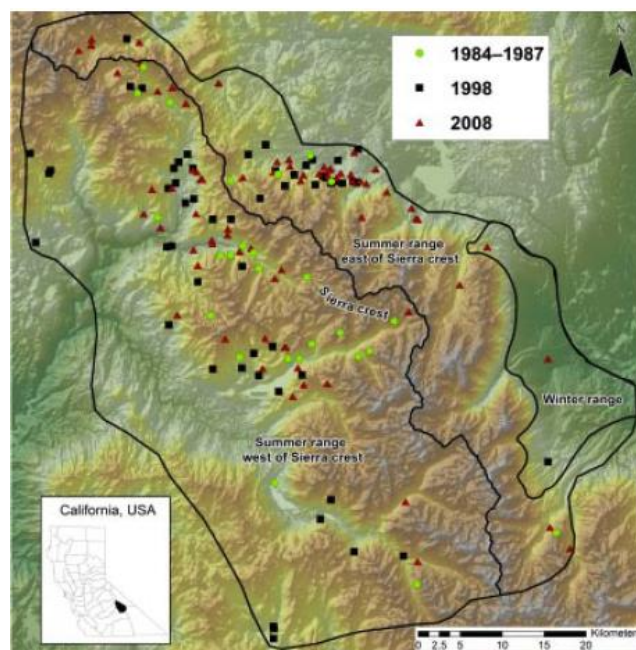
Les cerfs muets ont habité environ 90 km<sup>2</sup> de la vallée de Round Valley (37°24', 118°34'O) entre novembre et avril (Fig. 3), mais la taille de la zone utilisée dépendait de l'épaisseur de la neige chaque année (Kucera 1988). La plupart de ces cerfs muets migraient vers le nord et l'ouest vers des zones de haute altitude en été (Kucera 1992, Pierce et al. 1999) ; certains migraient par les cols vers le versant ouest de la crête de la Sierra, tandis que d'autres restaient sur le versant est (Monteith et al. 2011).

La vallée de Round Valley est délimitée à l'ouest par l'escarpement oriental de la Sierra Nevada. La végétation de la vallée de Round Valley était caractéristique de l'ouest du Grand





**Figure 2.** Teneur en eau (cm) du manteau neigeux au cours du mois d'avril dans le bassin versant de Rock Creek, adjacent à Round Valley, Bishop, Californie, États-Unis, 1984-2008 (station RC2, Département des ressources en eau de Californie)



**Figure 3.** Aire occupée par les cerfs muets migrateurs qui partagent une aire hivernale commune dans la Round Valley et migrent vers des aires estivales distinctes des deux côtés de la crête de la Sierra Nevada, en Californie, aux États-Unis, avec les emplacements des aires estivales des cerfs muets femelles adultes surveillés entre 1984 et 1987 (Kucera 1988), 1998 et 2008

Bassin et de la ceinture d'armoise (Storer et al. 2004). La végétation typique qui caractérisait les habitats utilisés par les cerfs muets dans la vallée de Round Valley comprenait le buisson amer (*Purshia glandulosa*), l'armoise (*Artemesia tridentata*), le buisson noir (*Coleogyne ramosissima*), le pêcher du désert (*Prunus andersonin*), le buisson lapin (*Chrysothamnus nauseosus*) et le thé mormon (*Ephedra nevadensis*). Les zones riveraines étaient composées de saules (*Salix* spp.), de rosiers (*Rosa* spp.) et de bouleaux occidentaux (*Betula occidentalis*) ; les plantes herbacées et les graminées étaient rares dans la vallée de Round Valley pendant l'hiver (Kucera 1988, Pierce et al. 2004). Les pâturages ouverts couvraient une partie (18,3 km<sup>2</sup>) de la partie orientale de la vallée ; **cependant**, les cerfs n'utilisaient les pâturages que lorsque les fortes chutes de neige les obligeaient à quitter les zones de haute altitude dominées par le bitterbrush, qui constituait la principale source de nourriture hivernale des cerfs muets (Pierce et al. 2004, 2012).

Les cerfs qui hivernaient dans la vallée de Round Valley migraient au printemps vers les zones d'été situées de part et d'autre de la crête de la Sierra, à des altitudes comprises entre 2 200 m et plus de 3 600 m (Monteith et al. 2011). Le versant ouest de la zone d'été des cerfs muets était dominé par des zones de végétation de haute montagne et de conifères mixtes (Storer et al. 2004), composées de peuplements de conifères avec peu de sous-bois, notamment le sapin rouge (*Abies magnifica*), le sapin blanc (*Abies concolor*), le pin tordu (*Pinus contorta*), le pin blanc occidental (*Pinus monticola*), le pin de Jeffrey (*Pinus jeffreyi*) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*). Le chaparral montagnard, composé de peuplements denses de manzanita (*Arctostaphylos* spp.), de ceanothus (*Ceanothus* spp.) et de chinquapin (*Chrysolepis sempervirens*), était présent à des altitudes plus basses dans les bassins versants du versant ouest (Storer et al. 2004). Les peuplements relativement communs et denses de pins et de sapins (*Pinus-Abies* spp.) et les rivières du côté ouest contrastent avec les forêts clairsemées (*Pinus* spp.) qui se transforment en steppes de sauge (*Artemisia* spp.) du côté est. Le versant est de la Sierra était principalement caractérisé par la zone de végétation de sauge (Storer et al. 2004). Cette zone était dominée par l'armoise, mais comprenait également d'autres espèces d'arbustes telles que le bitterbrush, le ceanothus, le manzanita, le rabbitbrush et le mountain mahogany (*Cercocarpus betuloides*), et abritait des peuplements purs de pins de Jeffrey dans certaines zones (Storer et al. 2004).

Les cerfs muets qui habitent l'aire d'hivernage de Round Valley ont été soumis aux caprices du climat, associés à l'influence de la dépendance à la densité (Kucera 1988), et ont présenté des variations marquées dans la taille de leur population au cours du dernier quart de siècle. Coïncidant avec un dépassement probable de  $K$  et une grave sécheresse entre 1987 et 1990, lorsque la teneur en eau du manteau neigeux hivernal était de 27% de la moyenne à long terme (Pierce et al. 2012), le nombre total (basé sur les comptages minimaux) est passé de 5 978 animaux (66 cerfs/km<sup>2</sup>) en 1985 (Kucera 1988) à un minimum de 939 (10 cerfs/km<sup>2</sup>) en 1991 (Pierce et al. 2012). Au cours du **déclin** de la population, les taux de gestation, les taux de fœtus, la taille des fœtus, le poids des adultes et la graisse rénale ont varié en fonction des précipitations et de la croissance du fourrage dans les zones d'hivernage (Kucera 1988, Pierce et al. 2012). Après la **sécheresse prolongée** et le creux de la vague démographique en 1991, le nombre de cerfs a **augmenté** pour atteindre environ 1 900 en 1997 (Pierce et al. 2012), lorsque nous avons commencé nos recherches. À l'exception de l'hiver 1984, où une chasse sans bois a permis d'éliminer 200 femelles cerfs muets (environ 3,3% de la population totale à l'époque dans la partie nord de la zone d'étude dans le cadre d'un projet de recherche (Kucera 1988)), seule une chasse limitée aux cerfs muets mâles a eu lieu pendant l'automne au cours de toutes les années de notre étude. La chasse dans l'aire d'hivernage de Round Valley a permis de prélever environ 15 mâles par an, mais le prélèvement de cerfs muets mâles dans l'aire d'été était difficile à estimer, car les cerfs de Round Valley se mélangent à ceux d'autres populations. **Néanmoins**, le prélèvement limité de mâles aurait eu une influence négligeable sur la dynamique des populations de cerfs (McCullough 1979, 2001 ; Kie et al. 2003).

Les zones occupées par les cerfs muets migrateurs comprennent une gamme complète d'autres prédateurs dans les zones d'hivernage et d'été, notamment des cougars (*Puma concolor*), des coyotes (*Canis latrans*) et des lynx roux (*Lynx rufus* ; Pierce et al. 2000, Villepique et al. 2011). Les ours noirs (*Ursus americanus*) étaient abondants dans les zones estivales à

l'ouest de la crête de la Sierra, mais moins fréquents dans l'est de la Sierra Nevada. Les grizzlis (*Ursus arctos*) existaient autrefois à l'ouest de la crête de la Sierra, mais ont été exterminés en 1922 (Storer et Tevis 1955).

## METHODES

### Capture et manipulation des animaux

#### *Femelles adultes*

Entre mars 1997 et 2009 et novembre 2002 et 2008, nous avons capturé des femelles adultes (>1 an) de cerfs muets dans leur aire d'hivernage à Round Valley à l'aide d'un filet à main tiré depuis un hélicoptère (Barrett et al. 1982, Krausman et al. 1985). Nous avons entravé et bandé les yeux de chaque animal avant de le transporter par hélicoptère vers une station de traitement centrale. Nous avons retiré une canine incisiforme à l'aide des techniques décrites par Swift et al. (2002) afin de permettre l'estimation de l'âge à partir des anneaux de ciment (Mason's Laboratory, Milltown, MT). Cette procédure n'a eu aucun effet sur la masse corporelle, le pourcentage de graisse corporelle, le taux de gestation ou le taux de fœtus chez les cerfs muets (Bleich et al. 2003). Nous avons mesuré la masse corporelle à l'aide d'une balance électronique ( $\pm 1$  kg). Nous avons équipé chaque animal d'un collier émetteur standard à très haute fréquence (VHF) (Telonics, Inc., Mesa, AZ ; Advanced Telemetry Systems, Isanti, MN) muni d'un capteur de mortalité et recouvert de ruban adhésif orange ou de plastique orange afin d'améliorer la visibilité lors des relevés de repérage. Afin d'obtenir des données longitudinales sur chaque femelle, nous avons tenté de capturer toutes les femelles équipées d'un collier émetteur en mars et plus de 50% des femelles équipées d'un collier émetteur en novembre. Nous avons capturé de nouvelles femelles non marquées afin de maintenir un échantillon  $\geq 75$  femelles adultes pendant toute la durée de l'étude. Notre échantillon comprenait 347 femelles adultes individuelles, que nous avons capturées en moyenne 3,6 fois chacune (fourchette = 1 à 20 fois) dans l'aire de répartition hivernale de Round Valley entre 1997 et 2009.

Nous avons réalisé des **échographies** (Aloka 210 avec transducteur de 5 MHz, Aloka, Inc., Wallingford, CT) afin de déterminer l'état nutritionnel des animaux capturés à l'aide de protocoles standard développés pour les cerfs muets. Nous avons mesuré l'épaisseur maximale (à 0,1 cm près) de la graisse sous-cutanée au point le plus épais au niveau du processus crânien du tuber ischium (Stephenson et al. 2002). Nous avons accompagné l'échographie d'une palpation afin d'obtenir un score d'état corporel validé pour les cerfs muets (Cook et al. 2007) afin d'aider à estimer l'état nutritionnel des animaux qui avaient catabolisé leurs réserves de graisse sous-cutanée ( $< 5,6\%$  de graisse corporelle sans ingestion ; IFBFat). Nous avons ensuite combiné la masse corporelle, le score de condition physique et l'épaisseur maximale de la graisse de la croupe pour estimer le pourcentage d'IFBFat selon les relations ( $r^2 = 0,81$ ,  $P < 0,001$ ) et les équations fournies par Cook et al. (2010). Lorsque la masse corporelle n'était pas disponible, nous avons utilisé les mesures du tour de poitrine pour estimer la masse corporelle ( $r^2 = 0,74$ ) afin de calculer l'IFBFat (Cook et al. 2010). Nous avons également converti les indices de graisse rénale recueillis entre 1985 et 1996 (Kucera 1988, Pierce et al. 2012) à l'aide d'équations standard (Cook et al. 2007) afin d'obtenir des estimations de l'IFBFat pendant cette période ( $r^2 = 0,84$ ), ce qui a permis d'établir une tendance à long terme de l'état nutritionnel des cerfs.

Nous avons également utilisé l'échographie en mars pour déterminer les taux de gestation et de fœtus des femelles capturées (Stephenson et al. 1995). Nous avons rasé l'abdomen caudal gauche derrière la dernière côte et appliqué un lubrifiant pour faciliter le balayage trans-abdominal à l'aide d'un transducteur de 3 MHz. Une fois l'échographie terminée, nous avons équipé de nombreux (environ 60/an) femelles gestantes **d'émetteurs vaginaux implantables** (VIT) entre 2006 et 2008 ; nous avons utilisé des VIT (M3930, Advanced Telemetry Systems) pour faciliter la localisation et la capture des faons de cerfs muets. Nous avons inséré les VIT à l'aide d'une technique similaire à celle décrite par Bishop et al. (2007). Nous avons placé les VIT à environ 20 cm dans le canal vaginal, ou jusqu'à ce que les ailettes en silicone du VIT soient fermement pressées contre le col de l'utérus. Nous avons utilisé un interrupteur thermosensible qui augmentait la fréquence des impulsions de transmission de 40 à 80 impulsions par minute lorsque la température descendait en dessous de 32°C, ce qui indiquait que le VIT était expulsé par la biche et que la naissance du petit était imminente. Les émetteurs implantés dans le vagin ont été utilisés sans problèmes de reproduction ni effets sur la survie des femelles, et constituent une technique pratique pour localiser les lieux de naissance et les nouveau-nés (Carstensen et al. 2003, Johnstone-Yellin et al. 2006, Bishop et al. 2007).

#### *Nouveau-nés*

Entre 2006 et 2008, nous avons localisé et capturé 119 faons de cerfs muets entre le 15 juin et le 20 juillet en recherchant et en observant les femelles qui présentaient un comportement post-partum et en localisant les VIT expulsés. Nous avons localisé les femelles équipées d'un collier émetteur et avons surveillé les VIT à la recherche de signes de mise bas chaque jour à l'aube pendant la période de mise bas (c'est-à-dire du 15 juin au 31 juillet) à l'aide d'un avion à voilure fixe Cessna 180 (Cessna Aircraft Company, Wichita, KS) équipé de deux antennes H à deux éléments, et avons utilisé la télémétrie au sol pour localiser le VIT et la femelle équipée d'un collier émetteur le plus rapidement possible. Nous avons utilisé la localisation du VIT et la localisation et le comportement de la femelle pour identifier les zones de recherche.

Lorsque nos recherches au sol n'ont pas permis de trouver les nouveau-nés, nous avons évalué si l'emplacement du VIT était bien le lieu de naissance et avons confirmé cette hypothèse en observant l'état de gestation et le comportement de la femelle équipée d'un collier émetteur. Si la femelle semblait avoir mis bas et que du personnel était disponible, nous avons tenté de l'observer à une distance suffisante ( $\geq 300$  m, en fonction du terrain et de la couverture) pour éviter de la déranger, et nous avons utilisé son comportement post-partum pour localiser les faons (Monteith et al. 2007). En plus des femelles équipées d'un collier émetteur et d'un VIT, nous avons observé de manière opportuniste des femelles choisies au hasard à l'aube à l'aide de jumelles (6-15×) ou de longues-vues (20-50×), et localisé les nouveau-nés en nous concentrant sur les adultes qui présentaient un comportement maternel (Huegel et al. 1985, Carstensen et al. 2003). Lorsque nous localisions un nouveau-né, nous marchions jusqu'à l'endroit où il se trouvait et effectuions des recherches au sol pour localiser et capturer les jeunes cerfs muets.

Nous avons capturé les cerfs nouveau-nés à la main et les avons placés dans un sac en tissu contenant de l'armoise afin de minimiser le transfert d'odeur, même si cela n'a probablement eu que peu d'influence sur l'abandon potentiel (Bowyer et al. 1998a, Carstensen et al. 2003).

Nous avons déterminé le sexe de chaque nouveau-né et mesuré la croissance de ses sabots à l'aide d'un pied à coulisse (Robinette et al. 1973, Brinkman et al. 2004). Nous avons déterminé le poids de chaque nouveau-né dans le sac en tissu à 0,1 kg près à l'aide d'un pèse-personne à ressort. Nous avons enregistré les coordonnées géographiques de chaque site de capture à l'aide d'un appareil GPS (système de positionnement global) et avons traité rapidement tous les nouveau-nés afin de minimiser le risque d'abandon ou d'attraction des prédateurs (Livezey 1990). Nous avons équipé tous les faons d'un collier radio extensible (Advanced Telemetry Systems, Inc. ; Telemetry Solutions, Walnut Creek, Californie) avec un délai de mortalité de 4 heures. Les méthodes de recherche et de capture des animaux ont été approuvées par un comité indépendant de protection et d'utilisation des animaux de l'université d'État de l'Idaho (protocole : 650-0410), étaient conformes aux directives relatives à la recherche sur les mammifères sauvages adoptées par l'American Society of Mammalogists (Gannon et al. 2007) et suivaient les protocoles du California Department of Fish and Game pour la contention des ongulés.

### **Surveillance des cerfs et mortalité par cause spécifique**

Nous nous sommes efforcés de surveiller tous les cerfs muets équipés d'un collier émetteur à l'aide d'un système de télémétrie au sol dans leur aire de répartition hivernale  $\geq 3$  jours par semaine d'octobre à avril afin de déterminer leur survie et leur mortalité par cause spécifique. Pendant l'été, nous avons tenté de surveiller quotidiennement les nouveau-nés équipés d'un collier émetteur à partir d'un avion à voilure fixe et d'un système de radiotélémétrie au sol depuis leur capture jusqu'au 31 août au moins, date à laquelle le risque de mortalité était le plus élevé (Bishop et al. 2009) ; nous avons ensuite surveillé les jeunes cerfs environ 3 jours par semaine. **L'absence quasi totale de routes dans l'aire de répartition estivale de 2 800 km<sup>2</sup> a empêché la surveillance fréquente de la plupart des femelles adultes dans cette aire.** **Par conséquent,** nous n'avons souvent pas détecté la mortalité des adultes pendant l'été pendant  $\geq 1$  semaine, ce qui a réduit la probabilité de déterminer la cause du décès. Nous avons essayé de localiser chaque animal au moins une fois entre le 15 juin et le 30 septembre afin de déterminer leur occupation estivale et leur statut migratoire. Nous avons regroupé les animaux en fonction de leur résidence estivale, que nous avons définie par leur utilisation de l'aire de répartition estivale à l'est ou à l'ouest de la crête de la Sierra. Afin d'illustrer les changements relatifs dans la densité des individus qui ont migré vers le côté est ou ouest de la crête de la Sierra, nous avons développé une mesure du changement relatif de densité entre les décennies en utilisant les emplacements estivaux des femelles équipées d'un collier émetteur (c'est-à-dire un seul emplacement par femelle chaque été) obtenus à l'aide de la télémétrie aérienne pour les étés 1984-1987 (Kucera 1988), 1998 et 2008. À partir de ces emplacements estivaux, nous avons calculé la distance euclidienne par rapport à la femelle la plus proche pour chaque pixel de 30 m dans notre zone d'étude. Nous avons ensuite élaboré une carte où l'ombrage par pixel était basé sur le changement relatif de densité, que nous avons déterminé en soustrayant la distance euclidienne pour chaque pixel entre 1998 et 1984, 1987 et 2008, et 1998.

La surveillance fréquente des animaux dans leur aire de répartition hivernale et des nouveau-nés pendant l'été nous a généralement permis de détecter la mortalité suffisamment tôt pour déterminer la cause immédiate du décès. Lorsque des cas de mortalité étaient détectés, nous utilisions la télémétrie au sol pour localiser les carcasses le plus rapidement possible ( $< 8$  heures). Nous examinions les carcasses afin d'estimer la date du décès en fonction de l'état



de décomposition et de l'état général de l'animal. Nous évaluons et enregistrons l'emplacement et la disposition de la carcasse, la présence et la position des marques de dents, les hémorragies ou ecchymoses ante et post mortem, les fractures et les organes restants, le cas échéant. Nous avons identifié d'autres preuves physiques de prédation, notamment des traces et des excréments (Elbroch 2003), et avons prélevé des poils pour confirmer l'identité du prédateur responsable (Moore et al. 1997). Lorsque nous ne pouvions pas déterminer la cause du décès, nous transportons la carcasse au laboratoire pour y effectuer une autopsie ; nous avons effectué des autopsies sur le terrain lorsque la distance ou un emplacement précaire empêchaient le transport de la carcasse depuis le terrain.

Nous avons classé les causes immédiates de la mort comme suit : 1) prédation ; 2) malnutrition, qui comprenait les nouveau-nés petits et émaciés dont la carcasse était intacte et ne présentait aucun signe de prédation, et les adultes dont la graisse médullaire du fémur était inférieure à 25% ; 3) autres causes naturelles si la carcasse était intacte, ne présentait aucun signe de prédation, de malnutrition ou de traumatisme, et si l'examen post mortem indiquait une infection ou une maladie potentielle ; 4) accident si la carcasse était principalement intacte avec des os cassés ou d'autres traumatismes physiques antérieurs à la mort, y compris les collisions entre des cerfs et des véhicules ; ou 5) indéterminée si la cause du décès ne pouvait être classée dans l'une des catégories susmentionnées ou si l'absence de preuves empêchait de déterminer la cause du décès. Pour les décès liés à la prédation, nous avons tenté d'identifier le prédateur responsable du décès.

Pour les nouveau-nés, nous avons inclus l'abandon comme cause immédiate de la mort si le nouveau-né était apparemment en bonne santé et si l'autopsie post mortem révélait une caillotte vide ou contenant de la terre et de la végétation plutôt que du lait, ce qui indique l'absence d'allaitement (Church 1988). Lorsque cela était possible, nous avons prélevé les fémurs des animaux morts et évalué la moelle osseuse en fonction de son apparence et de sa texture ; nous avons également estimé la teneur en graisse de la moelle osseuse sur la base du pourcentage de poids sec (Neiland 1970). Nous avons considéré la cause immédiate de la mortalité comme la cause ultime, à l'exception des animaux adultes qui avaient un score visuel de 1 (moelle rouge et fluide) et une teneur en graisse de la moelle osseuse <25% (Neiland 1970). Une teneur en graisse de la moelle osseuse <25% est indicative de malnutrition et d'épuisement des dernières réserves de graisse restantes (Mech 2008) ; nous avons considéré que la cause de mortalité était la malnutrition dans ces cas, indépendamment des indicateurs immédiats de décès (Ratcliffe 1980, Depperschmidt et al. 1987).

Nous avons défini le **statut de recrutement** des femelles équipées d'un collier émetteur en fonction du nombre de petits identifiés chaque automne, que nous avons déterminé lorsque les femelles sont arrivées dans leur aire d'hivernage entre fin octobre et novembre, alors que les liens mère-petit étaient encore intacts (Bonenfant et al. 2005). Nous avons localisé chaque femelle équipée d'un collier émetteur et nous nous sommes approchés à portée visuelle (<200 m) à l'aide d'un système de télémétrie au sol. Nous avons observé chaque femelle à l'aide de jumelles ou de longues-vues jusqu'à ce que nous puissions déterminer avec certitude le nombre de petits, que nous avons identifiés en observant l'allaitement et d'autres comportements maternels (Monteith et al. 2011).

## Recensements de population

Nous avons effectué deux recensements par hélicoptère en janvier afin d'estimer le nombre de cerfs hivernant dans la Round Valley et la proportion de femelles adultes, de mâles adultes et de jeunes dans la population. Nous avons effectué les recensements à bord d'un Bell Jet Ranger 206 BIII (Bell Helicopter, Hurst, Texas) avec trois observateurs ; nous avons retiré les portes afin d'améliorer la visibilité (Clancy 1999). Les transects aériens recouvraient l'ensemble de l'aire de répartition hivernale jusqu'à une altitude où les traces de cerfs n'étaient plus visibles dans la neige. Nous avons établi l'emplacement du transect initial de manière aléatoire, mais les transects suivants étaient parallèles au transect initial et espacés d'environ 0,4 km. Nous avons également calibré des points de référence sur les montants de porte de l'hélicoptère afin de permettre aux observateurs d'estimer les distances par rapport à la ligne centrale jusqu'à 200 m.

Pour les relevés de la composition de la population, nous avons effectué des transects aériens avec trois observateurs et classé les cerfs au fur et à mesure que nous les rencontrions. Pour chaque groupe ou individu rencontré, nous avons identifié la taille et la composition de chaque groupe, qui comprenait des mâles adultes, des femelles adultes et des jeunes ( $< 1$  an). Le biais de visibilité entre les sexes et les classes d'âge a probablement été réduit au minimum (Bonenfant et al. 2005), car nous avons recueilli nos données sur la composition du troupeau à l'aide d'enquêtes par hélicoptère sur l'aire de répartition hivernale, dans un habitat ouvert de steppe à armoise, en janvier. La taille des échantillons était généralement supérieure à  $1/3$  de l'estimation de la population. Nous avons calculé les ratios d'âge et leurs erreurs types selon Bowden et al. (1984), qui supposait un échantillonnage sans remplacement.

Nous avons obtenu la taille de la population à partir d'un décompte total des cerfs avant 1994 (Pierce et al. 2012), pour lequel il n'existait aucune mesure de variance, car il s'agissait de recensements. Par la suite, nous avons estimé la taille de la population à partir des cerfs marqués dans la Round Valley (Chao et Huggins 2005). Au cours de ces enquêtes de marquage et de recouplement, nous avons noté le nombre de cerfs femelles marqués dans chaque groupe, mais nous n'avons pas classé les cerfs en fonction de leur classe d'âge ou de leur sexe, ce qui a permis au pilote de ne pas avoir à s'écarter de la ligne de transect pour ensuite tenter d'y revenir. Le pilote a essayé de maintenir une altitude de 25 m au-dessus du niveau du sol (AGL) et une vitesse aérienne d'environ 75 km/h.

Nous avons utilisé la modification de Chapman (1951) de l'estimateur de Lincoln-Petersen pour calculer des estimations non biaisées et la variance associée de la taille de la population de cerfs muets à partir des données de repérage collectées lors des relevés annuels par hélicoptère. Nous avons supposé que les animaux marqués, avaient une visibilité similaire à celle des animaux non marqués (White et Shenk 2001) et que la population était géographiquement et démographiquement fermée pendant la période d'étude, sur la base de la télémétrie aérienne ou terrestre effectuée immédiatement avant chaque relevé aérien afin de confirmer le nombre de cerfs marqués présents dans la zone d'étude. Nous n'avons pas identifié les animaux marqués individuellement pendant l'étude ; nous avons donc supposé une homogénéité dans la probabilité d'observation par individu. Nous reconnaissons que s'il existait une hétérogénéité dans les probabilités d'observation des individus, nos estimations d'erreur pourraient être biaisées. **Cependant**, tout biais causé par des différences de visibilité entre les individus était probablement minime, en raison de l'habitat ouvert de l'aire d'hivernage de Round Valley.

## Analyses statistiques

### *Approche de modélisation*

Nous avons modélisé la survie des nouveau-nés et des adultes, la mortalité par cause spécifique, les taux de reproduction, l'état nutritionnel, les ratios sexe/âge et le taux fini de croissance démographique ( $\lambda$ ) des cerfs muets en fonction de variables prédictives représentatives de trois niveaux différents : population, individu et mère. Les covariables au niveau de la population étaient des facteurs environnementaux ou des variables correspondant à l'ensemble de la population ou à une grande partie de celle-ci. Les covariables au niveau de l'individu étaient des attributs uniques des individus, et les variables maternelles étaient les caractéristiques de la mère d'un nouveau-né particulier. Nous avons d'abord évalué les effets des covariables au niveau de la population et conservé les variables identifiées comme influentes dans cette première étape de l'analyse (Arnold 2010, Monteith et al. 2011, Grovenburg et al. 2012a), puis nous les avons utilisées pour la même analyse en incorporant des variables au niveau individuel, puis au niveau maternel lorsque cela était pertinent. Nous avons donc modélisé les variables de réponse en 1 à 3 étapes selon les niveaux susmentionnés. Nous avons mené nos analyses selon cette approche en 2 ou 3 étapes, car les covariables au niveau individuel ou maternel n'étaient pas disponibles pour tous les animaux, et les facteurs au niveau de la population et au niveau individuel peuvent avoir des effets différents sur les caractéristiques du cycle biologique (Monteith et al. 2011, 2013). Nous avons également effectué une analyse supplémentaire qui ne comprenait que les données de 2002 à 2008 afin d'évaluer les relations liées aux caractéristiques du cycle biologique des femelles en automne, car les efforts de capture en novembre n'ont eu lieu que pendant ces années.

Nous avons utilisé une approche informationnelle pour évaluer l'importance des variables. À chaque étape de l'analyse, nous avons évalué toutes les combinaisons possibles de variables prédictives que nous avons supposées influencer la variable de réponse (Whittingham et al. 2006, Arnold 2010, Doherty et al. 2010). Pour chaque modèle, nous avons calculé le critère d'information d'Akaike ajusté pour les petits échantillons ( $AIC_c$ ),  $\Delta AIC_c$ , et le poids d'Akaike ( $w_i$ ; Burnham et Anderson 2002). Nous avons ensuite calculé les estimations des paramètres moyennés du modèle et les intervalles de confiance associés à 90%, sur la base d'erreurs types inconditionnelles. Le moyennage du modèle a minimisé les effets des paramètres non informatifs, fournissant ainsi une évaluation prudente de l'importance des variables (Whittingham et al. 2006, Arnold 2010, Doherty et al. 2010). Nous avons déterminé si les estimations des paramètres moyennés par modèle différaient de zéro en fonction du chevauchement ou non de leurs intervalles de confiance à 90% avec zéro. Nous avons utilisé des pondérations d'importance, calculées comme la somme de  $w_i$ ; dans tous les modèles contenant cette variable particulière (Burnham et Anderson 2002, Arnold 2010, Doherty et al. 2010, Monteith et al. 2011), pour évaluer le classement relatif de chaque variable prédictive. Nous avons conservé les variables de l'étape précédente d'une analyse si l'estimation du paramètre différait de zéro (c'est-à-dire si l'IC à 90% ne chevauchait pas 0) ou si elle avait une pondération d'importance  $>0,50$  (Arnold 2010, Monteith et al. 2011). Afin de représenter au mieux les relations entre une variable prédictive spécifique et une variable de réponse dans les figures, nous avons utilisé le modèle supérieur ( $\Delta AIC_c = 0$ ) de toutes les combinaisons possibles de variables et modélisé les effets attendus (axe y) de la variable

d'intérêt (axe x) dans la plage observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne (ou à d'autres valeurs spécifiées).

Nous avons évalué les interactions biologiquement significatives entre les variables prédictives à l'aide du modèle global à chaque étape de l'analyse, en fonction du chevauchement des intervalles de confiance de l'estimation des paramètres pour l'interaction avec 0 et de l'amélioration de l'ajustement du modèle ( $<2 \Delta AIC_c$ ) résultant de l'inclusion du terme d'interaction. Nous avons supprimé de l'analyse tous les termes d'interaction dont les intervalles de confiance chevauchaient zéro et qui n'entraînaient pas d'amélioration de l'ajustement du modèle, car l'inclusion de ces termes d'interaction peut modifier les estimations moyennes du modèle de la contrepartie indépendante de ces termes. En outre, pour les modèles spécifiques à l'âge, nous avons évalué à la fois l'inclusion de l'effet quadratique de l'âge ( $\text{âge}^2$ ) et un modèle seuil de l'âge ( $\ln[\text{âge}]$ ), car les relations démographiques et morphométriques avec l'âge peuvent prendre de nombreuses formes (Nussey et al. 2011). Nous avons conservé l'âge<sup>2</sup> ou  $\ln(\text{âge})$  si son inclusion entraînait une amélioration de l'ajustement du modèle.

#### *Variables prédictives*

Pour chaque niveau d'analyse, nous avons développé un ensemble de variables a priori basées sur la littérature et qui, selon nous, pouvaient influencer ou être liées à la variable de réponse, avec pour objectif global d'évaluer les effets de la nutrition sur les caractéristiques du cycle de vie du cerf mulot (voir les annexes A-O pour la liste complète des variables). Les variables prédictives au niveau de la population (**Tableau 1**) comprenaient des variables environnementales telles que les conditions météorologiques, des variables catégorielles qui s'appliquaient à une grande partie de la population (par exemple, la résidence estivale) et des mesures annuelles de l'état ou des performances de la population de cerfs muets (par exemple, la moyenne Mar IFBFat). Au niveau individuel, les variables comprenaient les caractéristiques du cycle biologique correspondant à chaque individu (par exemple, l'âge, le statut de recrutement, l'IFBFat ; **Tableau 2**), et les variables au niveau maternel étaient les caractéristiques de la mère d'un nouveau-né spécifique (par exemple, l'âge, l'IFBFat ; **Tableau 2**). Nous avons évalué la multicollinéarité entre toutes les variables prédictives à chaque étape de l'analyse et n'avons pas autorisé les variables corrélées ( $r > |0,50|$ ) à entrer dans le même modèle.

**La croissance du bitterbrush**, principale source de fourrage hivernal pour les cerfs muets dans la Sierra Nevada (Kucera 1997, Pierce et al. 2004), a été largement influencée ( $r^2 = 0,65$ ,  $P = 0,001$ ) par la teneur en eau du manteau neigeux du mois d'avril précédent (**Fig. 2** ; Pierce et al. 2012). **En conséquence, la nutrition saisonnière a été influencée par les chutes de neige de l'année précédente, mais la disponibilité de fourrage par habitant a été déterminée par la relation entre le manteau neigeux et le nombre d'individus présents l'année suivante** (Pierce et al. 2012, Monteith et al. 2013). Nous avons donc calculé un **indicateur** de la disponibilité du fourrage dépendant de la densité, basé sur le quotient de la teneur en eau du manteau neigeux au cours du mois d'avril précédent et du nombre estimé de femelles pour cette année-là (manteau neigeux par habitant ; cm/femelle). Cette variable intégrait les facteurs qui influençaient la croissance du fourrage et la densité de population afin d'obtenir un indice de la disponibilité du fourrage dépendant de la densité. Notre mesure de la couche de neige par

habitant était similaire aux relations établies pour les ongulés africains, où la croissance des plantes était fortement associée aux précipitations, mais où l'influence sur la démographie dépendait de l'abondance relative actuelle des herbivores (c'est-à-dire le nombre d'animaux par kg d'herbe verte ; Sindair et al. 1985). Nous avons inclus le nombre estimé de femelles plutôt qu'une estimation de la population, car les mâles et les femelles se partagent l'utilisation des ressources pendant une grande partie de l'année (McCullough 1979 ; Bowyer 1984, 2004 ; Kie et Bowyer 1999). Nous avons évalué l'importance relative d'inclure soit l'enneigement par habitant, soit l'enneigement et le nombre de femelles, soit leur interaction sur la base de l' $\Delta AIC_c$  pour chaque analyse distincte, puis nous avons inclus la ou les variables les plus influentes dans le reste des ensembles de modèles.

Nous avons également inclus l'emplacement de la résidence estivale comme variable prédictive, car les cerfs qui hivernent dans la Round Valley résident dans des zones disparates situées de part et d'autre de la crête de la Sierra, et les schémas de cycle de vie peuvent différer entre les femelles résidant dans différentes zones (Monteith et al. 2011). Nous avons codé les femelles présentes du côté ouest comme 0 et celles résidant du côté est de la crête de la Sierra comme 1 (Tableau 1).

**Tableau 1.** Définitions des variables prédictives utilisées pour évaluer les facteurs qui influencent les caractéristiques du cycle biologique du cerf mulet au niveau de la population

| Level      | Predictor             | Units         | Definition                                                                                                                |
|------------|-----------------------|---------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Population | Summer residency      | East or west  | Side of the Sierra crest occupied during summer (east = 1; west = 0)                                                      |
|            | Spring precipitation  | cm            | Total precipitation during May–June                                                                                       |
|            | Spring temperature    | ° C           | Mean temperature during May–June                                                                                          |
|            | Summer precipitation  | cm            | Total precipitation during July–October                                                                                   |
|            | Summer temperature    | ° C           | Mean temperature during July–October                                                                                      |
|            | Monthly precipitation | cm            | Total monthly precipitation                                                                                               |
|            | Monthly temperature   | ° C           | Mean of daily temperature per month                                                                                       |
|            | Snowpack              | cm            | Water content of snowpack during the previous April                                                                       |
|            | Number females        | Estimate      | Number of females on winter range                                                                                         |
|            | Per capita snowpack   | cm/female     | Water content of the previous April snowpack divided by the estimated number of females in the population                 |
|            | Mean litter size      | Number/female | Mean number of fetuses per adult female in March                                                                          |
|            | Mean Mar IFBFat       | %             | Mean ingesta-free body fat (IFBFat) of adult females during March                                                         |
|            | Mean Nov IFBFat       | %             | Mean IFBFat of adult females during November                                                                              |
|            | Stage                 | Category      | Stage-specific variable allowing survival of neonates to vary during the first 4 weeks, with constant survival thereafter |
|            | Month                 | Category      | Nuisance parameter allowing response variable to vary as a function of month                                              |
|            | Year                  | Category      | Nuisance parameter allowing response variable to vary as a function of year                                               |

### Survie

Nous avons utilisé le modèle à destin connu du programme MARK (White et Burnham 1999), qui tient compte de l'entrée et de la sortie échelonnées des animaux équipés de colliers émetteurs (Kaplan et Meier 1958, Pollock et al. 1989), pour estimer la survie et déterminer les facteurs qui influencent la survie saisonnière des femelles adultes (> 1 an) de cerfs mulets. Nous avons d'abord estimé la survie en hiver (novembre-avril) et en été (mai-octobre) des femelles en âge de procréer (2 à 9 ans), sans ajouter de covariables, en permettant à la survie de varier chaque mois au cours de chaque saison et en estimant ainsi la survie sans hétérogénéité introduite par la différence de capacité de survie des femelles jeunes ou âgées. Nous avons estimé la survie annuelle comme le produit de la survie estivale et hivernale au cours des années et avons utilisé la méthode delta pour calculer les variances associées (Seber 1982).

**Tableau 2.** Définitions des variables prédictives utilisées pour évaluer les facteurs qui influencent les caractéristiques du cycle biologique du cerf mulet au niveau individuel et maternel



| Level      | Predictor                 | Units       | Definition                                                                                             |
|------------|---------------------------|-------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Individual | Age and age <sup>2</sup>  | yrs         | Age of individual females                                                                              |
|            | Mar IFBFat                | %           | Ingesta-free body fat (IFBFat) of individual females during March                                      |
|            | Nov IFBFat                | %           | IFBFat of individual females during November                                                           |
|            | Mar body mass             | kg          | Body mass of individual females during March                                                           |
|            | Nov body mass             | kg          | Body mass of individual females during November                                                        |
|            | Litter size               | Number      | Number of fetuses as determined during neonate capture or March ultrasonography for individual females |
|            | Recruitment status        | Number      | Number of young-at-heel in autumn for individual females                                               |
|            | Sex                       | Category    | Male or female                                                                                         |
|            | Julian birth              | Julian date | Estimated date of birth via vaginal implants or hoof growth of neonate                                 |
|            | Deviation from mean birth | Days        | Number of days prior to or post mean birth dates per year                                              |
| Maternal   | Birth mass                | kg          | Estimated body mass of neonates at birth                                                               |
|            | Age at death              | Days        | Age at death based on estimated date of birth for neonates                                             |
|            | Age and age <sup>2</sup>  | yrs         | Age of dam                                                                                             |
|            | Mar IFBFat                | %           | IFBFat of dam the preceding March                                                                      |
|            | Mar body mass             | kg          | Body mass of dam the preceding March                                                                   |

Par la suite, nous avons modélisé les facteurs qui affectaient la survie pendant l'hiver et l'été séparément pour toutes les femelles âgées de plus d'un an. Nous nous attendions à ce que les facteurs environnementaux et individuels affectent la survie différemment selon les saisons, en raison des différences dans les cycles de vie des cerfs entre les saisons. **Par conséquent**, nous avons modélisé la survie mensuelle séparément pendant deux périodes de six mois en fonction de covariables environnementales et individuelles à l'aide de l'approche de modélisation susmentionnée. Nous avons censuré les femelles adultes décédées dans les 14 jours suivant leur capture afin d'éviter de sous-estimer la survie des individus morts pour des raisons liées à la capture.

Nous avons déterminé la date de naissance de chaque nouveau-né à partir d'une combinaison de caractéristiques comportementales, du sabot et du nombril (Haugen et Speake 1958, Brinkman et al. 2004, Haskell et al. 2007). Nous avons considéré que tous les nouveau-nés que nous avons capturés avec un pelage humide, un ombilic humide ou à l'aide d'un VIT expulsé avaient 0 ou 1 jour, après avoir évalué ces caractéristiques. Pour tous les autres, nous avons estimé l'âge des cerfs muets nouveau-nés en nous basant sur la croissance des nouveaux sabots à l'aide de l'équation de Robinette et al. (1973), où l'âge (en jours) = croissance moyenne des sabots (en mm)  $\times$  2,55-6,3. Plus récemment, Haskell et al. (2007) ont fourni une équation supplémentaire pour estimer l'âge des faons de cerf mulet ; **cependant**, nous avons choisi de ne pas utiliser leur équation, car une croissance négative des sabots est nécessaire pour qu'un faon ait moins de 5 jours. Nous avons supposé que la masse des nouveau-nés au moment de leur capture, correspondait à leur masse à la naissance pour les nouveau-nés âgés de moins d'un jour au moment de leur capture. Pour les nouveau-nés plus âgés, nous avons calculé rétrospectivement la masse à la naissance à partir de la pente de la régression entre la masse corporelle et l'âge au moment de la capture pour tous les nouveau-nés de notre étude (masse [kg] =  $2,76 + \text{âge} \times 0,27$  ;  $r^2 = 0,67$ ,  $P < 0,001$ ) ; les taux de croissance étaient similaires entre les sexes ( $F_{1,110} = 1,39$ ,  $P = 0,24$ ). Nous avons multiplié l'âge du nouveau-né (basé sur la croissance des sabots) par la pente de l'équation précédente, puis soustrait le produit de la masse corporelle au moment de la capture. Nous reconnaissons que nos estimations de la masse à la naissance pour les nouveau-nés âgés de plus d'un jour pourraient être affectées par la faible précision des équations de croissance des sabots ou par les différences de taux de croissance entre les nouveau-nés (Haskell et al. 2007). **Néanmoins**, 76% des nouveau-nés de notre échantillon avaient moins de 2 jours et les estimations du poids à la naissance étaient presque identiques pour les nouveau-nés capturés à la naissance ( $\bar{x} = 2,76$  kg, SE = 0,089, intervalle : 1,0-4,0) et pour les nouveau-nés plus âgés pour lesquels nous avons calculé rétrospectivement le poids à la naissance ( $\bar{x} = 2,75$  kg, SE

= 0,075, intervalle : 1,86-4,1). **Par conséquent**, l'estimation de l'âge au moment de la capture et du poids à la naissance devrait avoir un effet limité sur nos analyses.

Nous avons utilisé le modèle « known-fate » du programme MARK (White et Burnham 1999) pour estimer la survie et déterminer les facteurs qui influençaient la survie des faons de cerf mulet au niveau de la population, des individus et des mères. Nous avons estimé la survie avant le sevrage des jeunes cerfs muets chaque semaine, de la naissance jusqu'à l'âge de 20 semaines (140 jours ; environ juillet-octobre), moment auquel nous avons considéré que les jeunes cerfs muets étaient sevrés (Sadleir 1980). Pour les antécédents de rencontre dans le modèle à destin connu, nous avons placé tous les événements, y compris la capture, le suivi de la survie, la mortalité et les censeurs, dans des intervalles d'une semaine. Les nouveau-nés âgés  $\leq 1$  semaine au moment de leur capture ont été inclus dans l'analyse de survie au cours du premier intervalle ; les nouveau-nés âgés  $> 1$  semaine et  $\leq 2$  semaines au moment de leur capture ont été inclus dans l'analyse au cours du deuxième intervalle, et ainsi de suite. Nous avons censuré à droite tous les animaux qui ont perdu prématurément leur collier ( $n = 4$ ), car la censure était probablement indépendante du sort du nouveau-né.

Nous avons d'abord modélisé la survie estivale des nouveau-nés jusqu'à l'âge de 20 semaines à l'aide d'un modèle dépendant du temps qui permettait à la survie de varier de manière aléatoire d'une semaine à l'autre, puis nous avons représenté graphiquement les estimations hebdomadaires de survie obtenues afin d'identifier les périodes de survie constante (Barber-Meyer et al. 2008). La survie a varié au cours des quatre premières semaines de vie, mais est restée relativement constante par la suite, ce qui était prévisible en raison de l'évolution des schémas de vulnérabilité des jeunes à la prédation, de l'activité des jeunes cerfs et du degré d'association avec la mère (Haskell et al. 2010).

**En conséquence**, nous avons développé un modèle spécifique à chaque stade de vie qui permettait à la survie de varier au cours des quatre premières semaines de vie, avec une survie constante pendant les seize semaines restantes. Nous avons sélectionné ce modèle spécifique à chaque stade parmi d'autres modèles (c'est-à-dire une survie constante et une survie différente chaque semaine) à l'aide de l'AIC<sub>c</sub>, car aucun autre modèle candidat ne se situait dans une fourchette de  $2 \Delta AIC_c$ . Par la suite, nous avons utilisé ce modèle spécifique à chaque stade et ajouté des facteurs que nous avons prédit comme influençant la survie des nouveau-nés au niveau de la population ( $n = 119$ ), de l'individu ( $n = 113$ ) ou de la mère ( $n = 73$ ) en utilisant la même approche de modélisation décrite précédemment pour évaluer l'importance des variables.

Nous avons émis **l'hypothèse** que les effets du poids à la naissance et de l'état de la mère sur la survie des nouveau-nés dépendraient de l'âge. Nous avons prédit que le poids à la naissance serait le plus influent au cours des premières semaines de vie, car il affecte la viabilité des nouveau-nés (Verme 1962, Sams et al. 1996, Keech et al. 2000, Carstensen et al. 2009), tandis que les effets de l'état maternel sur le développement et la survie de la progéniture devraient être plus importants lorsque l'approvisionnement maternel et les coûts énergétiques de la lactation augmentent (Sadleir 1982, Taillon et al. 2012). Nous avons donc évalué des modèles intégrant un effet dépendant de l'âge du poids à la naissance en ajoutant la covariable « poids à la naissance » à partir de la première semaine seulement, puis en

ajoutant progressivement les semaines jusqu'à la quatrième semaine, et nous avons comparé ces modèles à un modèle tenant compte de l'effet du poids à la naissance de la première à la vingtième semaine. **De même**, au niveau maternel, nous avons intégré un effet dépendant de l'âge de l'état nutritionnel maternel de 1 à 20 semaines, puis nous avons supprimé progressivement les semaines de 1 à 4. Cela nous a permis d'évaluer directement notre hypothèse en développant des modèles qui incluaient les effets de la masse à la naissance au cours des premières semaines de vie, puis qui passaient à un effet de l'état maternel à mesure que les nouveau-nés grandissaient. Nous avons sélectionné parmi les différentes structures pour la paramétrisation dépendante de l'âge du poids à la naissance et de l'état maternel à l'aide de l'AIC<sub>c</sub>, et avons inclus cette structure dans tous les modèles ultérieurs où les covariables poids à la naissance ou état maternel étaient incluses.

Nos données sur la survie des nouveau-nés n'étaient probablement pas totalement indépendantes (c'est-à-dire qu'elles étaient sur-dispersées), car les frères et sœurs partagent les ressources maternelles et occupent des environnements similaires dans l'espace et dans le temps (Bishop et al. 2008) ; notre échantillon comprenait 2 triplés, 31 paires de jumeaux et 51 enfants uniques. Nous avons utilisé l'analyse bootstrap dans le programme MARK pour estimer la surdispersion en générant 10 000 ensembles de données répliqués par rééchantillonnage de nos données avec remplacement (White et Burnham 1999, Bishop et al. 2008). Nous avons rééchantillonné au sein des portées de femelles adultes ; ainsi, le nombre d'échantillons dans chaque réplique était égal au nombre de femelles adultes avec des portées ( $n = 84$ ) plutôt qu'au nombre de nouveau-nés ( $n = 119$ ) dans l'ensemble de données original. Nous avons utilisé un modèle global dépendant du temps (année  $\times$  semaine) pour les analyses bootstrap afin d'éviter d'interpréter à tort un mauvais ajustement du modèle comme une sur-dispersion (Burnham et Anderson 2002). Nous avons estimé la sur-dispersion en divisant les estimations de variance théoriques par les estimations de variance empiriques calculées à partir de l'analyse bootstrap (Bishop et al. 2008). L'estimation de la sur-dispersion dans notre analyse de survie pour les nouveau-nés était de 1,18, ce qui indiquait une surdispersion modérée, similaire à celle rapportée pour les cerfs muets du Colorado (1,25 ; Bishop et al. 2008). **Par conséquent**, pour toutes les analyses de survie des nouveau-nés, nous avons fixé le facteur d'inflation de la variance ( $\hat{c}$ ) à 1,18.

### **Mortalité par cause spécifique**

Nous avons modélisé les causes de mortalité des nouveau-nés (c'est-à-dire jusqu'à l'âge de 20 semaines) pendant l'été et l'hiver en fonction de facteurs populationnels et individuels susceptibles d'influencer la cause du décès à l'aide d'une régression logistique multinomiale (Bishop et al. 2009) et de la même approche de modélisation à plusieurs étapes que nous avons décrite précédemment avec des covariables aux niveaux de la population, de l'individu et de la mère. Pour cette analyse, nous n'avons inclus que les décès, car nous souhaitions évaluer les facteurs qui influençaient la cause de mortalité et la manière dont ces causes contribuaient à la mortalité totale observée. Nous avons exclu tous les décès dont la cause était indéterminée, car ces échantillons ne fournissaient aucune information sur la cause du décès et pouvaient simplement être une combinaison de diverses sources de mortalité (Bishop et al. 2009). Nous n'avons pas pu déterminer la cause de mortalité pour 11% de tous les décès de nouveau-nés. Nous n'avons effectué que des analyses sur la mortalité par cause

spécifique pour les nouveau-nés, car la proportion de décès inconnus chez les adultes était élevée (41% des décès pendant l'hiver et 55% pendant l'été).

Pour les modèles multinomiaux, nous avons regroupé les variables de réponse de la mortalité par cause spécifique en catégories distinctes facilement identifiables afin d'obtenir des échantillons de taille suffisante. Nous avons évalué 4 catégories de mortalité néonatale : prédation par les ours ( $n = 23$ ), malnutrition ( $n = 9$ ), autres prédateurs ( $n = 19$  ; principalement des prédateurs par des canidés et des félidés) et autres causes naturelles ( $n = 12$  ; accidents, blessures, noyades ou maladies indéterminées). Après l'analyse de la mortalité par cause spécifique, nous avons calculé les taux de mortalité des nouveau-nés et des femelles adultes en combinant ces résultats avec nos analyses de survie. Nous avons estimé les taux de mortalité par cause spécifique pour les nouveau-nés en nous basant sur le produit des probabilités de chaque cause de mortalité et du taux de mortalité global issu de nos analyses de survie, que nous avons calculé de 1 à  $\hat{S}$  (taux de survie estimé). Nous avons utilisé la méthode delta pour estimer les variances des taux de mortalité par cause spécifique pour chaque analyse (Seber 1982).

### **Reproduction et état nutritionnel**

Nous avons modélisé le poids à la naissance, le moment de la naissance, l'état de gestation, la taille de la portée, le taux de recrutement, l'IFBFat en mars, la masse corporelle en mars, l'IFBFat en novembre et la masse corporelle en novembre des femelles adultes de cerf mulet en fonction de covariables au niveau de la population et de l'individu en utilisant l'approche décrite précédemment (voir annexes C-O). Nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes (PROC MIXED, SAS Institute, Cary, NC) avec une structure à mesures répétées afin d'éviter de gonfler les degrés de liberté et de tenir compte de l'autocorrélation potentielle résultant de l'échantillonnage répété de cerfs individuels. Pour chaque analyse, nous avons utilisé l'AIC<sub>c</sub> afin de sélectionner la structure de covariance la mieux adaptée aux mesures répétées (Ferron et al. 2002) parmi celles jugées biologiquement appropriées (Verbeke et Molenberghs 2000, Yoccoz et al. 2001), et nous avons utilisé la meilleure structure de covariance dans les modèles suivants pour une analyse particulière. Nous avons pris en compte des modèles avec des structures de covariance des composantes de variance, une symétrie composée, une puissance spatiale, une exponentielle spatiale, une gaussienne spatiale et une autorégression hétérogène (Littell et al. 1996).

Nous avons effectué des analyses distinctes pour l'état de gestation des femelles âgées d'un an (1,5 an) et l'état de gestation et la taille des portées des femelles âgées de 2,5 ans ou plus afin d'éviter que la reproduction faible ou plus variable des femelles âgées d'un an n'influence indûment les modèles de reproduction spécifiques à l'âge (Gaillard et al. 2000, Bonenfant et al. 2009). Nous avons modélisé le statut de gestation des femelles d'un an à l'aide d'une régression logistique (PROC LOGISTIC dans SAS). Pour les femelles adultes âgées de  $\geq 2,5$  ans, nous avons également modélisé le statut de gestation à l'aide d'une régression logistique (PROC GLIMMIX dans SAS), mais avec une distribution de Poisson, car les femelles non gestantes étaient rares (McDonald et White 2010), et nous avons utilisé un effet aléatoire avec l'option RESIDUAL pour spécifier une structure de covariance R-side (qui est similaire aux mesures répétées dans PROC MIXED). Nous avons retiré deux femelles adultes âgées  $\geq 2,5$  ans, car elles étaient stériles pendant toutes les années de surveillance ( $> 4$  ans) et

pouvaient donc fausser les analyses sur les facteurs influençant les schémas de fécondité. L'une d'elles était incapable de tomber enceinte en raison de la position inconfortable et de la taille anormalement petite de sa vulve ; l'absence de gestation chez l'autre biche était due à des raisons inconnues.

#### *Ratios d'âge et taux de croissance de la population*

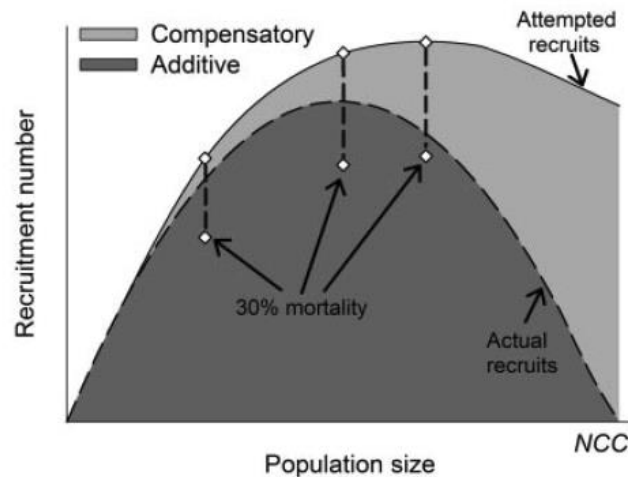
Pour les analyses au niveau de la population des ratios d'âge et du lambda, nous avons combiné nos données avec celles de Pierce et al. (2012) afin d'élargir notre ensemble de données et de renforcer notre puissance statistique pour détecter les relations au niveau de la population. Nous n'avons pas inclus les données de Kucera (1988) pour cet ensemble de modèles, à l'exception d'une analyse post hoc supplémentaire de lambda, car les tailles des échantillons étaient petites et les estimations de la variance n'étaient pas toujours disponibles. En outre, la collecte de données par Kucera (1988) a eu lieu pendant un effondrement de la population ; les modèles démographiques peuvent être trompeurs lorsqu'ils sont combinés à différentes trajectoires de croissance démographique (Pierce et al. 2012). Nous avons estimé  $\lambda$  sur la base des estimations annuelles de la population :  $\lambda_t = N_{(t+1)}/N_t$ . Nous avons utilisé des modèles linéaires généraux (PROC GLIM, SAS Institute) pour déterminer les facteurs au niveau de la population qui influençaient les ratios d'âge et  $\lambda$ . Nous avons pondéré les modèles en fonction de l'inverse de la variance autour de chaque mesure annuelle afin de tenir compte de l'incertitude de ces estimations (Neter et al. 1996).

Les conséquences de la mortalité sur la dynamique des populations varient en fonction de la proximité d'une population par rapport à son approvisionnement alimentaire (capacité de charge nutritionnelle ; NCC) et, **par conséquent**, le degré de dépendance à la densité (c'est-à-dire la limitation nutritionnelle) au sein d'une population détermine le niveau des effets compensatoires ou additifs de la mortalité (McCullough 1979, Boyce et al. 1999, Bowyer et al. 2005). Les résidus de la relation entre la capacité nutritionnelle de recrutement (c'est-à-dire les prévisions basées sur le modèle) et le recrutement réel devraient indiquer le degré d'additivité ou de compensation de la mortalité, car le potentiel nutritionnel de survie détermine les conséquences de la mortalité pour une population (Bartmann et al. 1992, Tveraa et al. 2003). **Plus précisément**, le **potentiel nutritionnel** pour le recrutement reflète le point où la mortalité passe de compensatoire à additive avec l'augmentation des taux de mortalité (Fig. 4).

Nous avons utilisé cette approche à partir de deux ensembles de données issues de nos recherches à long terme dans la Sierra Nevada : les ratios femelles jeunes/femelles adultes et le recrutement automnal des jeunes (nombre de jeunes par femelle équipée d'un collier émetteur). Pour chaque analyse, nous avons intégré des variables qui reflétaient la capacité nutritionnelle à soutenir les jeunes (c'est-à-dire l'habitat et les conditions nutritionnelles) et qui avaient été identifiées comme influentes dans des analyses précédentes, et nous avons supprimé les effets des variables qui représentaient d'autres facteurs externes non liés à la nutrition. Nous avons estimé la **capacité nutritionnelle** pour le recrutement (Fig. 4) des jeunes cerfs muets en utilisant les mêmes modèles mixtes avec des mesures répétées pour le taux de recrutement, et des modèles mixtes pondérés par l'inverse de la variance dans chaque estimation pour les ratios d'âge. Nous avons ensuite utilisé les résidus entre les prédictions basées sur le modèle du potentiel nutritionnel pour le recrutement et le recrutement mesuré



empiriquement pour déduire les conséquences relatives de la mortalité (c'est-à-dire la quantité de mortalité additive et compensatoire). Les résidus négatifs reflètent la quantité de mortalité qui était additive, car le potentiel nutritionnel pour le recrutement était supérieur à ce qui a été réalisé (Figure 4). À l'inverse, des résidus proches de zéro ou légèrement positifs indiqueraient un recrutement égal ou supérieur à ce qui était attendu sur une base nutritionnelle ; ainsi, la mortalité observée était compensatoire.

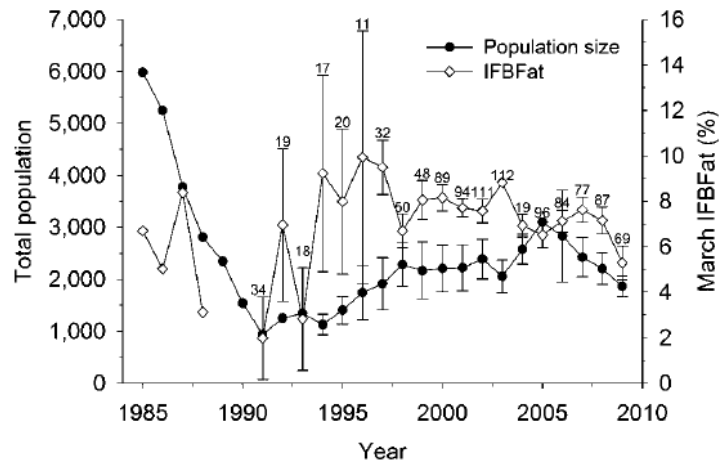


**Figure 4.** Évolution du nombre de recrues potentielles (nombre de jeunes nés) et du nombre de recrues effectives limité par des rétroactions dépendantes de la densité par rapport à la taille d'une population d'ongulés augmentant vers sa source de nourriture (capacité de charge nutritionnelle ; NCC) en l'absence d'autres facteurs de mortalité externes (c'est-à-dire la prédation). Les recrues effectives représentent le nombre de jeunes pouvant être recrutés compte tenu des limites actuelles de l'habitat via une rétroaction dépendante de la densité (c'est-à-dire le potentiel nutritionnel pour le recrutement). La différence entre le nombre de recrues potentielles et le nombre de recrues effectives représente donc la composante compensatoire de la mortalité. Il convient de noter que la position de la population par rapport à la CCN et, par conséquent, le potentiel nutritionnel pour le recrutement des jeunes, déterminent le degré de mortalité compensatoire ou additive, même lorsque les taux de mortalité restent inchangés (0,30). Adapté de McCullough (1979) et Kie et al. (2003)

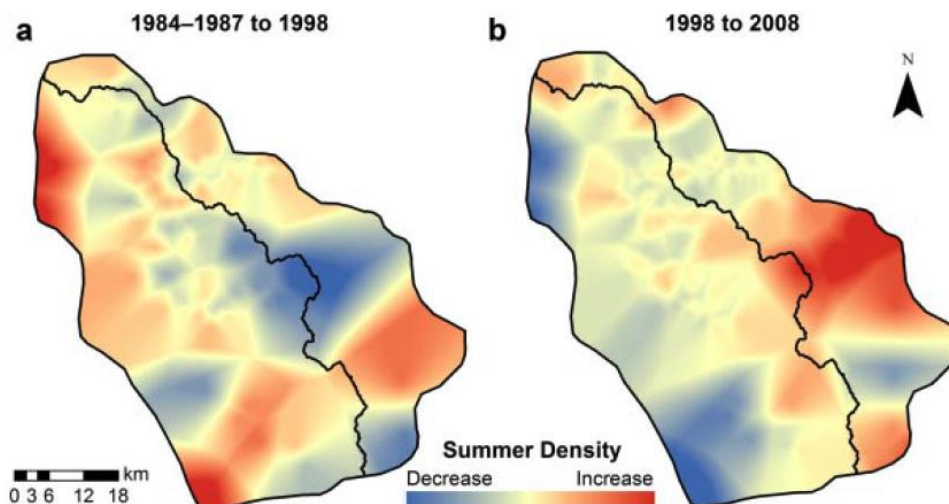
## RESULTATS

La taille moyenne de la population de cerfs muets hivernant dans la vallée de Round Valley entre 1985 et 2009 était de 2 428 animaux (fourchette : 939-5 978), mais elle était très variable (CV = 50% ; Fig. 5). Les précipitations hivernales étaient également très variables ; le coefficient de variation de la teneur en eau du manteau neigeux en avril était de 57% (Fig. 2). L'état nutritionnel moyen (IFBFat) des femelles adultes en mars variait de 2,0% à 9,9%, avec un coefficient de variation de 33%. Malgré cette variation de la taille de la population et de l'état nutritionnel, les taux de gestation (0,98 ; CV = 4,4%) et de fœtus (1,69 ; CV = 10,4%) des femelles adultes sont restés élevés, avec une variation nettement moindre.

La proportion de la population qui a migré vers le versant ouest de la crête de la Sierra a diminué, passant de 87% en 1985 à 58% au début de notre étude en 1998, puis à moins de 50% de notre échantillon marqué de femelles adultes en 2005 (Fig. 6). Ce changement dans la proportion de migrants vers le versant ouest de la population s'est produit malgré une grande fidélité aux aires de répartition estivales, ce qui indique que ce changement était dû à des facteurs démographiques plutôt qu'à des facteurs comportementaux. Sur les 251 femelles adultes que nous avons suivies pendant plus d'un été, aucune n'a jamais changé d'aire de répartition estivale pour se rendre sur le versant opposé de la crête de la Sierra, et aucun des jeunes que nous avons suivis les années suivantes ( $n = 26$ ) n'a changé de versant par rapport à celui où il était né.



**Figure 5.** Estimations annuelles de la population (cercles pleins  $\pm$  IC à 95%) de cerfs muets en janvier et graisse corporelle sans ingestion (losanges creux  $\pm$  IC à 95%) de cerfs muets femelles adultes en mars dans une aire d'hivernage à Round Valley, comté d'Inyo, Californie, États-Unis. Nous avons déterminé les estimations de population à partir des dénombrements totaux avant 1994 et des enquêtes de marquage-reconnaissance par la suite. Nous avons mesuré la graisse corporelle non ingérée (IFBFat) à l'aide d'indices de graisse rénale avant 1997 et d'échographies par la suite. Nous avons obtenu les données antérieures à 1997 auprès de Kucera 1988 et Pierce et al. (2012), et les estimations depuis 1997 sont celles de cette étude. Les tailles des échantillons pour l'IFBFat sont indiquées au-dessus des moyennes



**Figure 6.** Variation relative de la densité pendant l'été entre 1984-1987 et 1998 (a), et entre 1998 et 2008 (b), les couleurs chaudes indiquant une augmentation de la densité et les couleurs froides indiquant une diminution de la densité des cerfs muets qui migrent vers les zones d'été des deux côtés de la crête de la Sierra Nevada, en Californie, aux États-Unis. La variation relative de la densité a été mesurée comme la variation de la distance par rapport à l'emplacement le plus proche d'une femelle cerf mulet pendant l'été entre les années susmentionnées

### Survie des nouveau-nés

Le schéma spécifique à chaque stade de la survie des nouveau-nés indiquait une survie **faible**, mais généralement en augmentation au cours des quatre premières **semaines** de vie ( $\bar{x} \pm$  SE ; semaine 1 =  $0,75 \pm 0,047$  ; semaine 2 =  $0,88 \pm 0,039$  ; semaine 3 =  $0,96 \pm 0,026$  ; semaine 4 =  $0,90 \pm 0,041$ ), **et une survie relativement constante entre 5 et 20 semaines** ( $0,97 \pm 0,007$  par semaine). La survie moyenne des faons de cerf mulet jusqu'à l'âge de 140 jours entre 2006 et 2008 était de 0,33 (SE = 0,091). La survie des jeunes était influencée par le versant de la crête de la Sierra où le nouveau-né était né (Tableau 3) ; la **survie** des nouveau-nés du versant **ouest** était en moyenne de 0,13 (SE = 0,092), tandis que celle des nouveau-nés du versant **est** était en moyenne de 0,44 (SE = 0,11). Au niveau **individuel**, nous avons évalué l'hypothèse selon laquelle les effets du poids à la naissance et de l'état nutritionnel des

mères sur la survie des nouveau-nés dépendaient de l'âge, les effets du poids à la naissance sur la survie se manifestant tôt dans la vie (< 1 mois) et les effets de l'état maternel étant plus marqués lorsque les besoins en lactation augmentent ( $\geq 4$  semaines). En ajustant progressivement l'effet temporel de chaque covariable et en évaluant l'adéquation du modèle, nous avons déterminé que le poids à la naissance avait le plus d'influence au cours des trois premières semaines de vie, tandis que l'état nutritionnel de la mère (IFBFat) affectait la survie entre 4 et 20 semaines. **Néanmoins**, l'effet positif attendu du poids à la naissance et de l'IFBFat maternel n'était évident que pour les jeunes cerfs muets nés à l'est de la crête de la Sierra (comme en témoignent les interactions significatives entre la résidence estivale, le poids à la naissance et l'IFBFat maternel ; **Tableau 3**). **Pour les jeunes de la partie est, les individus qui étaient grands à la naissance et dont les mères étaient en bonne condition nutritionnelle avaient une plus grande probabilité de survie pendant l'été que ceux nés petits de mères en mauvaise condition nutritionnelle (Fig. 7). Ces effets étaient atténués (poids à la naissance) ou inexistant (graisse corporelle maternelle) pour les petits nés du côté ouest de la crête.**

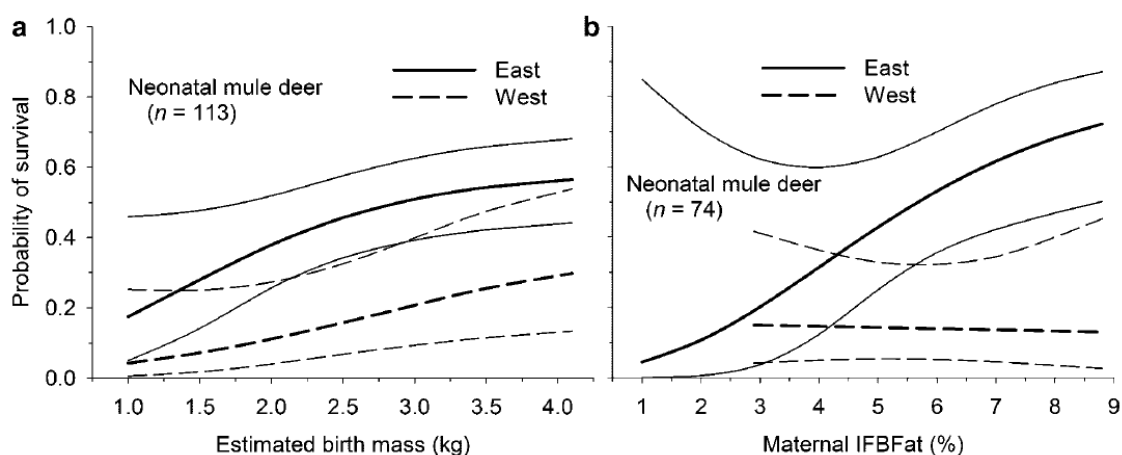
**Tableau 3.** Estimations des paramètres moyennes du modèle, intervalle de confiance et pondérations d'importance d'Akaike des facteurs ayant influencé la survie des faons de cerfs muets jusqu'à l'âge de 20 semaines, réalisées au niveau de la population ( $n = 119$ ), de l'individu ( $n = 113$ ) et de la mère ( $n = 73$ ), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2006-2008. Nous avons inclus les variables que nous avons identifiées comme influentes dans les niveaux d'analyse inférieurs. Nous avons considéré les variables comme influentes si leur intervalle de confiance à 90% ne chevauchait pas zéro ou si leur pondération d'importance était  $>0,50$ . Les astérisques à côté des estimations des paramètres indiquent que les intervalles de confiance à 90% ne chevauchent pas zéro. La liste complète des variables prédictives prises en compte est fournie à l'annexe A

| Level      | Parameter                                         | Estimate | 90% CI                |       | Importance weight |
|------------|---------------------------------------------------|----------|-----------------------|-------|-------------------|
|            |                                                   |          | Lower                 | Upper |                   |
| Population | Summer residency                                  | 0.98*    | 0.49                  | 1.47  | 1.00              |
|            | Stage <sup>a</sup>                                |          |                       |       | 1.00              |
| Individual | Summer residency                                  | 0.33     | -0.45                 | 1.10  | 1.00              |
|            | Stage <sup>a</sup>                                |          |                       |       | 1.00              |
|            | Deviation from mean birth                         | 0.039    | $-2.8 \times 10^{-3}$ | 0.081 | 0.68              |
|            | Birth mass <sup>b</sup>                           | 0.73*    | 0.19                  | 1.27  | 1.00              |
|            | Summer residency $\times$ birth mass <sup>b</sup> | 1.19*    | 0.61                  | 1.78  | 1.00              |
| Maternal   | Summer residency                                  | -2.19    | -4.64                 | 0.24  | 1.00              |
|            | Stage <sup>a</sup>                                |          |                       |       | 1.00              |
|            | Birth mass <sup>b</sup>                           | 0.25     | -0.34                 | 0.85  | 1.00              |
|            | Summer residency $\times$ birth mass <sup>b</sup> | 1.82*    | 0.84                  | 2.80  | 1.00              |
|            | Mar IFBFat <sup>c</sup>                           | -0.068   | -0.46                 | 0.32  | 1.00              |
|            | Summer residency $\times$ Mar IFBFat <sup>c</sup> | 0.39*    | 0.089                 | 0.68  | 1.00              |

<sup>a</sup> Variable spécifique au stade qui a permis à la survie de varier au cours des 4 premières semaines, avec une survie constante pendant les 16 semaines restantes.

<sup>b</sup> Effet spécifique à l'âge du poids à la naissance sur la survie au cours des 3 premières semaines de vie.

<sup>c</sup> Effet spécifique à l'âge de la masse grasseuse sans ingestion alimentaire (IFBFat) de la mère au mois de mars sur la survie entre 4 et 20 semaines.



**Figure 7.** Probabilité estimée ( $\pm$  IC à 95%) de survie des faons de cerf muet de la naissance à l'âge de 20 semaines entre 2006 et 2008 en fonction du poids estimé à la naissance (**a**) et de la graisse corporelle sans ingestion de la mère en mars (**b**), Sierra Nevada, Californie, États-Unis. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau individuel avec le stade, la résidence estivale, l'écart par rapport à la moyenne à la naissance, la masse à la naissance et la

résidence estivale  $\times$  la masse à la naissance (a), et au niveau maternel avec le stade, la résidence estivale (est ou ouest), la masse à la naissance, la résidence estivale  $\times$  la masse à la naissance, la graisse corporelle maternelle et la résidence estivale  $\times$  la graisse corporelle maternelle en mars (b). Nous avons limité les effets de la masse à la naissance aux semaines 1 à 3, et les effets de la graisse maternelle IFFat aux semaines 4 à 20. Les prédictions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne

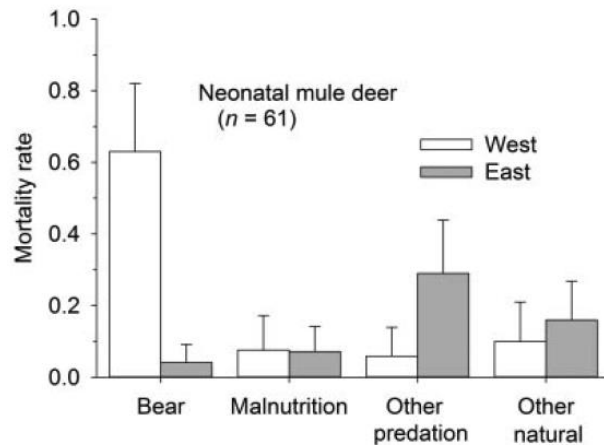
La répartition de la **mortalité** par cause spécifique chez les faons de cerfs muets contrastait selon le côté de la crête de la Sierra où l'individu était né (Tableau 4). Les nouveau-nés nés sur le versant ouest de la crête de la Sierra avaient six fois plus de chances de mourir de la prédation par les ours noirs (0,72, SE = 0,093) que de toute autre cause (Fig. 8). **En revanche**, la principale cause de mortalité chez les nouveau-nés vivant sur le versant est, était la prédation par les canidés et les félidés (Fig. 8), la probabilité de prédation par les ours étant faible. Au niveau **individuel**, la répartition de la mortalité par cause spécifique était influencée par le poids à la naissance (Tableau 4) ; les nouveau-nés de petite taille (<2,0 kg) étaient les plus susceptibles de succomber à la malnutrition, tandis que les nouveau-nés de grande taille (>3,0 kg) avaient une faible probabilité de mourir de malnutrition, mais étaient tout aussi susceptibles de mourir de prédation ou d'autres causes naturelles de mortalité (Figure 9a). La cause de mortalité des faons de cerfs muets a également légèrement changé à mesure que les individus grandissaient (Tableau 4), bien que les estimations des paramètres moyens du modèle se chevauchaient à 0. Les décès de nouveau-nés dus à la malnutrition et à la prédation par les ours étaient plus susceptibles de se produire au cours des deux premières semaines de vie (Fig. 9). **À l'inverse**, la probabilité de mortalité des jeunes due à d'autres sources de prédation (principalement des canidés ou des félidés) augmentait de la naissance à l'âge de 140 jours par rapport aux autres causes (Figure 9b).

Le **poids moyen** estimé à la naissance était de 2,8 kg (SE = 0,061) et variait entre 1,0 kg et 4,1 kg ; le poids à la naissance était principalement influencé par la taille de la portée (Tableau 5) et n'était pas fortement influencé par le sexe (Tableau 5). Du point de vue **maternel**, les portées plus nombreuses avaient un poids individuel à la naissance plus faible (Fig. 10a), mais un poids total de la portée plus élevé (Fig. 10a). La date de mise bas était très **synchrone** (sur la base de l'écart-type) en 2006 (écart-type = 8,0 jours), 2007 (écart-type = 8,1 jours) et 2008 (écart-type = 6,5 jours), **et était avancée de 6 jours pour les femelles du côté est** (178,6, SE = 1,18 jours ; 28 juin) que pour les femelles du côté ouest (184,7, SE = 1,62 jours ; 4 juillet ; Fig. 10). **De plus**, les femelles ayant des portées plus nombreuses ont mis bas plus tard que celles ayant des portées plus petites (Fig. 10b ; Tableau 5), et les femelles de plus grande masse corporelle ont mis bas plus tôt que les femelles de plus petite taille (Fig. 11).

**Tableau 4.** Estimations des paramètres moyens du modèle et pondérations d'importance d'Akaike pour les facteurs qui influencent la cause de mortalité des faons de cerfs muets évalués au niveau de la population ( $n = 62$ ), de l'individu ( $n = 57$ ) et de la mère ( $n = 47$ ), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2006-2008. Nous avons inclus les variables que nous avons identifiées comme influentes dans les niveaux d'analyse inférieurs. Nous avons considéré les variables comme influentes si leur intervalle de confiance à 90% ne chevauchait pas zéro ou si leur pondération d'importance était >0,50. Les astérisques à côté des estimations des paramètres indiquent que les intervalles de confiance à 90% ne chevauchent pas zéro. La liste complète des variables prédictives prises en compte figure à l'annexe B

| Level      | Parameter        | Bear                 | Cause of mortality <sup>a</sup> |                 | Importance weight |
|------------|------------------|----------------------|---------------------------------|-----------------|-------------------|
|            |                  |                      | Other natural                   | Other predation |                   |
| Population | Summer residency | -2.39*               | 0.50                            | 1.47            | 1.00              |
| Individual | Summer residency | -2.67                | 1.91                            | 2.86            | 1.00              |
|            | Age at death     | 0.26                 | 0.25                            | 0.25            | 0.64              |
|            | Birth mass       | 2.21*                | 3.16*                           | 3.30*           | 1.00              |
| Maternal   | Birth mass       | 1.96*                | 2.47*                           | 2.44*           | 0.98              |
|            | Age              | $3.0 \times 10^{-3}$ | -0.063                          | 0.21            | 0.61              |

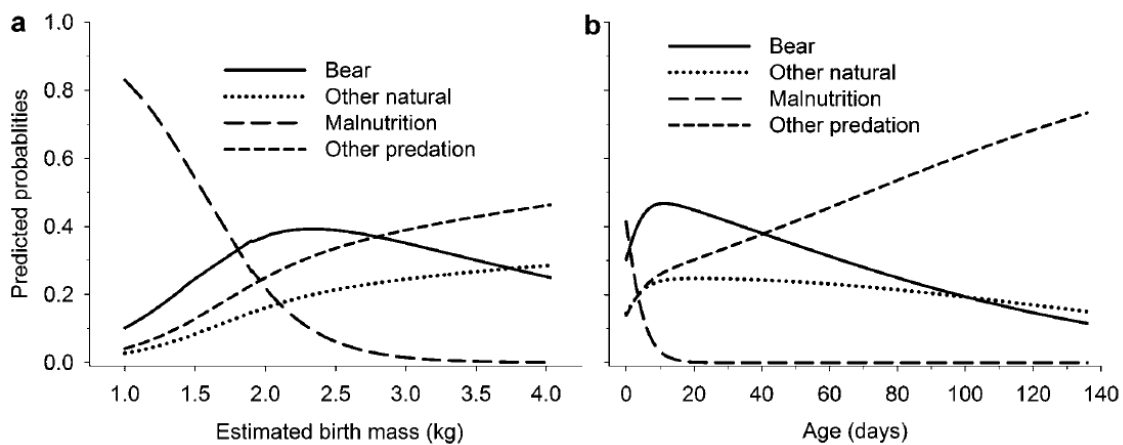
<sup>a</sup> Une régression logistique multinomiale a inclus la malnutrition comme catégorie de référence. Ainsi, les estimations des paramètres représentent la probabilité relative de mourir d'une cause particulière par rapport à la malnutrition



**Figure 8.** Probabilité estimée (IC à 95%) de mortalité causée par l'ours noir, la malnutrition, d'autres formes de prédation (canidés et félinés) et d'autres causes naturelles (par exemple, blessures physiques, maladies potentielles, noyade) pour les faons de cerf mulet âgés de 20 semaines, en fonction du versant de la Sierra Nevada occupé, en Californie, aux États-Unis, entre 2006 et 2008. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau de la population, qui incluait la résidence estivale comme seule variable prédictive influente

### Recrutement et ratios de jeunes femelles par rapport aux femelles adultes

Au niveau de la population, le **recrutement automnal** des jeunes cerfs muets a été influencé par la résidence estivale et l'état nutritionnel des femelles adultes en mars (Tableau 6). Le recrutement des jeunes était systématiquement **plus** élevé chez les femelles qui passaient l'été sur le versant est ( $\bar{x} = 0,70$ , SE = 0,043) de la crête de la Sierra que chez celles qui passaient l'été sur le versant ouest ( $\bar{x} = 0,42$ , SE 0,034 ; Fig. 12a). La variation annuelle du recrutement a été influencée positivement par la moyenne IFBFat (%) des femelles adultes en mars (Fig. 12b). L'IFBFat (Fig. 13a) et la **taille de la portée** (Fig. 13) des femelles individuelles ont eu un effet positif sur le recrutement automnal des jeunes (Tableau 6), ce qui indique que les femelles en meilleure condition nutritionnelle et ayant des portées plus importantes ont donné lieu à un plus grand nombre de recrues (Tableau 6). Après avoir pris en compte l'influence de l'état nutritionnel sur le recrutement, les effets de la résidence estivale sont restés (Tableau 6), avec un recrutement plus faible pour les femelles de la côte ouest par rapport à celles de la côte est (Fig. 13).



**Figure 9.** Probabilité estimée de mortalité causée par l'ours noir, la malnutrition, d'autres formes de prédation (canidés et félinés) et d'autres causes naturelles (par exemple, blessures physiques, maladies potentielles, noyade) pour les faons de cerfs muets âgés de moins de 20 semaines en fonction du poids estimé à la naissance (a) et de l'âge (b) dans la Sierra Nevada, en Californie, aux États-Unis, entre 2006 et 2008. Les probabilités de mortalité prévues représentent la probabilité relative qu'un nouveau-né meure d'une cause particulière, étant donné que le cerf meurt. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau individuel, qui comprenait la résidence estivale, l'âge au moment du décès et le



poids à la naissance. Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne. Nous avons supprimé les intervalles de confiance pour faciliter l'interprétation

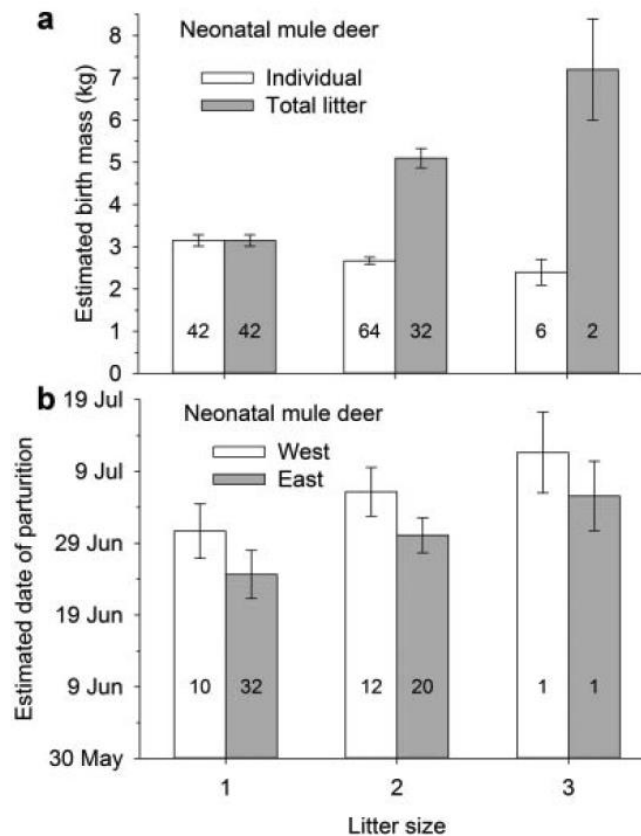
**Tableau 5.** Estimations des paramètres moyennes du modèle, intervalles de confiance et pondérations d'importance d'Akaike des facteurs qui ont influencé les caractéristiques de naissance des femelles adultes (>1 an) de cerfs mulets au niveau de la population et au niveau maternel, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2006-2008. Nous avons inclus les variables que nous avons identifiées comme influentes dans les niveaux d'analyse inférieurs. Nous avons considéré les variables comme influentes si leur intervalle de confiance à 90 % ne chevauchait pas zéro ou si leur pondération d'importance était >0,50. Les astérisques à côté des estimations des paramètres indiquent que les intervalles de confiance à 90% ne chevauchent pas zéro. La liste complète des variables prédictives prises en compte figure dans les annexes C et D

| Response     | Level      | Parameter        | Estimate | 90% CI |                      | Importance weight |
|--------------|------------|------------------|----------|--------|----------------------|-------------------|
|              |            |                  |          | Lower  | Upper                |                   |
| Birth mass   | Individual | Litter size      | -0.21*   | -0.37  | -0.055               | 0.82              |
|              | Maternal   | Litter size      | -0.37*   | -0.60  | -0.14                | 0.93              |
|              |            | Mar IFBFat       | -0.051   | -0.01  | $6.0 \times 10^{-4}$ | 0.56              |
| Julian birth | Population | Summer residency | -4.08*   | -7.22  | -0.94                | 0.98              |
|              |            | Mean Mar IFBFat  | -0.82    | -2.27  | 0.63                 | 0.51              |
|              |            | Litter size      | 2.93*    | 0.74   | 5.12                 | 0.97              |
|              | Maternal   | Summer residency | -5.48*   | -8.45  | -2.52                | 1.00              |
|              |            | Mean Mar IFBFat  | -1.53    | -3.83  | 0.77                 | 0.88              |
|              |            | Litter size      | 5.86*    | 3.10   | 8.63                 | 1.00              |
|              |            | Age              | 0.20     | -0.15  | 0.56                 | 0.58              |
|              |            | Mar IFBFat       | -0.13    | -0.56  | 0.30                 | 0.56              |
|              |            | Mar body mass    | -0.36*   | -0.65  | -0.073               | 0.99              |
|              |            |                  |          |        |                      |                   |

IFBFat, ingesta-free body fat.

Les ratios jeunes/femelles adultes recueillis lors des enquêtes menées en janvier de 1985 à 2009 étaient très variables (CV = 30,2%), avec une moyenne de 37,9 (SE = 2,31) et une fourchette allant de 19,3 à 63,0 (Fig. 14a). Le pourcentage d'IFBFat des femelles en mars de l'année en cours et celui du mois de mars précédent étaient positivement corrélés aux ratios d'âge à la fin de l'année civile (Fig. 14b). L'IFBFat moyen des femelles en mars de l'année en cours ( $\beta = 3,2$ ) avait un effet positif plus fort que l'IFBFat moyen de l'année précédente ( $\beta = 2,3$ ), bien que leurs estimations de paramètres ne soient pas significativement différentes (Tableau 6). Les ratios prévus de femelles jeunes par rapport aux femelles adultes sont tombés en dessous de la moyenne sur 24 ans de 37,9 lorsque l'IFBFat moyen des femelles en mars était inférieur à 5,7% (IC à 95% : 3,5-6,5%) et que l'IFBFat moyen en mars de l'année précédente était maintenu constant à la moyenne à long terme. Il convient de noter que la corrélation entre les IFBFat moyens de mars d'une année à l'autre était faible ( $r = 0,29$ ).

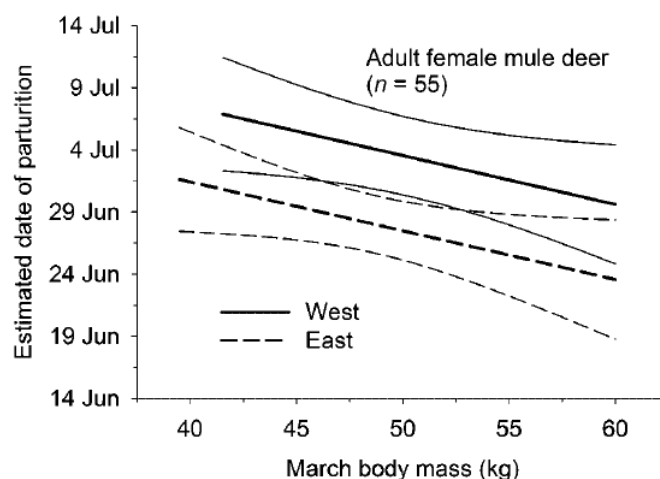




**Figure 10.** Poids moyen individuel à la naissance et poids total de la portée par rapport à la taille de la portée (a) et effet estimé ( $\pm$  IC à 95%) de la taille de la portée sur la date estimée de mise bas (b) pour les femelles adultes ( $>1$  an) de cerfs muets, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2006-2009. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau de la population, qui comprenait la résidence estivale (est ou ouest), l'enneigement par habitant, la graisse corporelle moyenne sans ingestion (IFBFat) en mars et la taille de la portée pour la date de mise bas (b). Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne. Les chiffres dans les barres représentent la taille des échantillons pour chaque groupe

### Gestation et taux de fœtus

Trente-deux pour cent des femelles d'un an (âgées de 1,5 an) que nous avons suivies n'ont pas réussi à être gestante à l'âge de 1,5 an, mais toutes celles qui ont survécu, l'ont été à l'automne suivant. Bien que notre échantillon de femelles d'un an ait été petit ( $n = 22$ ), la probabilité de primiparité à l'âge d'un an a été influencée positivement par l'enneigement par habitant au cours de leur deuxième été de croissance avant la période du rut à l'automne (Tableau 7, Figure 15a). **Malheureusement**, des contraintes logistiques nous ont empêchés d'évaluer directement l'effet de la masse corporelle en novembre, lorsque les jeunes femelles étaient susceptibles d'être fécondées. Pour les femelles adultes ( $\geq 2$  ans), la masse corporelle en mars était liée ( $r^2 = 0,35$ ,  $F_{1252} = 136,0$ ,  $P < 0,001$ ) à la masse corporelle en novembre ; la masse corporelle des femelles d'un an en mars a probablement servi de substitut à leur masse corporelle en novembre. Au niveau **individuel**, la masse corporelle en mars était l'explication la plus parcimonieuse de la probabilité de gestation chez les femelles d'un an (Tableau 7). Les femelles d'un an qui pesaient plus de 41 kg en mars avaient une probabilité supérieure à 0,90 (CL à 95% : 0,50-0,99) d'avoir conçu à l'automne précédent (Fig. 15b).



**Figure 11.** Effet estimé ( $\pm$  IC à 95%) du poids corporel en mars des femelles adultes ( $>1$  an) de cerfs muets par rapport au versant de la Sierra occupé pendant l'été sur la date estimée de mise bas, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2006-2009. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau maternel, qui comprenait la résidence estivale, la masse graisseuse moyenne sans ingestion (IFBFat) en mars, la taille de la portée, l'âge, l'IFBFat en mars et la masse corporelle en mars. Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne

Le taux de fœtus des femelles âgées de  $\geq 2,5$  ans entre 1997 et 2009 était de 1,69 (SE = 0,027) et variait de 1,57 (SE = 0,065) en 2001 à 1,91 (SE = 0,053) en 1999 (Fig. 16). **De plus**, la taille des portées variait en fonction de l'enneigement par habitant et de la température estivale (Tableau 7). L'enneigement par habitant avait un effet positif sur la taille des portées (Fig. 17), tandis que la température estivale avait une influence négative. Au niveau **individuel**, la taille de la portée n'était pas liée à l'âge, à la masse corporelle en novembre ou à l'état nutritionnel (Annexe H). **Néanmoins**, les femelles résidant du côté ouest (1,72, SE = 0,026) avaient des portées plus importantes que les femelles qui passaient l'été du côté est de la crête de la Sierra (1,59, SE = 0,031 ; Tableau 7). Il convient de noter que l'inclusion des femelles âgées d'un an dans l'échantillon pour la taille de la portée a eu un effet significatif sur l'âge et la masse corporelle en novembre, qui n'étaient pas influents lorsque seules les femelles âgées de plus de 2,5 ans étaient prises en compte.

La **gestation** des femelles âgées de  $\geq 2,5$  ans entre 1997 et 2009 est restée relativement constante à 0,98 (SE = 0,006 ; Fig. 16), malgré des variations importantes de l'état nutritionnel au cours de ces années (Fig. 5). Les modèles initiaux qui incluaient les femelles âgées d'un an indiquaient que la gestation variait en fonction de l'âge selon une courbe linéaire ; **cependant**, ce schéma était dicté par la gestation variable chez les femelles âgées d'un an.

Après avoir retiré les femelles d'un an de l'analyse, nous avons pris en compte la résidence estivale, l'enneigement par habitant, les précipitations estivales, la température estivale, la moyenne IFBFat en novembre et l'année au niveau de la population, ainsi que l'âge, l'âge<sup>2</sup>, l'IFBFat en novembre et la masse corporelle en novembre au niveau individuel. Aucune variable au niveau de la population ou au niveau individuel n'a influencé la probabilité de gestation chez les femelles âgées de  $\geq 2,5$  ans, malgré un échantillon de taille adéquate ( $n = 803$  ; Tableau 7).

**Tableau 6.** Estimations des paramètres moyens du modèle, intervalles de confiance et pondérations d'importance d'Akaike des facteurs qui ont influencé les ratios d'âge et le recrutement individuel des jeunes chez le cerf muet, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1991-2009. Nous avons inclus les variables que nous avons identifiées comme influentes dans les niveaux inférieurs d'analyse. Nous avons considéré les variables comme influentes si leur intervalle de confiance

à 90% ne chevauchait pas zéro ou si leur pondération d'importance était  $>0,50$ . Les astérisques à côté des estimations des paramètres indiquent que les intervalles de confiance à 90% ne chevauchent pas zéro. La liste complète des variables prédictives prises en compte figure dans les annexes E et F

| Response    | Level      | Parameter                      | Estimate             | 90% CI                |        | Importance weight |
|-------------|------------|--------------------------------|----------------------|-----------------------|--------|-------------------|
|             |            |                                |                      | Lower                 | Upper  |                   |
| Recruitment | Population | Summer residency               | 0.27*                | 0.18                  | 0.36   | 1.00              |
|             |            | Per capita snowpack            | 5.44                 | -1.22                 | 12.10  | 0.96              |
|             |            | Mean Mar IFBFat                | 0.090*               | 0.032                 | 0.15   | 0.84              |
|             | Individual | Summer residency               | 0.35*                | 0.25                  | 0.45   | 1.00              |
|             |            | Per capita snowpack            | 2.30                 | -3.66                 | 8.27   | 0.88              |
|             |            | Mar IFBFat                     | 0.025*               | $3.9 \times 10^{-3}$  | 0.046  | 0.83              |
|             |            | Litter size                    | 0.12*                | $9.3 \times 10^{-3}$  | 0.23   | 0.94              |
|             |            | Mar weight                     | $7.3 \times 10^{-3}$ | $-3.3 \times 10^{-3}$ | 0.018  | 0.92              |
|             |            | Mean Mar IFBFat <sub>t-1</sub> | 2.28*                | 1.12                  | 3.53   | 0.99              |
|             |            | Mean Mar IFBFat <sub>t</sub>   | 3.21*                | 1.89                  | 4.50   | 1.00              |
| Age ratio   | Population | Mean Mar body mass             | -0.41                | -1.52                 | 0.70   | 0.72              |
|             |            | Mean litter size               | 2.89                 | -27.43                | 33.22  | 0.99              |
|             |            | Per capita snowpack            | 44.61                | -132.33               | 221.58 | 0.78              |
|             |            | Summer precipitation           | 0.29                 | -1.20                 | 1.78   | 0.75              |
|             |            | Summer temperature             | -5.58                | -11.41                | 0.24   | 0.97              |
|             |            |                                |                      |                       |        |                   |
|             |            |                                |                      |                       |        |                   |

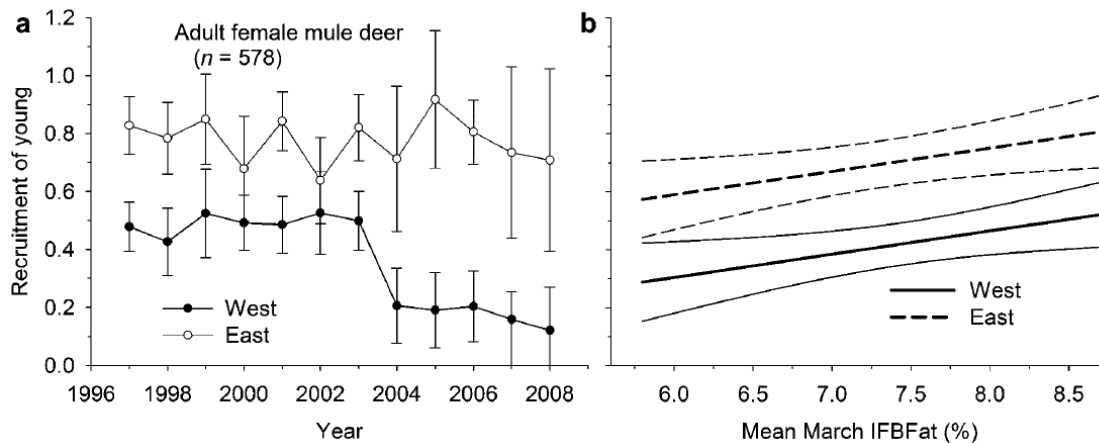
IFBFat, ingesta-free body fat.

### Survie saisonnière des femelles adultes

Nous avons mené une analyse de survie distincte incluant uniquement les femelles en âge de procréer (2 à 9 ans) avant d'évaluer les facteurs ayant une incidence sur la survie saisonnière afin d'obtenir des estimations saisonnières et annuelles de la survie entre 1998 et 2008. Les estimations de la survie estivale des femelles en âge de procréer variaient entre 0,76 et 1,0, avec une moyenne de 0,90 (SE = 0,021 ; Fig. 18a). La survie hivernale des femelles en âge de procréer était en moyenne de 0,94 (SE = 0,012) et variait entre 0,87 et 1,0 (Fig. 18b). La survie annuelle moyenne des femelles en âge de procréer était de 0,87 (SE = 0,025), avec des variations mineures d'une année à l'autre (CV = 9,6% ; Fig. 18c).

**La survie estivale des femelles adultes d'une année à l'autre était liée à l'enneigement du mois d'avril précédent et au nombre de femelles estimé dans la population** (Tableau 8). Les modèles de survie des femelles adultes pendant l'été qui incluaient l'enneigement en avril et le nombre estimé de femelles comme variables distinctes ont donné de meilleurs résultats ( $\Delta AIC_c > 2$ ) que ceux qui combinaient les deux variables dans l'enneigement par habitant ; les relations sont toutefois restées dans le sens attendu (Fig. 19). Le nombre estimé de femelles dans la population a eu un effet négatif plus marqué sur la survie estivale que l'effet positif de l'enneigement hivernal (Fig. 19). L'IFBFat moyen des femelles adultes en mars était positivement corrélé aux schémas annuels de survie estivale des femelles adultes et était significatif pour les analyses au niveau individuel (Tableau 8). **En revanche**, la résidence estivale n'avait aucun effet sur la survie estivale des femelles adultes (Annexe I).

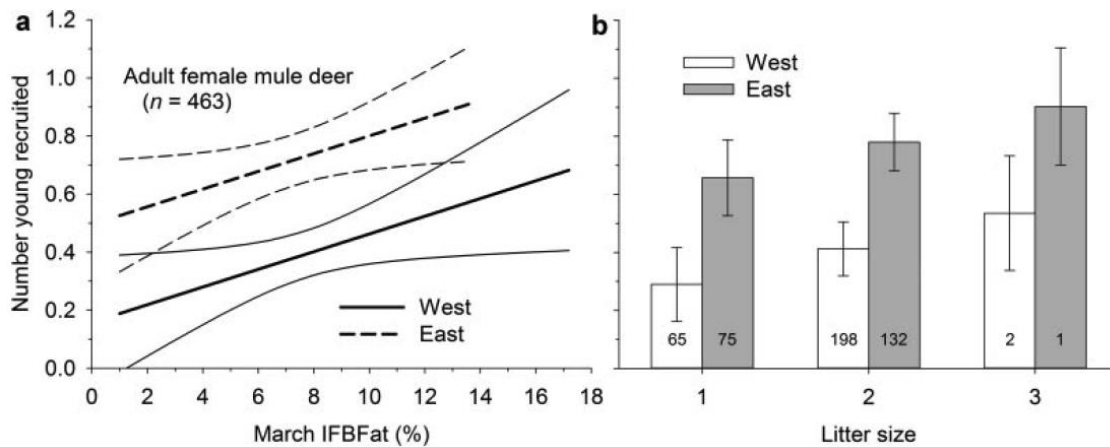
La survie hivernale des femelles adultes variait selon les mois, et les schémas interannuels variaient en fonction de l'enneigement par habitant (Tableau 8). La probabilité de survie hivernale augmentait avec l'enneigement par habitant (Figure 20a), mais n'était pas influencée par la résidence estivale précédente (Annexe J). Au niveau **individuel**, la masse corporelle en novembre avait un effet positif sur la survie hivernale, les femelles plus lourdes ayant une plus grande probabilité de survivre à l'hiver que les plus légères (Figure 20b). Les niveaux d'IFBFat des femelles individuelles en mars ou en novembre n'ont pas influencé de manière significative la survie en été ou en hiver (Annexes I et J).



**Figure 12.** Recrutement annuel moyen ( $\pm$  SE) des jeunes à l'automne (a) et effet prévu ( $\pm$  IC à 95%) de la graisse corporelle moyenne sans ingestion (IFBFat) des biches mulet en mars sur le nombre de jeunes recrutés à l'automne (b) par les biches mulet adultes ( $>1$  an) par rapport au versant de la crête de la Sierra occupé pendant l'été, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1997-2008. L'effet de l'IFBFat moyenne est basé sur le meilleur modèle au niveau de la population, qui comprenait la résidence estivale, l'enneigement par habitant et l'IFBFat moyenne en mars

La probabilité de survie pendant l'été et l'hiver diminuait avec l'âge (Tableau 8). Les femelles adultes avaient de moins en moins de chances de survivre à l'hiver à mesure qu'elles vieillissaient (Fig. 21). La probabilité de survivre à un hiver moyen pour les femelles âgées de 9,5 ans était de 0,89 (Fig. 21b), et diminuait à environ 0,60 à l'âge de 15,5 ans. Bien que la survie des femelles pendant l'été ait également diminué avec l'âge, l'estimation du paramètre pour l'âge était positive, indiquant que la mortalité supplémentaire avec chaque année d'âge diminuait à mesure que les femelles vieillissaient (Figure 21a). Sur une base annuelle, la probabilité de survie diminuait selon une fonction curvilinéaire de l'âge (Figure 21c).

Pour les femelles adultes pendant l'été, les causes de mortalité que nous avons pu déterminer comprenaient la prédation par les couguars ( $n = 13$ ), la prédation par les canidés ou les ursidés ( $n = 11$ ), les accidents ( $n = 15$  ; comprenant les collisions entre des cerfs et des véhicules, les prélèvements illégaux, la dystocie et les noyades) et la malnutrition ( $n = 3$ ). En hiver, les causes de mortalité comprenaient la prédation par les couguars ( $n = 32$ ), la prédation par les coyotes ( $n = 12$ ), la malnutrition ( $n = 7$ ) et les accidents ( $n = 7$  ; comprenant les collisions entre des cerfs et des véhicules et le braconnage). La petite taille des échantillons et la forte proportion de causes de décès indéterminées ont empêché une analyse rigoureuse de la mortalité par cause spécifique ; cependant, pendant l'été, la cause de mortalité la plus fréquente chez les femelles de la partie est de la crête de la Sierra était les accidents (0,52 ; principalement des collisions avec des véhicules) par rapport à la prédation par les couguars (0,45) chez les femelles de la partie ouest. Pendant l'hiver, la cause de mortalité la plus fréquente chez les femelles de la partie est (0,53) et de la partie ouest (0,43) était la prédation par les couguars, suivie par la malnutrition (est = 0,27, ouest = 0,21).



**Figure 13.** Effet estimé ( $\pm$  IC à 95%) du pourcentage de graisse corporelle libre d'ingestion (IFBFat) des femelles individuelles en mars (a) et du nombre de petits in utero en mars (b) sur le nombre de petits recrutés à l'automne par les femelles adultes ( $>1$  an) de cerfs muets par rapport au versant de la crête de la Sierra occupé pendant l'été, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1997-2008. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau maternel, qui comprenait la résidence estivale, l'enneigement par habitant, la taille de la portée, la masse corporelle en mars et l'IFBFat en mars. Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne. Les chiffres dans les barres représentent la taille des échantillons pour chaque groupe

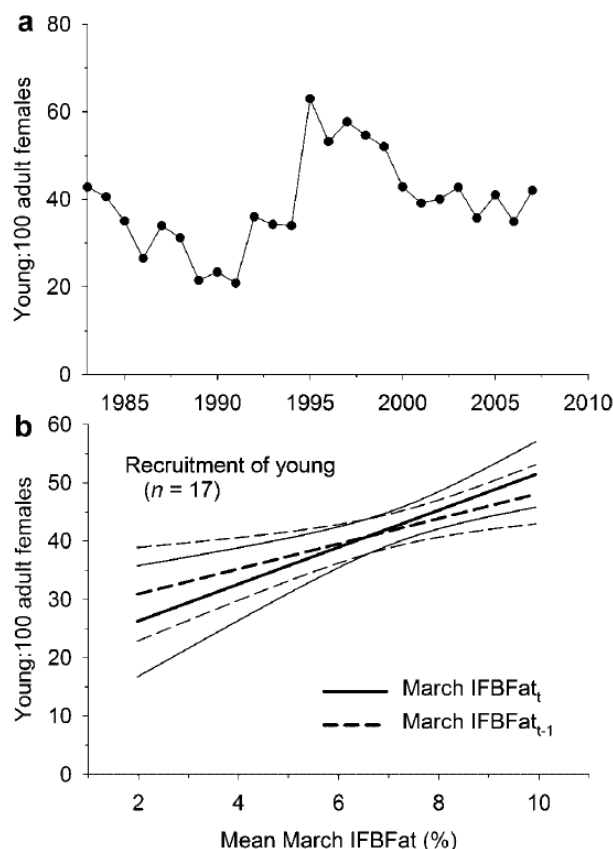
### État nutritionnel, masse corporelle et caractéristiques du cycle biologique

L'IFBFat moyen des femelles adultes de cerf muet en mars entre 1997 et 2009 était de 7,22% (SE = 0,077), et variait de 4,98% (SE = 0,27) en 2009 à 8,74% (SE = 0,27) en 1999 (Fig. 5).

Pour les femelles **individuelles**, l'IFBFat variait de 1,0% à 17,1%. Au niveau de la population, l'IFBFat en mars variait en fonction du lieu de résidence estivale, de l'enneigement par habitant, de l'IFBFat moyen du mois de mars précédent et des précipitations hivernales (Tableau 9). **L'enneigement par habitant avait une influence positive sur l'IFBFat des femelles adultes en mars** (Fig. 22a). Les femelles qui ont passé l'été sur le versant ouest de la crête de la Sierra (7,46%, SE = 0,10) ont maintenu des niveaux plus élevés d'IFBFat pendant l'hiver que les femelles qui ont passé l'été sur le versant est (6,92%, SE = 0,11). L'IFBFat moyen des femelles adultes au cours du mois de mars de l'année précédente présentait une forte corrélation positive avec l'IFBFat des femelles l'année suivante (Fig. 22b). **En revanche**, au niveau individuel, l'IFBFat d'une femelle en mars avait peu d'effet sur son IFBFat en mars de l'année suivante (Annexe K). Le pourcentage d'IFBFat d'une femelle en novembre se prolongeait toutefois pendant l'hiver et avait un effet positif sur son IFBFat en mars (Fig. 23a). La taille de la portée était positivement corrélée à l'IFBFat des femelles en mars (Tableau 9), ce qui indique que les femelles ayant des portées plus nombreuses avaient des niveaux de graisse plus élevés. **De plus**, l'IFBFat en mars diminuait de façon linéaire avec l'âge (Fig. 23b).

La variation annuelle de la **masse corporelle** des femelles adultes (CV = 2,97%) était **nettement inférieure à celle de la graisse corporelle** (CV = 15,03%) entre mars 1997 et mars 2009. La masse corporelle en mars était en moyenne de 48,5 kg (SE = 0,18) et variait de 47,1 kg (SE = 0,51) en 2000 à 50,4 kg (SE = 0,61) en 2006. Chez les femelles adultes individuelles, la masse corporelle en mars variait de 25,5 kg à 68,9 kg. **Au niveau de la population, la masse corporelle des femelles adultes variait en fonction de leur lieu de résidence estivale et était positivement corrélée à la température hivernale** (Tableau 9). **En moyenne**, les femelles qui passaient l'été sur le versant ouest (49,0 kg, SE = 0,23) de la crête de la Sierra étaient plus

lourdes que celles du versant est (47,9 kg, SE = 0,21 kg). Les femelles individuelles présentaient une courbe curvilinéaire de masse corporelle en fonction de l'âge en mars (Tableau 9), les femelles d'âge moyen (6 à 12 ans) étant les plus lourdes (Fig. 24b). De plus, l'IFBFat des femelles individuelles en mars avait un effet positif sur la masse corporelle (Tableau 9), indiquant qu'après avoir pris en compte les effets de la résidence estivale et de l'âge sur la masse corporelle, les femelles en meilleure condition nutritionnelle étaient généralement plus lourdes (Fig. 24a).



**Figure 14.** Estimations annuelles du recrutement des jeunes à partir d'enquêtes menées en janvier (a) et effet estimé ( $\pm$  IC à 95%) de la graisse corporelle moyenne sans ingestion (IFBFat) des femelles adultes ( $> 1$  an) de cerfs muets pendant l'année en cours (t) et l'année précédente (t-1) sur la composition annuelle du troupeau de jeunes ( $< 1$  an) : 100 femelles adultes en janvier suivant (b), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1991-2008. Les résultats concernant le recrutement des jeunes sont basés sur le meilleur modèle, qui comprenait l'enneigement par habitant, l'IFBFat moyen en mars, l'IFBFat moyen en mars  $-1$ , la taille moyenne des portées, la masse corporelle moyenne en mars, les précipitations estivales et la température estivale. Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne

L'IFBFat moyen des femelles adultes de cerf muet en novembre entre 2002 et 2008 était de 9,7% (SE = 0,23) et variait de 8,4% (SE = 0,57) en 2007 à 11,0% (SE = 0,68) en 2005, tandis que l'IFBFat des femelles individuelles en novembre variait de 1,0% à 24,3%. Au niveau de la population, l'IFBFat en novembre variait en fonction du lieu de résidence estivale, de l'enneigement par habitant et des précipitations estivales (Tableau 10). Les femelles du côté ouest (11,10%, SE = 0,30) avaient un IFBFat plus élevé en automne (Tableau 10, Figure 25a) que les femelles du côté est (8,32%, SE = 0,30). Les précipitations estivales totales et l'enneigement par habitant ont eu des influences positives similaires sur l'IFBFat des femelles adultes en novembre (Fig. 25).

**Tableau 7.** Estimations des paramètres moyens du modèle, intervalles de confiance et pondérations d'importance d'Akaike des facteurs qui ont influencé la reproduction des cerfs muets d'un an (1,5 an) et des femelles adultes (2,5 ans)



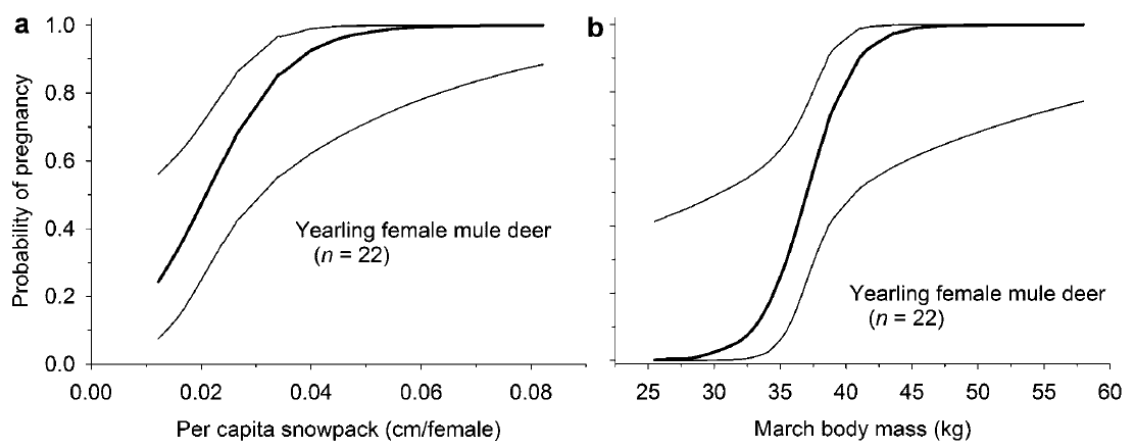
au niveau de la population et des individus, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1998-2009. Nous avons inclus les variables que nous avons identifiées comme influentes dans les niveaux d'analyse inférieurs. Nous avons considéré les variables comme influentes si leur intervalle de confiance à 90% ne chevauchait pas zéro ou si leur pondération d'importance était  $>0,50$ . Les astérisques à côté des estimations des paramètres indiquent que les intervalles de confiance à 90% ne chevauchent pas zéro. La liste complète des variables prédictives prises en compte figure dans les annexes G et H

| Response             | Level      | Parameter                                 | Estimate | 90% CI |                       | Importance weight |
|----------------------|------------|-------------------------------------------|----------|--------|-----------------------|-------------------|
|                      |            |                                           |          | Lower  | Upper                 |                   |
| Yearling primiparity | Population | Per capita snowpack                       | 92.86*   | 3.58   | 182.12                | 0.64              |
|                      | Individual | Mar body mass <sub>t-1</sub> <sup>a</sup> | 0.51*    | 0.044  | 0.98                  | 0.91              |
| Litter size          | Population | Summer residency                          | -0.11*   | -0.17  | -0.043                | 0.88              |
|                      |            | Per capita snowpack                       | 2.95*    | 0.96   | 4.95                  | 1.00              |
|                      | Individual | Summer temperature                        | -0.042   | -0.058 | $-8.1 \times 10^{-3}$ | 0.68              |
|                      |            | Summer residency                          | -0.11*   | -0.18  | -0.050                | 0.92              |
|                      |            | Per capita snowpack                       | 4.12*    | 1.98   | 6.13                  | 0.93              |
|                      |            | Summer temperature                        | -0.031*  | -0.062 | $-1.2 \times 10^{-4}$ | 0.63              |
| Pregnancy            |            | None                                      |          |        |                       |                   |

<sup>a</sup> We used March body mass of the previous year ( $t-1$ ) because sample size ( $n=7$ ) was insufficient for November body mass.

L'IFBFat moyen du mois de mars précédent a eu une influence positive sur l'IFBFat en novembre au niveau individuel après avoir pris en compte la variation de l'IFBFat en novembre expliquée par d'autres covariables individuelles (Tableau 10). Le pourcentage d'IFBFat des femelles individuelles en mars était moins influent que l'IFBFat moyen (Tableau 10), probablement parce que le statut de recrutement individuel en novembre avait une influence prépondérante sur l'état nutritionnel des femelles en automne (Tableau 10). Le nombre de jeunes recrutés avait un effet négatif important sur l'IFBFat des femelles adultes en novembre (Fig. 26) ; cependant, l'effet de la résidence estivale restait significatif (Tableau 10). Les femelles adultes passant l'été sur le versant est de la crête de la Sierra avaient un IFBFat plus faible en novembre par rapport au nombre de jeunes recrutés que les femelles passant l'été sur le versant ouest de la crête de la Sierra (Fig. 26a).

La **masse corporelle** moyenne des femelles adultes en novembre était de 52,2 kg (SE = 0,36) et variait de 49,2 kg (SE = 0,93) en 2007 à 55,7 kg (SE = 0,89) en 2005, tandis que la masse corporelle des femelles adultes individuelles ( $> 1$  an) variait de 20,8 kg à 70,2 kg. Les femelles qui résidaient sur le versant ouest de la crête pendant l'été (54,2 kg, SE = 0,40) étaient plus lourdes que celles du versant est (50,0 kg, SE = 0,52 ; Tableau 10). Les précipitations estivales ont eu un effet positif sur la masse corporelle en novembre, tandis que la température estivale a eu un effet négatif sur la masse en novembre (Tableau 10). Au niveau individuel, la masse corporelle des femelles adultes en novembre variait en fonction de l'âge, de l'IFBFat et du statut de recrutement. Les femelles qui présentaient des niveaux d'IFBFat plus élevés en novembre étaient généralement plus lourdes que celles dont l'IFBFat était plus faible, après prise en compte des schémas spécifiques à l'âge (Fig. 24c). Tout comme la masse corporelle en mars, la masse corporelle en novembre présentait une relation curvilinéaire avec l'âge (Fig. 24d) ; cependant, le schéma sénescence de diminution de la masse corporelle n'était pas aussi prononcé en automne qu'à la fin de l'hiver (Fig. 24b). De plus, bien que non significatif, le statut de recrutement était négativement corrélé (poids d'importance = 1,0) à la masse corporelle des femelles en novembre (Tableau 10).



**Figure 15.** Probabilité estimée ( $\pm$  IC à 95%) de gestation chez les femelles de cerf mulet âgées d'un an (1,5 an) en fonction de l'enneigement par habitant (a) et de la masse corporelle en mars (b) dans la Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1997-2009. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle, qui inclut l'enneigement par habitant au niveau de la population (a) et la masse corporelle au niveau individuel (b)

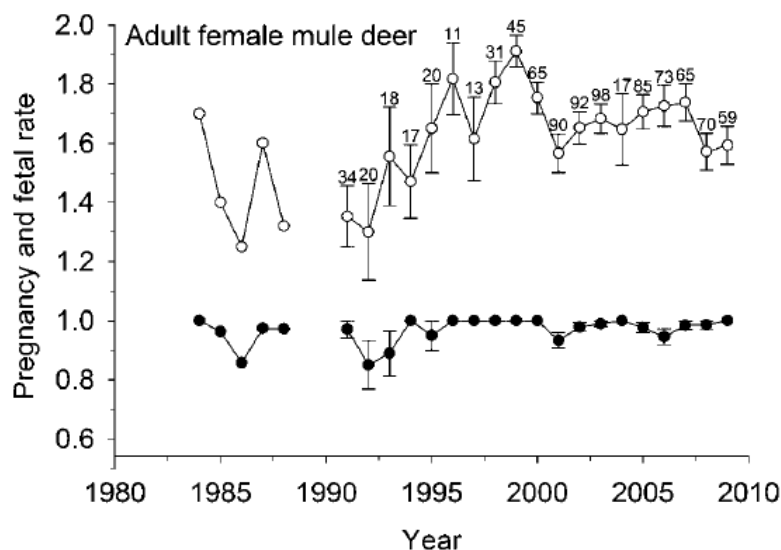
### Taux d'augmentation fini

L'explication la plus parcimonieuse de la croissance annuelle de la population de cerfs muets ( $\lambda$ ) était une variable unique représentant l'état nutritionnel des femelles adultes en mars de l'année en cours (poids d'importance = 0,79). Nous avons donc effectué une analyse supplémentaire à l'aide d'une régression linéaire simple, qui a confirmé une relation positive entre l'IFBFat de mars et  $\lambda$  ( $\lambda = 0,63 + 0,055 \times \text{IFBFat}$  ;  $r^2 = 0,32$ ,  $P = 0,018$ ). Une augmentation de la moyenne de l'IFBFat des femelles adultes en mars supérieure à 6,7% (IC à 95% : 3,6-8,6%) entraînait une augmentation prévue de la taille totale de la population de cerfs muets dans la Round Valley au cours de l'année suivante (Fig. 27). La prévision  $\lambda$  variait de 0,74 (IC à 95% : 0,49-0,99) pour un IFBFat de 2,0% à 1,18 (IC à 95% : 1,04-1,31) pour un IFBFat de 9,4%, sur la base de la fourchette d'IFBFat que nous avons observée entre 1991 et 2009. Une donnée de 1993, lorsque la population avait un faible IFBFat et a connu un déclin ( $\lambda = 0,84$  ; Fig. 27), a potentiellement eu une forte influence sur ces résultats (effet de levier = 0,59). Cependant, la suppression de ce point de données n'a eu que peu d'influence sur la relation ( $\lambda = 0,51 + 0,07 \times \text{IFBFat}$  ;  $r^2 = 0,26$ ,  $n = 16$ ,  $P = 0,045$ ) ou sur le point où  $\lambda = 1$  (IFBFat = 7,0%). Comme notre ensemble de données postérieures à 1991 était quelque peu clairsemé avec des valeurs IFBFat <7% (Fig. 27), nous avons également inclus des données sur IFBFat et  $\lambda$  pendant l'effondrement de la population (1985-1991) afin d'examiner plus en détail cette relation. La relation est restée positive et significative ( $\lambda = 0,62 + 0,052 \times \text{IFBFat}$  ;  $r^2 = 0,30$ ,  $n = 21$ ,  $P = 0,011$ ), avec un léger ajustement du niveau d'IFBFat lorsque  $\lambda = 1,0$  (IFBFat = 7,3%) ; les deux analyses confirment la robustesse de la relation.

### Potentiel nutritionnel pour le recrutement

Afin d'estimer le potentiel nutritionnel pour le recrutement (Fig. 4), nous avons inclus la moyenne IFBFat de mars pour l'année en cours et l'année précédente, la taille moyenne des portées, l'enneigement par habitant, les précipitations estivales et la température estivale pour les ratios d'âge, car ces variables reflétaient potentiellement la capacité nutritionnelle à soutenir l'allocation de ressources pour l'approvisionnement des petits (Tableau 6). Pour les modèles de recrutement individuels, nous avons inclus la moyenne IFBFat en mars et la résidence estivale ; cependant, nous avons supprimé les effets de la résidence estivale ( $\beta = -$

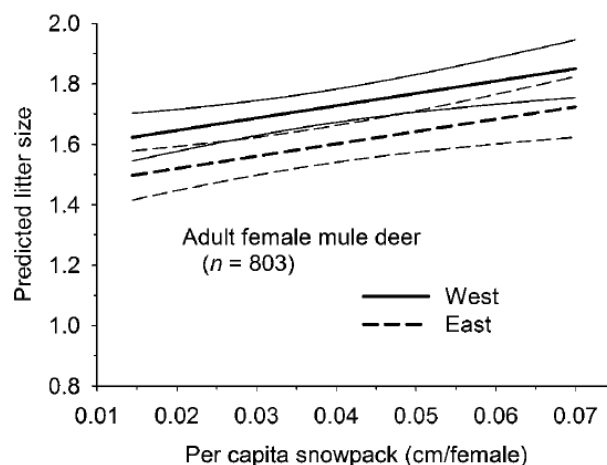
0,28) sur les femelles résidant sur le versant ouest de la crête de la Sierra (en soustrayant son effet), car cette variable reflétait largement l'augmentation de la prédation (c'est-à-dire un effet négatif) sur les jeunes nés sur le versant ouest plutôt qu'un effet positif lié à une meilleure nutrition disponible pour les femelles du versant ouest.



**Figure 16.** Taux annuel de gestation (cercles pleins  $\pm$  SE) et taux de fœtus (cercles creux  $\pm$  SE) chez les femelles adultes de cerfs muets en mars dans une aire d'hivernage à Round Valley, comté d'Inyo, Californie, États-Unis. Nous avons déterminé les variables reproductives à partir des collections de cerfs avant 1997 et d'échographies après cette date. Nous avons obtenu des estimations ponctuelles avant 1997 à partir de Kucera 1992 et Pierce et al. (2012), et celles après 1997 provenaient de femelles adultes ( $\geq 2,5$  ans) surveillées dans le cadre de cette étude. Les tailles des échantillons pour les taux de fœtus sont indiquées au-dessus des moyennes

La variation annuelle des ratios jeunes/femelles adultes était similaire à celle prévue sur la base de l'état nutritionnel de la population. Les résidus indiquaient qu'entre 1992 et 2009, la mortalité globale des jeunes au niveau de la population était **largement compensatoire** (Figure 28), sauf au début des années 2000, où la mortalité des jeunes **commençait** probablement à avoir un **effet additif** sur la croissance de la population, comme le montre le rapport jeunes/femelles, qui était inférieur à la capacité nutritionnelle prévue pour le recrutement des jeunes par les femelles (Figure 28). Une tendance légèrement différente est apparue lorsque nous avons pris en compte l'influence des tactiques migratoires sur les tendances de recrutement. Le **recrutement** observé pour les femelles passant l'été dans la partie est, était similaire à celui prévu sur la base de la capacité nutritionnelle ; **ainsi**, la mortalité était **largement compensatoire** (Figure 29a).

**À l'inverse**, pour les femelles de la côte ouest, les résidus de recrutement étaient souvent inférieurs aux prévisions basées sur la nutrition, ce qui indique qu'au moins une partie de la mortalité était **additive** (Figure 29b). La différence entre le potentiel nutritionnel et le recrutement réel pour les femelles de la côte ouest (Figure 29) indiquait que la mortalité **additive** moyenne entre 1997 et 2008 était de 0,30 jeune par femelle et par an.

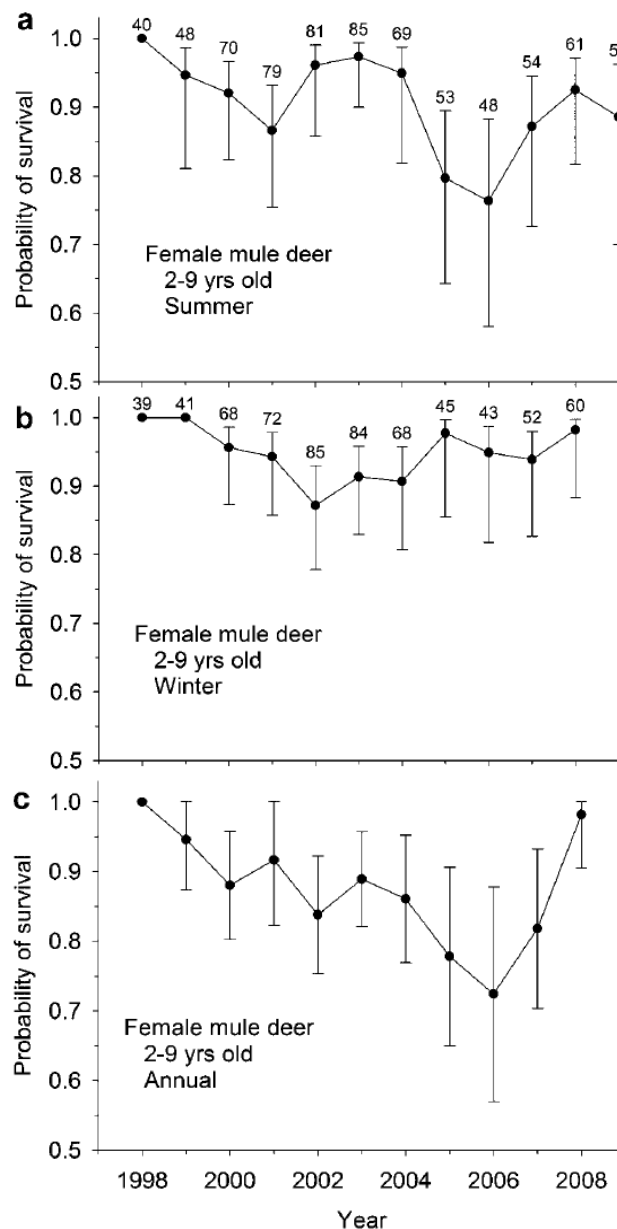


**Figure 17.** Estimation de la taille des portées ( $\pm$  IC à 95%) chez les femelles adultes ( $\geq 2,5$  ans) de cerfs muets en fonction de l'épaisseur de la couche de neige par habitant par rapport au versant de la crête de la Sierra occupé pendant l'été, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1997-2009. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle, qui comprenait la résidence estivale (est ou ouest), l'enneigement par habitant et la température estivale au niveau de la population. Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne

## DISCUSSION

Notre étude longitudinale à long terme sur des cerfs muets individuels dans le centre de la Sierra Nevada a révélé que l'état nutritionnel au niveau de la population, de l'individu et de la mère fournissait le cadre nécessaire pour comprendre les facteurs régulant la croissance de la population. L'état nutritionnel des cerfs muets femelles était sensible à la stochasticité environnementale et aux processus dépendants de la densité. **L'influence de l'état nutritionnel** sur les composantes de la condition physique des cerfs muets confirmait en grande partie le paradigme de sensibilité à la limitation des ressources attendu pour les grands herbivores (Fig. 1 ; Tableau 11), indiquant que la **nutrition** sert de base sous-jacente aux caractéristiques du cycle biologique des grands herbivores.

Le report des relations nutritionnelles des saisons et des années précédentes, qui peut également interagir avec le statut **migratoire**, représente un obstacle difficile à surmonter pour les programmes de recherche et de surveillance qui se concentrent uniquement sur les facteurs démographiques et de mortalité pour évaluer l'état de la population. Les relations démographiques, même lorsqu'elles sont accompagnées d'informations sur la mortalité par cause spécifique, peuvent être trompeuses lorsque l'état nutritionnel est inconnu, car les schémas observés peuvent refléter les conditions environnementales antérieures plutôt que les conditions actuelles (Testa 2004, Monteith et al. 2009). L'état nutritionnel au niveau de la population a fourni un indicateur permettant d'évaluer l'adéquation de l'habitat par rapport à la densité de population, et était lié au taux fini de croissance de la population. **Au niveau individuel**, l'état nutritionnel avait des implications sur la condition physique et les compromis dans les stratégies de cycle de vie qui, à leur tour, déterminaient l'état nutritionnel d'un individu en transition entre les saisons. **Parallèlement** à un nombre croissant de publications (Franzmann 1985 ; Cook et al. 2004, 2013 ; Bowyer et al. 2005 ; Parker et al. 2009 ; Pierce et al. 2012), **nos résultats viennent étayer l'idée selon laquelle l'état nutritionnel**, lorsqu'il est pris en compte conjointement avec d'autres caractéristiques du cycle de vie et de la population, est un **indicateur écologique** d'une importance cruciale pour la recherche, la conservation et la gestion des grands herbivores.



**Figure 18.** Estimations ( $\pm$  IC à 95%) de la survie estivale (**a** ; mai-octobre), hivernale (**b** ; novembre-avril) et annuelle (**c** ; mai-avril) des femelles de cerfs muets en âge de procréer (2-9 ans) dans la Sierra Nevada, en Californie, aux États-Unis. La taille des échantillons saisonniers est indiquée au-dessus des estimations

Les études à long terme sont essentielles pour comprendre les processus naturels qui se développent lentement et qui sont très variables et complexes, ainsi que pour évaluer les concepts écologiques et les hypothèses théoriques, en particulier pour les mammifères à longue durée de vie et à reproduction itératives (Lindström 1999, Gaillard et al. 2000, Bleich et al. 2006, Clutton-Brock et Sheldon 2010). Les études à court terme peuvent être trompeuses et aboutir à des conclusions totalement différentes de celles des recherches plus longues (McCullough 1990, Kie et al. 2003, Monteith et al. 2009, Pierce et al. 2012). Une étude à long terme (>20 ans) d'une population de cerfs muets dans la Sierra Nevada nous a permis de saisir les variations des composantes de la condition physique au cours de trajectoires disparates de croissance démographique et d'intensité de prédation (Kucera 1991, 1997 ; Bowyer et al. 2005 ; Pierce et al. 2012).

**Tableau 8.** Estimations des paramètres moyens du modèle, intervalles de confiance et pondérations d'importance d'Akaike des facteurs qui ont influencé la survie estivale (avril-octobre) et hivernale (novembre-mars) des femelles adultes (>1 an) de cerfs muets au niveau de la population ( $n = 944$  et  $1037$ , respectivement) et au niveau individuel

( $n = 830$  et  $574$ , respectivement), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1998-2009. Nous avons inclus les variables que nous avons identifiées comme influentes dans les niveaux d'analyse inférieurs. Nous avons considéré les variables comme influentes si leur intervalle de confiance à 90% ne chevauchait pas zéro ou si leur pondération d'importance était  $>0,50$ . Les astérisques à côté des estimations des paramètres indiquent que les intervalles de confiance à 90% ne chevauchent pas zéro. La liste complète des variables prédictives prises en compte figure aux annexes I et J

| Response     | Level      | Parameter                  | Estimate                | 90% CI                |                       | Importance weight |
|--------------|------------|----------------------------|-------------------------|-----------------------|-----------------------|-------------------|
|              |            |                            |                         | Lower                 | Upper                 |                   |
| Adult summer | Population | Snowpack                   | 0.011*                  | $1.2 \times 10^{-3}$  | 0.020                 | 0.72              |
|              |            | Number female              | $-2.7 \times 10^{-3}$ * | $-3.9 \times 10^{-3}$ | $-1.5 \times 10^{-3}$ | 0.94              |
|              |            | Mean Mar IFBFat            | 0.18                    | $-6.9 \times 10^{-4}$ | 0.361                 | 0.66              |
|              | Individual | Snowpack                   | 0.014*                  | $2.4 \times 10^{-3}$  | 0.025                 | 0.80              |
|              |            | Number female              | $-2.3 \times 10^{-3}$ * | $-3.7 \times 10^{-3}$ | $-8.5 \times 10^{-4}$ | 0.98              |
|              |            | Mean Mar IFBFat            | 0.26*                   | 0.036                 | 0.49                  | 0.79              |
|              |            | Age                        | -0.60*                  | -1.10                 | -0.11                 | 1.00              |
| Adult winter | Population | Age <sup>2</sup>           | 0.023                   | $-4.7 \times 10^{-3}$ | 0.052                 | 1.00              |
|              |            | Per capita snowpack        | 50.72*                  | 21.37                 | 80.12                 | 1.00              |
|              |            | Month                      |                         |                       |                       | 0.97              |
|              | Individual | Per capita snowpack        | 31.54*                  | 1.89                  | 61.08                 | 0.74              |
|              |            | Month                      |                         |                       |                       | 1.00              |
|              |            | Age                        | -0.24*                  | -0.345                | -0.15                 | 1.00              |
|              |            | Nov body mass <sup>a</sup> | 0.064*                  | 0.015                 | 0.11                  | 0.86              |

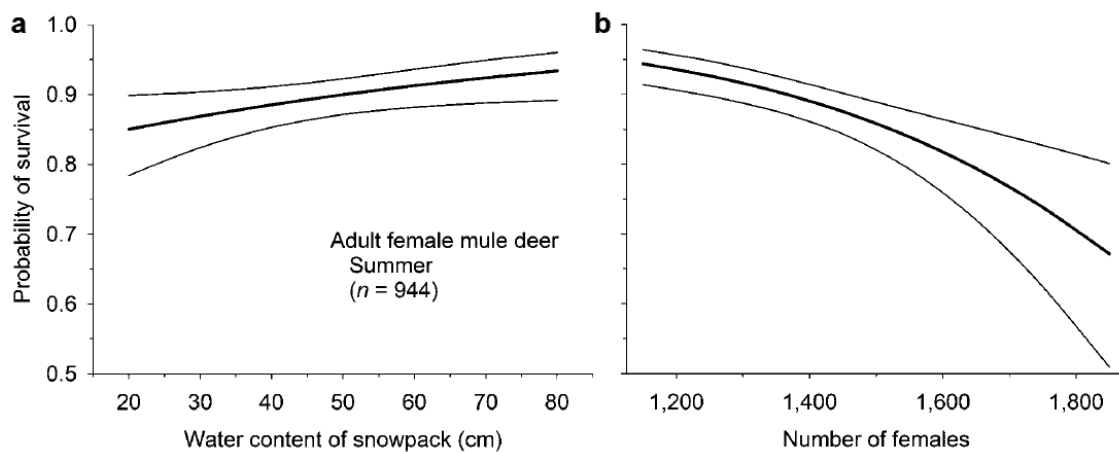
IFBFat, ingesta-free body fat.

<sup>a</sup> Results obtained from a separate set of models using a subset of data ( $n = 334$ ) during 2002–2008.

La conduite de recherches à long terme présente d'autres défis, notamment l'intégration de nouvelles technologies et de techniques améliorées aux méthodologies plus anciennes. Dans notre zone d'étude avant 1997, les données sur l'état nutritionnel des femelles adultes étaient obtenues par abattage et estimation de la graisse corporelle à partir des indices de graisse rénale. À partir de 1997, nous avons utilisé l'échographie, qui a permis l'estimation in vivo de l'IFBFat et le suivi longitudinal de chaque cerf. Nous avons estimé la graisse intra-fasciculaire à partir des indices de graisse rénale pour tous les cerfs avant 1997 afin de fournir une estimation comparable ; **cependant, les indices de graisse rénale sont moins sensibles à la graisse intra-fasciculaire lorsque l'état nutritionnel est élevé** (Stephenson et al. 1998, Cook et al. 2007, Pierce et al. 2012). La majeure partie de nos analyses détaillées ne comprenait que les données collectées depuis 1997, que nous avons recueillies à l'aide d'une méthodologie cohérente utilisant l'échographie. **Néanmoins**, nous avons intégré les données de 1991 à 1996 pour les analyses des mesures au niveau de la population afin d'augmenter la taille de l'échantillon et d'obtenir une gamme plus large de densités de population.

Bien que ces analyses aient pu être légèrement biaisées, car nous avons calculé l'IFBFat à partir de la graisse rénale ou à partir d'échantillons de plus petite taille pendant cette période (Figure 5), nous avons pondéré chaque échantillon par l'inverse de la variance, ce qui a attribué moins de poids aux estimations présentant une plus grande incertitude. La taille de l'échantillon (souvent  $> 100$ ) était suffisante pour la plupart des analyses, mais des difficultés logistiques ont entraîné une réduction de la taille de l'échantillon pour la survie des nouveau-nés, la gestation des jeunes d'un an et la caractérisation de la mortalité par cause spécifique des nouveau-nés et des adultes. Par conséquent, l'évaluation de certaines covariables n'a pas été possible.





**Figure 19.** Probabilité estimée ( $\pm$  IC à 95%) de survie estivale des femelles adultes ( $>1$  an) de cerfs muets en fonction de la teneur en eau du manteau neigeux en avril (a) et du nombre estimé de femelles adultes dans la population en janvier (b), Sierra Nevada, Californie, États-Unis. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau de la population, qui comprenait le manteau neigeux en avril, le nombre de femelles et la graisse corporelle moyenne sans ingestion (IFBFat) en mars

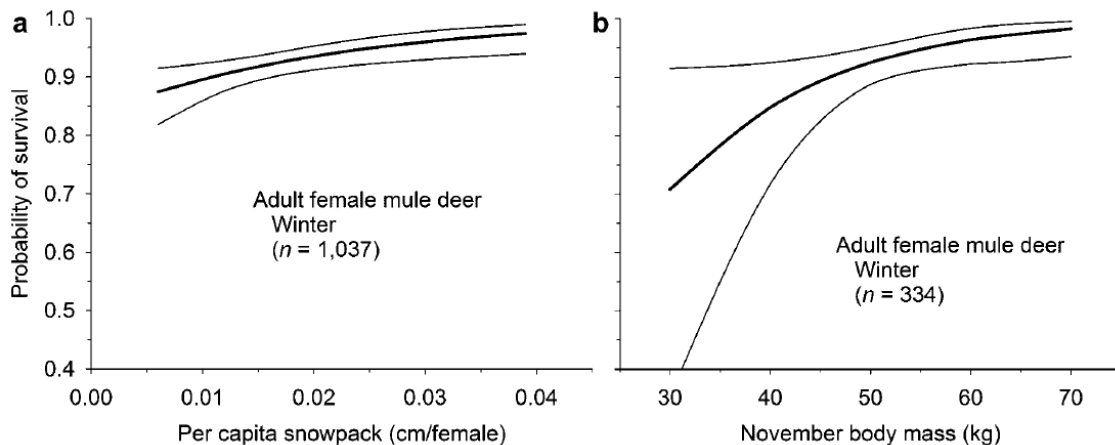
## Effets de l'état nutritionnel sur les taux vitaux

### *Survie et recrutement des jeunes*

En raison de l'influence de la survie et du recrutement des jeunes sur la dynamique des populations de grands ongulés (Gaillard et al. 1998, 2000 ; Raithel et al. 2007), il est essentiel d'identifier les facteurs qui limitent ces composantes du cycle biologique. La survie des faons de cerf muet jusqu'à l'âge de 20 semaines dans la Sierra Nevada était relativement faible par rapport à d'autres populations de cerfs muets (Hamlin et al. 1984, Pojar et Bowden 2004, Bishop et al. 2009, Johnstone-Yellin et al. 2009), mais similaire à celle des populations souffrant de restrictions alimentaires (Lomas et Bender 2007) ou d'autres grands herbivores soumis à une forte prédation (Barber-Meyer et al. 2008). Bien que la comparaison des taux de mortalité soit courante dans les études sur la survie des nouveau-nés, une simple comparaison des taux de survie entre les populations ne révèle que peu d'informations sur les conséquences sous-jacentes de la mortalité et leur effet sur la dynamique des populations.

En effet, nous avons observé des différences distinctes dans les facteurs affectant la mortalité des nouveau-nés au sein d'une même population entre 2006 et 2008. La nutrition était le facteur dominant affectant la survie des jeunes dans la partie est de la crête de la Sierra (Figure 7), tandis que la survie des jeunes nés dans la partie ouest était principalement affectée par la prédation (Figure 8).

Le poids à la naissance des jeunes est un trait biologique largement reconnu qui peut avoir des conséquences tout au long de la vie (Albon et al. 1987, Monteith et al. 2009) et qui a souvent une influence marquée sur la survie des ongulés nouveau-nés (Clutton-Brock et al. 1987, Keech et al. 2000, Tveraa et al. 2003, Lomas et Bender 2007, Carstensen et al. 2009, Johnstone-Yellin et al. 2009). Néanmoins, lorsque la prédation est élevée et a un effet additif sur les taux de mortalité, les effets du poids à la naissance sur la viabilité et la survie des jeunes peuvent être négligeables et effacés par une prédation indépendante de l'état physique (Fig. 7a ; Barber-Meyer et al. 2008). Sur le versant est de la crête de la Sierra, les nouveau-nés plus petits avaient une probabilité de survie plus faible (Fig. 7a), ceux pesant  $<2,0$  kg à la naissance ayant  $<35\%$  de chances de survie et étant les plus susceptibles de succomber à la malnutrition (Fig. 9a), ce qui correspond à la faible survie des nouveau-nés de cerfs à queue blanche  $\leq 1,9$  kg (*Odocoileus virginianus* ; Verme 1962).



**Figure 20.** Probabilité estimée ( $\pm$  IC à 95%) de survie hivernale des femelles adultes ( $>1$  an) de cerfs muets en fonction de l'épaisseur de la couche de neige par habitant au niveau de la population (**a**) et du poids corporel en novembre au niveau individuel (**b**), 1998-2008, Round Valley, comté d'Inyo, Californie, États-Unis. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau de la population, qui comprenait l'enneigement par habitant, la température mensuelle et le mois (**a**), et au niveau individuel, qui comprenait l'enneigement par habitant, le mois, l'âge et la masse corporelle en novembre (**b**). Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne

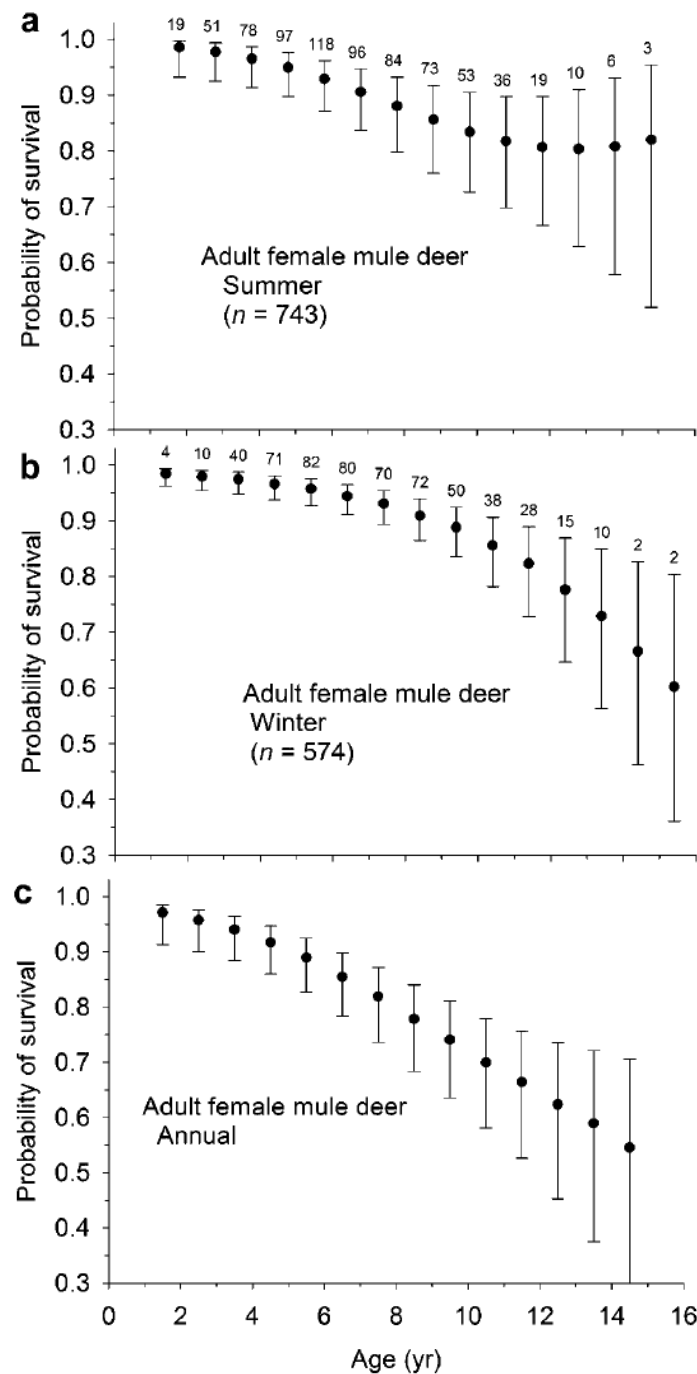
Les nouveau-nés qui meurent de malnutrition sont susceptibles de mourir immédiatement après la naissance (Ozoga et Clute 1988, Carstensen et al. 2009), ce qui a également été mis en évidence dans notre étude (Fig. 9b). Le faible poids à la naissance est souvent attribué à une mauvaise alimentation maternelle (Verme 1965, 1969 ; Robinette et al. 1973 ; Cook et al. 2004 ; Adams 2005 ; Lomas et Bender 2007), mais dans notre étude, le poids à la naissance n'était pas fortement influencé par les caractéristiques maternelles que nous avons mesurées (Annexe C). Le poids à la naissance des cerfs muets était principalement lié à la taille de la portée, les portées plus importantes entraînant un poids à la naissance plus faible chez les petits d'une même portée (Fig. 10a). En revanche, le moment de la naissance était lié aux caractéristiques maternelles, ce qui pourrait refléter une tentative des femelles de compenser la mauvaise alimentation maternelle, améliorant ainsi la croissance et la survie des petits (Monteith et al. 2009).

La durée de gestation est un trait plastique du cycle biologique qui peut être allongé pour compenser le retard de développement fœtal causé par la privation nutritionnelle (Verme 1965, Rachlow et Bowyer 1991, Berger 1992, Flydal et Reimers 2002, Clements et al. 2011), ou raccourci pour coïncider avec la disponibilité des ressources si les femelles sont en bonne santé nutritionnelle (Berger 1992, Mysterud et al. 2009, Rowell et Shipka 2009). Les femelles plus lourdes et en bonne condition nutritionnelle peuvent avoir conçu plus tôt à l'automne, ce qui se traduit par des dates de mise bas plus précoces (Robinette et al. 1973, Garel et al. 2009, Mysterud et al. 2009, Clements et al. 2011) ; cependant, la date de conception est souvent inversement proportionnelle à la durée de gestation (Scott et al. 2008, Mysterud et al. 2009, Clements et al. 2011). Nous émettons l'hypothèse que les femelles ayant des portées plus nombreuses, ou peut-être une masse corporelle faible, ont prolongé la gestation afin de stimuler la croissance fœtale et d'augmenter la masse à la naissance des petits, car les portées plus nombreuses ont entraîné un retard des dates de naissance (Fig. 10a) et la faible masse à la naissance a été sélectionnée à la baisse (Fig. 7a). Les femelles peuvent également avoir augmenté l'allocation des ressources maternelles pour compenser les dates de naissance tardives et améliorer la croissance néonatale (Rachlow et Bowyer 1994,

Andersen et Linnell 1997), bien que cela ne se produise pas toujours (Asher et al. 2005, Whiting et al. 2009). Les cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) nourris avec des niveaux nutritionnels variables ont donné naissance à des petits de taille similaire ; **cependant, la durée de gestation variait considérablement, les femelles ayant une alimentation de mauvaise qualité ayant une gestation plus longue** (Asher et al. 2005). **En revanche**, les femelles de grande taille peuvent avoir le potentiel d'améliorer la croissance fœtale et de donner naissance **plus tôt** que les femelles plus petites (Fig. 11). La date de mise bas était plus précoce chez les caribous (*Rangifer tarandus*) plus lourds en été (Cameron et al. 1993), chez les élan d'Alaska (*Alces alces*) ayant une plus grande quantité de graisse au niveau de la croupe (Keech et al. 2000) et pendant les années où la densité de population était plus faible chez les wapitis d'Amérique du Nord (*Cervus elaphus*, Singer et al. 1997). **De même, la date de mise bas était plus précoce et les petits étaient plus lourds à la naissance après un hiver doux qu'après un hiver rigoureux pour les rennes (*Rangifer tarandus*) en Norvège** (Tveraa et al. 2003).

La variation de la durée de gestation pour compenser la faible croissance fœtale n'est possible que dans des conditions nutritionnelles modérées (Albon et al. 1983 a, Asher et al. 2005). Bien que l'espace péritonéal limité ait probablement restreint le potentiel de masse à la naissance pour les femelles ayant des portées plus importantes (Fig. 10 ; Robinette et al. 1973), les pressions sélectives ont probablement favorisé les stratégies de reproduction visant à maximiser la masse à la naissance des petits dans les limites morphologiques, car la masse à la naissance est l'un des facteurs les plus influents sur la survie des petits. Les stratégies visant à prolonger la gestation peuvent toutefois ne pas être favorables pour les espèces qui dépendent d'une mise-bas coïncidant avec un afflux de nutriments au printemps afin de soutenir les coûts de lactation (Côté et Festa-Bianchet 2001, Post et al. 2008) et de disposer de suffisamment de temps pour la croissance et l'accumulation de réserves corporelles afin de survivre à l'hiver (Rachlow et Bowyer 1991, Bowyer et al. 19986, Cook et al. 2004, Bishop et al. 2005, Hurley et al. 2011).

La date de naissance influence souvent la survie, les nouveau-nés nés tôt ou pendant le pic des naissances bénéficiant de taux de survie plus élevés (Testa 2002, Landete-Castillejos et al. 2003, Whiting et al. 2011). Le moment où les besoins nutritionnels des petits nés tardivement doivent être satisfaits peut ne pas coïncider avec le pic de disponibilité des ressources au printemps, les petits étant alors en sous-poids et ayant de faibles chances de survie (Clutton-Brock et al. 1987, Rachlow et Bowyer 1994). D'autres études ont montré que les petits nés en dehors de la période de pic des naissances peuvent être soumis à une pression accrue de prédation (Testa 2002, Barber-Meyer et al. 2008). **À l'inverse, le moment de la mise bas n'a eu aucun effet sur la survie dans d'autres études** (Bowyer et al. 19986, Feder et al. 2008, Musante et al. 2010) ou pour les nouveau-nés de la Sierra Nevada (Annexe A). Malgré la prédation importante subie par les jeunes au cours des premières semaines de leur vie, l'absence d'effet du moment de la naissance sur la probabilité de survie nous a amenés à rejeter la possibilité d'un effet de dilution sur la prédation.



**Figure 21.** Probabilité estimée ( $\pm$  IC à 95%) de survie estivale (**a**), hivernale (**b**) et annuelle (**c**) des femelles adultes ( $>1$  an) de cerfs muets en fonction de leur âge dans la Sierra Nevada, en Californie, aux États-Unis. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau individuel, qui comprenait l'enneigement, le nombre de femelles, la masse grasseuse moyenne en mars (IFBFat), l'âge et l'âge<sup>2</sup> pour l'été (**a**) ; l'enneigement par habitant, l'âge, le mois et la masse corporelle en novembre pour l'hiver (**b**) ; et le produit de la survie estivale et hivernale dans les classes d'âge à l'aide de la méthode delta pour la survie annuelle (**c**). Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne. La taille des échantillons est indiquée au-dessus des barres d'erreur

La lactation est l'événement le plus exigeant sur le plan énergétique (jusqu'à 4 fois le métabolisme de base) dans le cycle de vie d'un ongulé (Men 1978, Monteith et al. 2014), et les besoins en fourrage passent de 130% de l'entretien estival lorsqu'il s'agit d'élever un jeune pendant la période de lactation maximale à 170% pour deux jeunes pendant la période de lactation maximale (Sadleir 1982). L'alimentation des petits après la naissance était influencée positivement par l'état nutritionnel de la mère, mais cet effet était plus évident au début du pic de lactation (4 semaines après la mise bas ; Monteith et al. 2014) et était dilué par la forte

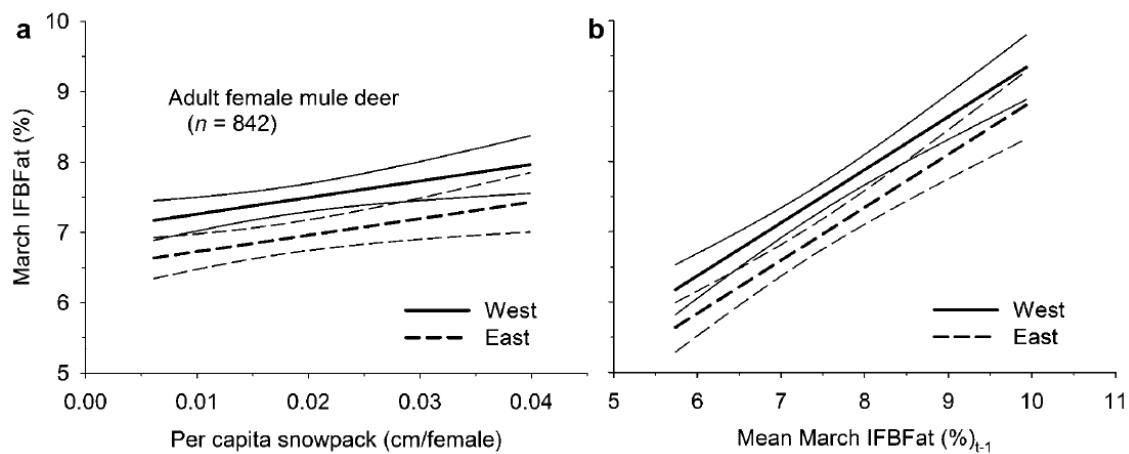
pression de prédation sur les petits nés du côté ouest de la crête de la Sierra (Fig. 7b). Au cours des premiers mois de leur vie, la croissance et le développement des petits dépendent de la quantité et de la qualité du lait produit par la mère (Robbins et Robbins 1979 ; Cook et al. 2004 ; Tollefson et al. 2010, 2011), qui peuvent dépendre de son état nutritionnel ou des conditions de recherche de nourriture (Sadleir 1982, Landete-Castillejos et al. 2003, Tollefson et al. 2011).

**Tableau 9.** Estimations des paramètres moyens du modèle, intervalles de confiance et pondérations d'importance d'Akaike des facteurs qui ont influencé la graisse corporelle sans ingestion (IFBFat) et la masse corporelle des femelles adultes (> 1 an) de cerfs muets en mars au niveau de la population ( $n = 842$  et  $828$ , respectivement) et au niveau individuel ( $n = 531$  et  $517$ , respectivement), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1998-2009. Nous avons inclus les variables que nous avons identifiées comme influentes dans les niveaux d'analyse inférieurs. Nous avons considéré les variables comme influentes si leur intervalle de confiance à 90% ne chevauchait pas zéro ou si leur poids d'importance était >0,50. Les astérisques adjacents aux estimations des paramètres indiquent que les intervalles de confiance à 90% ne chevauchent pas zéro. La liste complète des variables prédictives prises en compte figure dans les annexes K et L

| Response      | Level      | Parameter                              | Estimate | 90% CI |        | Importance weight |
|---------------|------------|----------------------------------------|----------|--------|--------|-------------------|
|               |            |                                        |          | Lower  | Upper  |                   |
| Mar IFBFat    | Population | Summer residency                       | -0.50*   | -0.73  | -0.26  | 1.00              |
|               |            | Per capita snowpack                    | 45.23*   | 30.69  | 59.77  | 1.00              |
|               |            | Mean Mar IFBFat <sub>t-1</sub>         | 0.51*    | 0.36   | 0.66   | 1.00              |
|               |            | Winter precipitation                   | -0.28*   | -0.35  | -0.21  | 1.00              |
|               | Individual | Mean Mar IFBFat <sub>t-1</sub>         | 33.07    | -2.54  | 68.67  | 0.99              |
|               |            | Per capita snowpack                    | 0.74*    | 0.26   | 1.26   | 0.95              |
|               |            | Winter precipitation                   | -0.15*   | -0.27  | -0.018 | 0.71              |
|               |            | Age                                    | -0.16*   | -0.24  | -0.079 | 0.96              |
|               |            | Litter size                            | 0.56*    | 0.17   | 0.96   | 1.00              |
|               |            | Nov IFBFat <sub>t-1</sub> <sup>a</sup> | 0.14*    | 0.088  | 0.20   | 1.00              |
|               |            | Summer residency                       | -1.00*   | -1.81  | -0.19  | 0.92              |
| Mar body mass | Population | Winter temperature                     | 0.67*    | 0.37   | 0.96   | 0.99              |
|               |            | Summer residency                       | -1.11*   | -1.87  | -0.35  | 0.96              |
|               | Individual | Winter temperature                     | 0.24*    | 0.018  | 0.47   | 0.74              |
|               |            | Age                                    | 2.70*    | 2.22   | 3.19   | 1.00              |
|               |            | Age <sup>2</sup>                       | -0.15*   | -0.18  | -0.11  | 1.00              |
|               |            | Mar IFBFat                             | 0.30*    | 0.19   | 0.40   | 1.00              |

<sup>a</sup> Results obtained from a separate set of models using a subset of data ( $n = 215$ ) during 2002–2008.

Les ongulés sont généralement considérés comme des reproducteurs de capital, car ils dépendent de l'énergie stockée pour se reproduire (Jönsson 1997) ; **cependant**, les petits ongulés tels que le cerf muet et le chevreuil Européen (*Capreolus capreolus*) peuvent fonctionner davantage comme des reproducteurs de revenu, car ils dépendent de l'énergie acquise pendant la reproduction pour subvenir aux besoins de leurs petits (Andersen et al. 2000, Tollefson et al. 2010). La relation entre l'état nutritionnel et la probabilité de survie des petits pour les femelles qui passent l'été sur le versant est de la crête de la Sierra, ainsi que les coûts évidents de la reproduction sur l'état nutritionnel à l'automne, indiquent que le cerf muet dépend également du capital **actuel** pour soutenir l'allocation reproductive (Stearns 1992, Jönsson 1997, Stephens et al. 2009). Des relations similaires entre le capital nutritionnel, mesuré par la masse corporelle ou les réserves de graisse, et la survie des jeunes ont été rapportées pour de nombreux grands herbivores, notamment le wapiti d'Amérique du Nord (Cook et al. 2004), le cerf élaphe (Landete-Castillejos et al. 2003), l'orignal (Keech et al. 2000), le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis* ; Festa-Bianchet 1998, Festa-Bianchet et Jorgenson 1998), le caribou (Bardsen et al. 2010) et le cerf muet (Lomas et Bender 2007, Johnstone-Yellin et al. 2009, cette étude). Le rapport entre les femelles jeunes et adultes est une mesure composite de plusieurs processus démographiques, notamment la survie des femelles adultes, la fertilité, la fécondité et la survie des jeunes (Bonenfant et al. 2005).



**Figure 22.** Effets estimés au niveau de la population ( $\pm$  IC à 95%) de l'enneigement par habitant (a) et de la masse grasseuse moyenne sans ingestion (IFBFat) en mars (b) sur l'IFBFat des femelles adultes ( $>1$  an) de cerfs muets au mois de mars suivant, par rapport au versant de la crête de la Sierra occupé pendant l'été, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1997-2008. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau de la population, qui comprenait la résidence estivale (est ou ouest), l'enneigement par habitant, les précipitations hivernales et la graisse corporelle moyenne sans apport alimentaire en mars de l'année précédente ( $t-1$ ). Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne

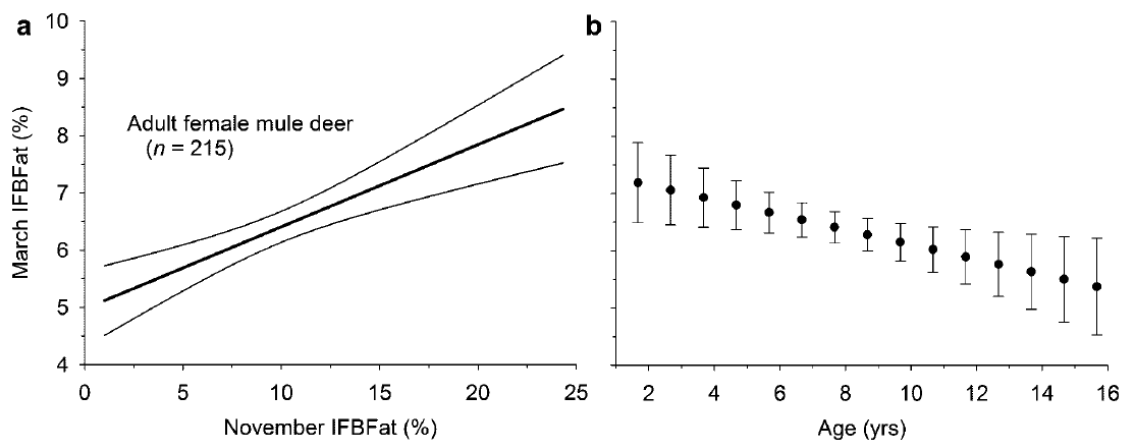
Bien que l'utilisation des données sur les **ratios** pour déduire la dynamique des populations ait été critiquée (Caughley 1974, McCullough 1994), d'autres ont utilisé ces données pour caractériser la démographie des populations d'ongulés (Raithel et al. 2007 ; Harris et al. 2008 ; Hegel et al. 2010a, b). Si les taux de reproduction et la survie des femelles adultes restent élevés avec peu de variations, les ratios d'âge peuvent fournir un indice fiable des changements relatifs de  $\lambda$ , car la variation de la survie des jeunes entraîne des changements interannuels dans cette mesure (Gaillard et al. 1998, 2000 ; Raithel et al. 2007 ; Harris et al. 2008).

Le rapport jeunes/femelles chez les cerfs muets de la Sierra Nevada était **très variable** (Fig. 14a) et était principalement influencé par l'état nutritionnel des femelles adultes en mars. Les effets dépendants de la densité sur les ratios d'âge étaient évidents dans plusieurs études examinées par Bonenfant et al. (2009). L'état nutritionnel en mars fournissait une mesure intégrative des conditions du territoire, influencées par les précipitations et les processus dépendants de la densité ; l'état nutritionnel reflétait le potentiel reproductif des femelles pour l'été suivant et constituait une référence pour le report des conditions du territoire et des limitations nutritionnelles de l'année précédente (Fig. 14b).

#### *Âge à la première reproduction*

L'âge auquel les jeunes femelles se reproduisent pour la **première** fois présente un intérêt théorique considérable pour comprendre les stratégies de cycle biologique (Stearns 1992, Proaktor et al. 2008) et peut avoir un effet profond sur la dynamique des populations (Cole 1954). L'âge de la première reproduction devrait suivre le recrutement des jeunes en fonction de la sensibilité à la limitation des ressources (Eberhardt 2002). À l'appui de cette prédiction, la probabilité de gestation chez les femelles cerfs muets d'un an dans la Sierra Nevada a été déterminée principalement par un indice de disponibilité du fourrage dépendant de la densité, qui a probablement influencé la croissance des jeunes femelles avant la saison des amours (Fig. 15).





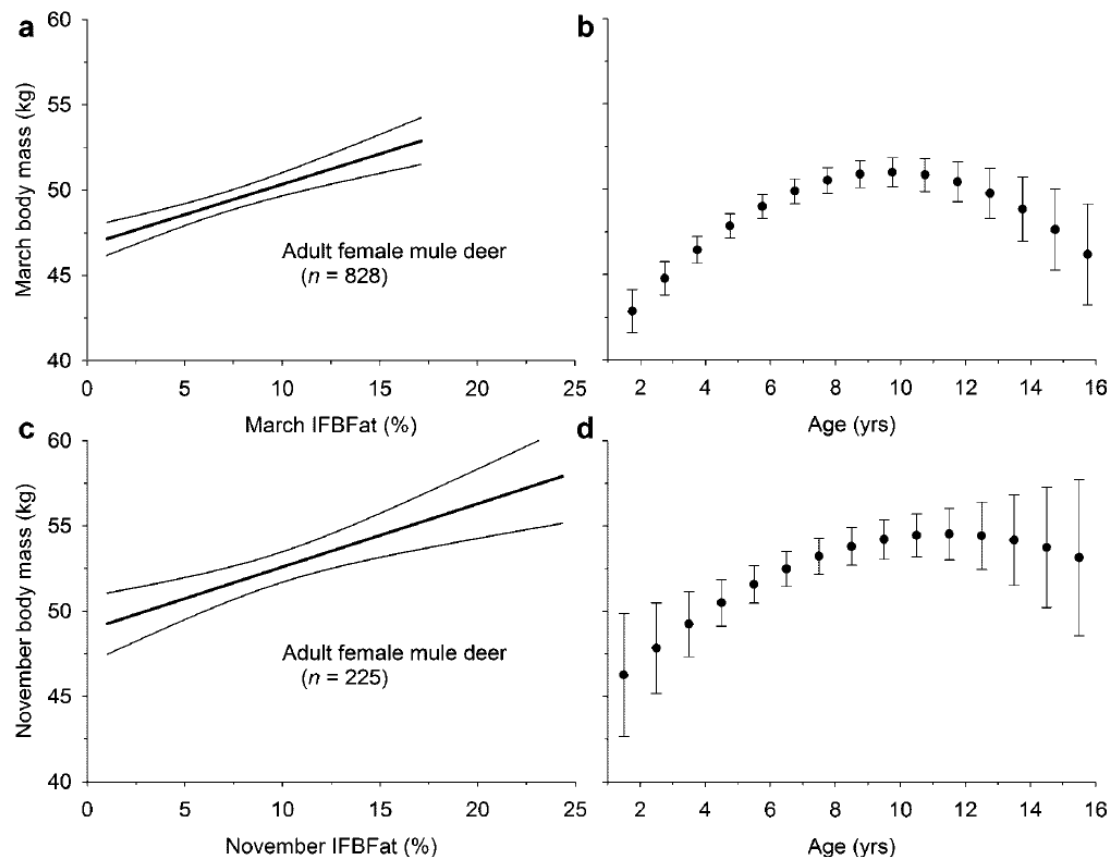
**Figure 23.** Effet estimé ( $\pm$  IC à 95%) du pourcentage de graisse corporelle non ingérée (IFBFat) des femelles individuelles en novembre (a) et de l'âge (b) sur l'IFBFat des femelles adultes ( $>1$  an) de cerfs muets en mars, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1997-2008. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau individuel, qui comprenait l'enneigement par habitant, l'IFBFat moyen en mars de l'année précédente ( $t-1$ ), les précipitations hivernales, l'âge, la taille de la portée et l'IFBFat $_{t-1}$  de novembre. Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne

**L'âge de la primiparité** pour la plupart des espèces de grands ongulés est associé à l'atteinte d'un seuil de masse corporelle avant l'accouplement (Langvatn et al. 1996, Sand et Cederlund 1996, Adams et Dale 1998, Swihart et al. 1998, DelGiudice et al. 2007), qui est sensible à la limitation des ressources et peut retarder l'âge de la première reproduction de 1 à 3 ans selon la gravité de cette limitation (Jorgenson et al. 1993, Festa-Bianchet et al. 1995, Bonenfant et al. 2002, Strickland et al. 2008). Bien que nos données sur la masse corporelle aient été recueillies en mars, le seuil de  $\geq 41$  kg pour une probabilité élevée (0,90) de gestation chez les cerfs muets d'un an était comparable à celui rapporté précédemment pour les cerfs muets âgés de 6 mois et d'un an (41-45 kg ; Robinette et al. 1973) et les cerfs à queue blanche (55,1 kg ; DelGiudice et al. 2007). **En revanche**, la probabilité de gestation chez les femelles âgées de  $\geq 2,5$  ans n'était pas liée à l'âge, à l'état nutritionnel ou à la masse corporelle, même si la masse corporelle des femelles gestantes variait entre 34 kg en novembre et 30 kg en mars, des niveaux de masse corporelle qui représentaient une probabilité de gestation presque nulle pour les femelles d'un an (Fig. 15b). **De même**, les jeunes femelles élan avaient besoin d'une masse corporelle plus importante pour ovuler que les femelles plus âgées (Schwartz et Hundertmark 1993, Garel et al. 2009). Nous émettons l'hypothèse que l'effet important de la masse corporelle sur l'âge de la primiparité, par rapport à l'absence d'une telle relation chez les femelles plus âgées, pourrait représenter un compromis entre la maturation précoce et la croissance future (Green et Rothstein 1991, Stearns 1992, Sand 1996). **En outre**, l'alimentation des mères pendant l'année de naissance peut influencer l'âge de la primiparité (Pettorelli et al. 2003, McLoughlin et al. 2008), ce qui peut se manifester par son influence sur le poids à la naissance et la croissance des petits (Monteith et al. 2009).

#### *Taux de fœtus*

La taille moyenne des portées entre 1997 et 2009 (1,69 petit/femelle adulte) était comparable à celle rapportée pour d'autres populations de cerfs muets en Californie (1,72 ; Salwasser et al. 1978) et au Colorado (1,70 ; Andelt et al. 2004), mais inférieure à celle observée dans un troupeau captif au Colorado (1,82 ; Robinette et al. 1973) et d'une population en liberté dans le Colorado (1,81 ; Bishop et al. 2009), mais supérieure à celle observée (1,40) lors de l'effondrement de la population dans la Round Valley à la fin des années 1980 (Kucera 1988).

La taille des portées des femelles cerfs muets âgées  $\geq 2,5$  ans était sensible au climat estival, à l'enneigement par habitant et à la résidence estivale. Nous émettons l'hypothèse que les étés plus chauds ont accéléré le dessèchement et la sénescence du fourrage, réduisant ainsi sa qualité nutritionnelle (Marshall et al. 2005a, b). Cependant, les hivers avec un enneigement plus important par rapport à la densité de population ont probablement contribué à maintenir la qualité du fourrage plus longtemps en été, ce qui a pu atténuer les effets du climat estival (Tableau 7).



**Figure 24.** Effet estimé ( $\pm$  IC à 95%) du pourcentage de graisse corporelle libre d'ingestion (IFBFat) chez les femelles individuelles en mars (a) et novembre (c), et de l'âge (b et d) sur la masse corporelle des femelles adultes ( $>1$  an) de cerfs muets en mars et novembre, respectivement, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1997-2009. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau individuel, qui comprenait la résidence estivale (est ou ouest), la température hivernale, l'âge, l'âge<sup>2</sup> et l'IFBFat de mars pour la masse corporelle de mars (a et b), et comprenait la résidence estivale, les précipitations estivales, la température estivale, l'IFBFat moyen de mars, l'âge, l'âge<sup>2</sup>, l'IFBFat de novembre et le statut de recrutement pour la masse corporelle de novembre (c et d). Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne

Les effets de l'état nutritionnel sur les taux de fertilité ont été rapportés pour de nombreuses espèces d'ongulés (Adamczewski et al. 1997, Cook et al. 2004, Stewart et al. 2005), y compris le cerf muet (Johnstone-Yellin et al. 2009, Tollefson et al. 2010). Nos résultats ont toutefois indiqué que l'âge, l'état nutritionnel et la masse corporelle n'influençaient pas les schémas de fertilité des cerfs muets femelles âgées de plus de 2,5 ans. Dans d'autres études, les **schémas de fertilité** étaient liés soit à la masse corporelle, soit à l'état nutritionnel (Cameron et al. 1993, Adams et Dale 1998, Stewart et al. 2005, Tollefson et al. 2010) ; **cependant**, les ressources fourragères disponibles immédiatement avant ou pendant l'œstrus peuvent l'emporter sur les effets de l'état nutritionnel actuel (Verme 1969, Bowyer 1991, Tollefson et al. 2010).

**Tableau 10.** Estimations des paramètres moyens du modèle, intervalles de confiance et pondérations d'importance d'Akaike des facteurs qui ont influencé la graisse corporelle sans ingestion (IFBFat) et la masse corporelle des femelles adultes (>1 an) de cerfs muets en novembre au niveau de la population ( $n = 359$  et  $330$ , respectivement) et au niveau individuel ( $n = 249$  et  $253$ , respectivement), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1998-2009. Nous avons inclus les variables que nous avons identifiées comme influentes dans les niveaux d'analyse inférieurs. Nous avons considéré les variables comme influentes si leur intervalle de confiance à 90% ne chevauchait pas zéro ou si leur poids d'importance était  $>0,50$ . Les astérisques à côté des estimations des paramètres indiquent que les intervalles de confiance à 90% ne chevauchent pas zéro. La liste complète des variables prédictives prises en compte figure dans les annexes M et N

| Response      | Level      | Parameter            | Estimate | 90% CI |        | Importance weight |
|---------------|------------|----------------------|----------|--------|--------|-------------------|
|               |            |                      |          | Lower  | Upper  |                   |
| Nov IFBFat    | Population | Summer residency     | -2.35*   | -3.22  | -1.48  | 1.00              |
|               |            | Per capita snowpack  | 78.53*   | 14.16  | 142.89 | 1.00              |
|               |            | Summer precipitation | 0.087*   | 0.012  | 0.16   | 0.69              |
|               |            | Mean Mar IFBFat      | 0.27     | -0.12  | 0.65   | 0.64              |
|               | Individual | Summer residency     | -1.97*   | -2.84  | -1.11  | 1.00              |
|               |            | Per capita snowpack  | 132.38*  | 71.54  | 193.22 | 1.00              |
|               |            | Mean Mar IFBFat      | 0.89*    | 0.28   | 1.50   | 0.94              |
|               |            | Age                  | -0.030   | -0.18  | 0.13   | 1.00              |
|               |            | Mar IFBFat           | 0.10     | -0.027 | 0.23   | 0.51              |
|               |            | Litter size          | -0.24    | -0.93  | 0.45   | 1.00              |
|               |            | Recruitment status   | -2.81*   | -3.43  | -2.20  | 1.00              |
|               |            | Summer residency     | -2.75*   | -4.15  | -1.33  | 1.00              |
|               |            | Summer precipitation | 0.37*    | 0.27   | 0.47   | 1.00              |
|               |            | Summer temperature   | -0.61*   | -1.11  | -0.12  | 0.88              |
|               |            | Mean Mar IFBFat      | -0.55    | -1.13  | 0.039  | 0.79              |
|               |            | Summer residency     | -2.72*   | -4.27  | -1.16  | 1.00              |
|               |            | Summer precipitation | 0.27*    | 0.15   | 0.39   | 0.99              |
| Nov body mass | Population | Summer temperature   | -0.36    | -0.86  | 0.14   | 0.69              |
|               |            | Mean Mar IFBFat      | 0.13     | -0.11  | 0.37   | 1.00              |
|               |            | Age                  | 1.93*    | 0.80   | 3.06   | 1.00              |
|               |            | Age <sup>2</sup>     | -0.084*  | -0.15  | -0.016 | 1.00              |
|               | Individual | Nov IFBFat           | 0.37*    | 0.22   | 0.52   | 1.00              |
|               |            | Recruitment status   | -0.81    | -1.71  | 0.079  | 1.00              |

Il peut être possible de maintenir une fertilité élevée pour les ongulés migrateurs qui sont capables de suivre les **gradients phénologiques** (Monteith et al. 2011, Sawyer et Kauffman 2011) et de se déplacer vers des zones qui ont subi une pression de broutage négligeable au cours de la saison précédente (Skogland 1985, Andelt et al. 2004). Les cerfs muets de la Sierra Nevada migrent vers leur aire d'hivernage avant le rut en automne, où l'intensité du broutage a été réduite pendant toute la saison de croissance (Monteith et al. 2011), ce qui peut leur offrir un régime alimentaire suffisant en énergie digestible et en protéines pour augmenter la probabilité de gestation et la taille des portées, et peut expliquer en partie l'absence d'effet de l'état nutritionnel sur ces paramètres reproductifs. **Cependant**, la grande taille des portées chez les femelles qui passent l'été sur le versant ouest de la crête de la Sierra peut s'expliquer en partie par leur séjour plus long dans des zones d'été offrant une plus grande diversité végétale et une meilleure qualité de fourrage que celles des femelles qui passent l'été sur le versant est (Monteith et al. 2011).

La sénescence reproductive en termes de fertilité ou de fécondité ne s'est pas produite chez les cerfs muets âgés de moins de 15,5 ans dans la Sierra Nevada, malgré une masse corporelle (Fig. 24d) et un état nutritionnel (Fig. 26b) plus faibles chez les femelles âgées en automne. La gestation et la taille des portées sont restées largement inchangées par l'âge chez les femelles âgées de plus de 2,5 ans.

Ces données concordent avec l'absence de relation forte entre la fertilité et la masse corporelle ou l'état nutritionnel. Verme et Ullrey (1984) ont suggéré que la sénescence reproductive survient chez les cerfs à queue blanche âgés de plus de 7 ans ; **cependant**, la plupart des données empiriques indiquent une **absence** de sénescence en matière de fertilité ou de fécondité chez *Odocoileus* (McCullough 1979, Nelson et Mech 1990, Strickland et al. 2008), y compris chez les cerfs de Virginie âgés de 15,5 ans dans le Midwest nord-Américain

(DelGiudice et al. 2007). Malgré une sénescence actuarielle chez les cerfs muets vers l'âge de 10 ans (Fig. 21), en particulier pendant l'hiver, la sénescence reproductive n'était pas évidente. Une augmentation des pauses reproductives et une baisse de la fécondité ont été signalées chez d'autres ongulés femelles à un âge avancé (généralement > 12 ans) ou à quelques années de la sénescence actuarielle (Festa-Bianchet et al. 1994, Adams et Dale 1998, Bérubé et al. 1999, Ericsson et al. 2001, Festa-Bianchet et King 2007). Nous soupçonnons que la sénescence reproductive est peu susceptible d'être évidente chez les populations de cerfs soumises à la chasse ou à la prédation par de grands carnivores, en particulier lorsque la sénescence en termes de survie commence dès l'âge de 10 ans. La taille des portées est restée élevée et n'était pas cohérente avec l'état nutritionnel individuel, ce qui limite leur valeur pour évaluer la variation interannuelle du degré de limitation des ressources pour les populations d'*Odocoileus*.

#### *Gestation chez les adultes*

Les schémas de gestation chez les grands herbivores varient considérablement selon les espèces et les populations, avec des pauses reproductives fréquentes chez certains taxons (Julander et al. 1961, Testa et Adams 1998, Cook et al. 2004, Stewart et al. 2005), par rapport à des schémas de gestation élevés et constants qui semblent insensibles à la limitation des ressources chez d'autres (Skogland 1985, DelGiudice et al. 2007, Bishop et al. 2009). Bien que de faibles taux aient été documentés dans des conditions extrêmes de densité de population et de détérioration de l'habitat (Julander et al. 1961, Bowyer 1991), des taux élevés de gestation dans un large éventail de variations environnementales et de limitations nutritionnelles semblent être la norme pour *Odocoileus* (Andelt et al. 2004, DelGiudice et al. 2007, Strickland et al. 2008). Ces tendances confirment que la gestation des femelles adultes est l'un des derniers facteurs à être influencé par une alimentation inadéquate (Fig. 1 ; Eberhardt 2002) et indiquent que la surveillance des taux de gestation ne fournira que des informations limitées sur les variations des contraintes nutritionnelles au sein des populations ou entre elles (Andelt et al. 2004), sauf en cas de privation nutritionnelle extrême. En revanche, les tendances en matière de gestation chez l'élan sont sensibles à l'état nutritionnel, avec 9% et 13% d'IFBFat en automne, ce qui correspond respectivement à des taux de gestation de 50% et 100% (Testa et Adams 1998).

**Des pauses reproductives** et des taux de gestation variables se produisent chez les espèces polytoques (Julander et al. 1961, Hamel et al. 2010, Pierce et al. 2012), mais sont beaucoup **plus fréquentes** chez les espèces qui donnent généralement naissance à **un seul** petit, comme le cerf élaphe et le wapiti d'Amérique du Nord (Albon et al. 1983, Cook et al. 2004, Stewart et al. 2005) et le caribou (Cameron 1994, Adams et Dale 1998), où un ajustement de 1 à 0 petit est normalement la seule possibilité. Des taux de gestation élevés et des portées de plus d'un petit sont typiques chez les *Odocoileus*, qui sont plus susceptibles d'ajuster l'allocation des ressources à la reproduction en fonction des conditions nutritionnelles pendant la gestation ou au début des soins postnataux, plutôt que pendant l'ovulation (Johnstone-Yellin et al. 2009, Monteith et al. 2009). La mortalité prénatale chez les *Odocoileus* a été documentée, mais elle survient principalement au début de la gestation et est rare (Robinette et Gashwiler 1950, Kie et White 1985, Bishop et al. 2008).

#### *Survie des femelles adultes*

La survie des femelles adultes d'ongulés présente généralement un schéma constant de survie élevée (>85%) avec une forte résilience aux facteurs climatiques ou liés à la densité (Barrett 1982 ; van Vuren et Bray 1986 ; Gaillard et al. 1993, 2000 ; Loison et Langvatn 1998 ; Unsworth et al. 1999 ; Hamel et al. 2010). Nous avons documenté les effets positifs de l'enneigement par rapport à la densité animale sur la survie estivale et hivernale des femelles adultes, après avoir pris en compte la structure d'âge (Festa-Bianchet et al. 2003). **Malgré ces relations interannuelles avec la densité et la croissance du fourrage, la survie annuelle moyenne était de 0,87 et la survie saisonnière était presque toujours supérieure à 0,90, avec toutefois quelques variations d'une année à l'autre.** Le taux de survie **élevé** des adultes (Fig. 18) dans un environnement variable confirme la stabilité de la survie des femelles adultes chez les grands herbivores (Fig. 1), en particulier si l'on compare avec les variations observées au niveau des conditions météorologiques, de la prédation et de la nutrition. **La survie des adultes peut toutefois être fortement influencée par des excès de potassium associés à une sécheresse extrême** (Pierce et al. 2012).

Outre l'âge, la seule caractéristique **individuelle** liée à la survie saisonnière des femelles adultes de cerf mulot était la masse corporelle en novembre, qui **augmentait** la probabilité de survie hivernale (Fig. 20b). Le régime alimentaire des cerfs mulots de Round Valley passe progressivement du buisson amer à l'armoise, car le broutage hivernal épuise les réserves de buisson amer (Pierce et al. 2004). L'armoise est riche en protéines, mais peut contenir une abondance de composés phénoliques toxiques (Bray et al. 1991) et est principalement consommée lorsque d'autres sources de fourrage ne sont pas disponibles dans la vallée de Round Valley (Kucera 1997 ; Pierce et al. 2004, 2012). **La survie hivernale pourrait être liée à la masse corporelle plutôt qu'à l'IFBFat, car la masse corporelle intègre à la fois les protéines et les graisses corporelles et pourrait représenter les réserves endogènes totales disponibles pour compenser l'épuisement des protéines fourragères et de l'énergie digestible au fur et à mesure que l'hiver progresse** (Barboza et Parker 2008).

**La perte de masse corporelle pendant l'hiver est importante pour la plupart des ongulés et, à mesure que les réserves de graisse s'épuisent, la mobilisation de la masse musculaire s'accélère pour satisfaire les besoins énergétiques et azotés nécessaires à leur entretien** (Torbit et al. 1985, Parker et al. 1993, Monteith et al. 2013). **Par conséquent**, le maintien d'une masse musculaire suffisante pour les individus vivant dans des conditions difficiles peut être essentiel à leur survie (Torbit et al. 1985, Bender et al. 2008).

**L'état nutritionnel** des femelles adultes peut influencer leur survie (Lawrence et al. 2004, Bender et al. 2007), mais des événements rares tels que des conditions météorologiques extrêmes ou une privation nutritionnelle peuvent être nécessaires pour que les relations entre la nutrition et la survie des adultes deviennent évidentes (sensu Gaillard et al. 2000, Bishop et al. 2005). Au cours d'une étude de trois ans, menée pendant une période de sécheresse dans le centre-nord du Nouveau-Mexique, l'état nutritionnel des individus a eu une influence significative sur la survie des femelles cerfs mulots (Bender et al. 2007). **De même**, la population de cerfs mulots de Round Valley est passée d'environ 6 000 animaux en 1985 à moins de 1 000 en 1991 en raison d'une grave sécheresse qui a entraîné une baisse de la survie des adultes due à la privation nutritionnelle (Kucera 1988, Pierce et al. 2012). **À l'inverse**, l'amélioration nutritionnelle de l'aire d'hivernage a augmenté la survie annuelle des adultes de 0,05 (Bishop et al. 2009). **Bien que notre étude ait porté sur une période de 12 ans caractérisée**



par des précipitations très variables, les cerfs n'ont pas été soumis à des conditions climatiques ou à une densité **extrêmes** susceptibles d'affecter de manière dramatique une caractéristique de leur cycle de vie qui peut être **amortie** par des variations environnementales modérées (Gaillard et al. 1998, 2000). La résistance de la survie des adultes à la limitation nutritionnelle peut s'expliquer par le nombre de stratégies comportementales et reproductives dont disposent les femelles pour préserver leur propre survie, compte tenu d'autres décisions qui augmentent le risque de mortalité (Festa-Bianchet et Jorgenson 1998 ; Bårdsen et al. 2010 ; Monteith et al. 2011, 2013).

La **sénescence actuarielle** (Nussey et al. 2008), ou la diminution de la survie avec l'âge, s'est produite pendant l'hiver et l'été, mais elle est probablement plus apparente pendant les saisons ou les années de limitation nutritionnelle (Gaillard et al. 1993, Garrott et al. 2003, Nussey et al. 2008). Bien que la **survie** ait diminué à mesure que les femelles vieillissaient pendant l'été, la survie prévue des femelles âgées de plus de 10 ans a diminué à un rythme réduit et est restée supérieure à 80% dans les classes d'âge plus avancées (Fig. 21a). Ce déclin **modéré** contrastait avec l'augmentation du taux de mortalité avec l'âge chez les femelles pendant l'hiver (Fig. 21b), comme c'est généralement le cas chez les grands ongulés (Loison et al. 1999 ; Nussey et al. 2007, 2008). Pour de nombreux ongulés des régions tempérées, l'été est la saison où le fourrage est abondant (Parker et al. 2009), ce qui peut avoir atténué la suppression nutritionnelle associée à la vieillesse et à l'usure dentaire (Loe et al. 2006, Nussey et al. 2008). **En revanche**, le goulot d'étranglement nutritionnel de l'hiver offre aux femelles âgées moins de possibilités de réduire leur dépense énergétique ou d'augmenter leur gain alimentaire (Monteith et al. 2013), d'autant plus qu'elles sont généralement en moins bonne condition nutritionnelle en mars que les femelles en âge de procréer (Fig. 23b).

### Sensibilité de la condition nutritionnelle

Nos résultats concordaient **globalement** avec l'hypothèse selon laquelle les caractéristiques du cycle biologique sont sensibles aux contraintes nutritionnelles (Gaillard et al. 2000, Eberhardt 2002), à l'exception des taux de gestation, qui étaient moins variables et moins affectés par les contraintes nutritionnelles que la survie des femelles adultes (Fig. 1). Nous avons émis l'hypothèse que l'état nutritionnel offrirait la mesure la plus **sensible** et la plus directe de la limitation des ressources. À l'appui de cette hypothèse, l'état nutritionnel était plus variable que les autres traits liés au cycle biologique et l'influence de l'état nutritionnel sur les caractéristiques du cycle biologique correspondait à ces mêmes prévisions (Fig. 1).

De nombreux traits liés au cycle biologique, y compris l'état nutritionnel, reflétaient un décalage de l'état nutritionnel (moyen) de la population par rapport aux années précédentes. L'état nutritionnel au niveau de la population, en particulier après l'hiver, reflétait probablement une mesure de l'état de l'habitat de l'année précédente qui se prolongeait d'une saison à l'autre (McCullough 1979, Fryxell 1991, Singer et al. 1997, Cook et al. 2013, Monteith et al. 2013). Les effets directs et différés de la dépendance à la densité ont été documentés dans de nombreuses populations de grands mammifères dans divers habitats (Singer et al. 1997, Beckerman et al. 2002, Pettorelli et al. 2002, Månsson et al. 2007), ce qui a probablement entraîné des effets différés sur la structure par âge, des effets retardés sur le report nutritionnel au niveau individuel et des effets résiduels sur les conditions de l'habitat par rapport à la densité de la saison précédente. Si la condition nutritionnelle représente la position relative de la population par rapport à  $K$  (Piasecke et Bender 2009), alors cette



position devrait se refléter en partie l'année suivante. Les **décalages temporels** et les effets de report en réponse à la limitation des ressources sont de plus en plus reconnus comme des facteurs influents dans la régulation des populations d'ongulés (Fryxell 1991, Gilbert et Raedeke 2004, Keyser et al. 2005, Monteith et al. 2009, Harrison et al. 2011), et soulignent l'importance de ne pas considérer une saison ou une année particulière de manière isolée (Kie et al. 2003, Monteith et al. 2013).

L'état nutritionnel représente une mesure directe de l'apport énergétique et du déficit énergétique d'un individu ; il est donc sensible aux changements mineurs dans la qualité et la disponibilité des ressources (Cook et al. 2004, Parker et al. 2009). En conséquence, les changements dans la qualité de l'habitat et la densité animale se refléteront dans l'état nutritionnel avant que les effets démographiques ne soient observés, car ces derniers sont largement influencés par la nutrition (Bender et al. 2008, Parker et al. 2009). De plus, comme les ongulés à longue durée de vie et à reproduction itérative privilégient une stratégie de vie conservatrice (Gaillard et Yoccoz 2003), certains taux vitaux sont insensibles aux changements de l'habitat ou ne sont affectés qu'une fois un certain seuil atteint, ce qui fournit des informations incomplètes sur une large gamme de limitations des ressources.

L'état nutritionnel (c'est-à-dire le pourcentage de graisse corporelle) est plus sensible aux facteurs liés à l'habitat d'un individu que la masse corporelle. Les tendances de la masse corporelle peuvent refléter la limitation des ressources et les variations environnementales, mais l'interprétation de ces tendances comme une référence à la limitation nutritionnelle peut être faussée par les effets à long terme de la cohorte et de la maternité (Albon et al. 1987, Post et al. 1997, Sams et al. 1998, Hamel et al. 2009, Monteith et al. 2009). Par exemple, les individus peuvent être en bonne santé nutritionnelle après l'amélioration des conditions de leur habitat, mais leur masse corporelle reste faible en raison des effets intergénérationnels et de cohorte qui agissent à travers la nutrition maternelle (Monteith et al. 2009). De plus, les réserves de graisse fournissent une forme d'énergie différente de celle des réserves de protéines, qui est principalement reflétée par la masse corporelle (Monteith et al. 2013). Les réserves de protéines, et donc la masse corporelle, servent principalement d'assurance contre la malnutrition hivernale, tandis que les réserves de graisse constituent une source d'énergie universelle pour la survie et la reproduction (Monteith et al. 2013).

Malgré des changements marqués dans l'état nutritionnel des cerfs muets de Round Valley entre 1997 et 2009, les tendances en matière de masse corporelle sont restées pratiquement inchangées ( $CV = 3\%$ ) et ont été principalement influencées par l'âge et le lieu de résidence estivale, les femelles résidant sur le versant ouest de la crête étant plus grandes que celles du versant est. Le niveau nutritionnel plus élevé du côté ouest de la crête de la Sierra et le potentiel plus important d'allocation prénatale et postnatale par les mères passant l'été du côté ouest expliquent probablement la disparité de masse corporelle entre les femelles occupant les côtés opposés de la crête de la Sierra. Nous émettons l'hypothèse que les limitations nutritionnelles du côté est ont eu des effets négatifs à long terme sur la masse corporelle adulte des jeunes nés de mères vivant du côté est, car la masse corporelle peut refléter l'état maternel des générations précédentes (Mech et al. 1991, Monteith et al. 2009), plutôt que les conditions actuelles de l'habitat.

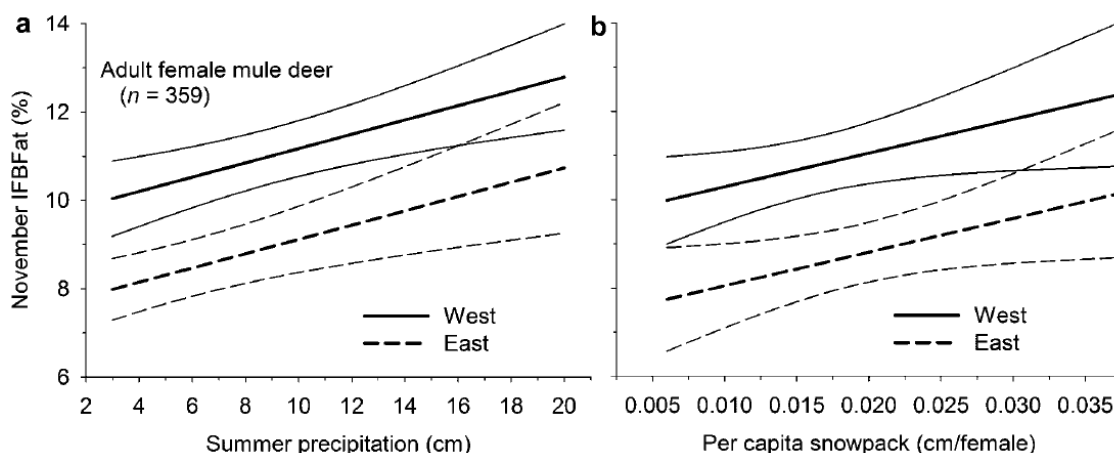
Les variations dans l'accès aux ressources et la manière dont les individus répartissent ces ressources au cours d'une saison particulière ont des implications pour la **fitness inclusive**, en particulier pour les animaux qui dépendent en partie du capital actuel pour leur survie et leur reproduction (Stearns 1992, Jönsson 1997, Stephens et al. 2009). Ces effets résiduels des saisons précédentes sont définis comme des effets de **report**, dans lesquels les événements de l'histoire de vie et les processus écologiques observés au cours d'une saison font que les individus passent d'une saison à l'autre avec des états nutritionnels différents, ce qui affecte leurs performances individuelles au cours de la saison suivante (Harrison et al. 2011, Monteith et al. 2013). Les conséquences en aval de l'état nutritionnel et reproductif actuel sur la condition physique future ont des implications importantes pour l'évolution des stratégies du cycle de vie et la dynamique des populations, lorsque les effets individuels sont extrapolés au niveau de la population (Testa et Adams 1998, Norris 2005). Malgré leur importance, les effets de report sont difficiles à documenter, car ils se produisent au niveau individuel et nécessitent donc des données longitudinales sur les individus tout au long du cycle annuel (Clutton-Brock et Sheldon 2010, Harrison et al. 2011).

L'ampleur relative de l'effet de l'état nutritionnel actuel des cerfs muets individuels sur les composantes du cycle de vie au cours de la saison suivante était conforme à la théorie du cycle de vie des grands herbivores (Stearns 1992, Eberhardt 2002). **En outre**, les individus ont effectué la transition entre les saisons à des états nutritionnels différents en fonction de la disponibilité antérieure de la nourriture, de leur statut migratoire et de leur production reproductive. L'effet de report le plus évident sur le succès reproductif était lié à l'environnement hivernal, où les possibilités de pâturage dans les zones d'hivernage ainsi que l'état nutritionnel en novembre déterminaient l'état nutritionnel à la fin de l'hiver (**Figures 22 et 23**), qui à son tour influençait la survie et le recrutement des jeunes l'été suivant (**Figures 7b, 13a et 14b**). **De même**, l'état nutritionnel des individus passant de l'été à l'hiver était largement déterminé par leur stratégie migratoire et leur dépense reproductive (**Figures 25 et 26**). Le report substantiel de l'état nutritionnel renforce l'idée que *K* est un phénomène qui s'étend sur toute l'année (Kie et al. 2003) et que les apports nutritionnels des zones saisonnières ne sont pas indépendants (Monteith et al. 2013).

### Coût nutritionnel de la reproduction

Une question centrale dans la théorie du cycle biologique est de savoir dans quelle mesure les individus allouent des ressources pour soutenir la reproduction actuelle par rapport à la garantie de leur propre survie (Stearns 1992). **Les espèces à longue durée de vie qui ont la possibilité de se reproduire à plusieurs reprises devraient adopter une stratégie conservatrice en matière d'allocation reproductive, qui privilégie la survie maternelle plutôt que la production reproductive** (Martin et Festa-Bianchet 2010). **Cette stratégie de couverture des risques a été qualifiée d'allocation reproductive sensible au risque** (Bardsen et al. 2008) et constitue la principale raison pour laquelle la survie des jeunes est plus **variable** et plus sensible à la limitation des ressources que celle des adultes (Gaillard et al. 1998, 2000). **En effet**, les femelles peuvent compter sur leurs réserves corporelles pour alimenter des périodes d'apport énergétique important ou de reproduction intense (Monteith et al. 2013). Bien que le printemps **et l'été représentent la saison d'abondance alimentaire dans de nombreux écosystèmes, les mères engagent des coûts énergétiques importants pour soutenir la fin de la gestation et la lactation** (Moen 1978, Pekins et al. 1998, Monteith et al. 2014), ce qui peut entraîner un **compromis** si l'allocation reproductive actuelle affecte les réserves

nutritionnelles qui constituent une assurance contre la privation nutritionnelle pendant l'hiver (Bender et al. 2007).



**Figure 25.** Effet estimé ( $\pm$  IC à 95%) des précipitations estivales totales (a) et de l'enneigement par habitant (b) sur le pourcentage de graisse corporelle sans ingestion (IFBFat) chez les femelles adultes ( $>1$  an) de cerfs muets en novembre par rapport au versant de la crête de la Sierra occupé pendant l'été, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1997-2009. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau de la population, qui comprenait la résidence estivale (est ou ouest), l'enneigement par habitant, l'IFBFat moyen en mars et les précipitations estivales. Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne

L'état nutritionnel à la fin de l'hiver a eu un effet positif sur le succès reproductif des femelles cerfs muets l'été suivant, mais l'effort reproductif a, à son tour, influencé l'état nutritionnel à l'automne (Fig. 26a). Les coûts liés à l'allaitement supportés par les mères pendant l'été, ainsi que leur résidence estivale, ont été les facteurs les plus influents dans la détermination des réserves nutritionnelles des femelles avant le début de l'hiver (Fig. 26a). Bien que l'IFBFat des femelles individuelles n'ait pas eu d'incidence sur la probabilité de survie pendant l'hiver, les femelles plus lourdes avaient plus de chances de survivre à l'hiver (Tableau 8). La masse corporelle des femelles adultes à l'automne était influencée positivement par leurs réserves de graisse, qui étaient principalement déterminées par leur statut reproductif à l'automne (Tableau 10). De plus, l'état nutritionnel des femelles à l'automne avait une influence positive sur leur état nutritionnel en mars, qui à son tour affectait leur succès reproductif l'été suivant (Fig. 13a). Par conséquent, les cerfs muets ont subi un coût de *fitness* en échangeant leur allocation reproductrice actuelle contre l'accumulation de réserves somatiques afin de survivre à l'hiver et de soutenir la reproduction l'été suivant.

Les grands herbivores connaissent des rythmes saisonniers dans leur état nutritionnel, avec un état médiocre souvent observé après l'hiver, et le fourrage estival favorisant la reproduction et l'accumulation de graisse (Parker et al. 2009). Conformément à ce schéma, l'état nutritionnel moyen des femelles à l'automne (9,7% IFBFat) était supérieur à celui de la fin de l'hiver (7,2%). Néanmoins, pour les individus reproducteurs, la dynamique saisonnière de la masse corporelle et de l'état nutritionnel n'a pas suivi le modèle attendu, en raison des coûts somatiques considérables liés à une reproduction réussie. Par exemple, nous avons observé un coût mesurable de la reproduction sur l'état nutritionnel des femelles cerfs muets à l'automne, sur la base du nombre de jeunes recrutés, ce qui reflète probablement une réduction du seuil automnal de l'état nutritionnel chez les femelles qui ont réussi à recruter des jeunes (Monteith et al. 2013). Les effets négatifs de la reproduction sur les réserves de graisse ont été modérés par l'enneigement par habitant et les précipitations

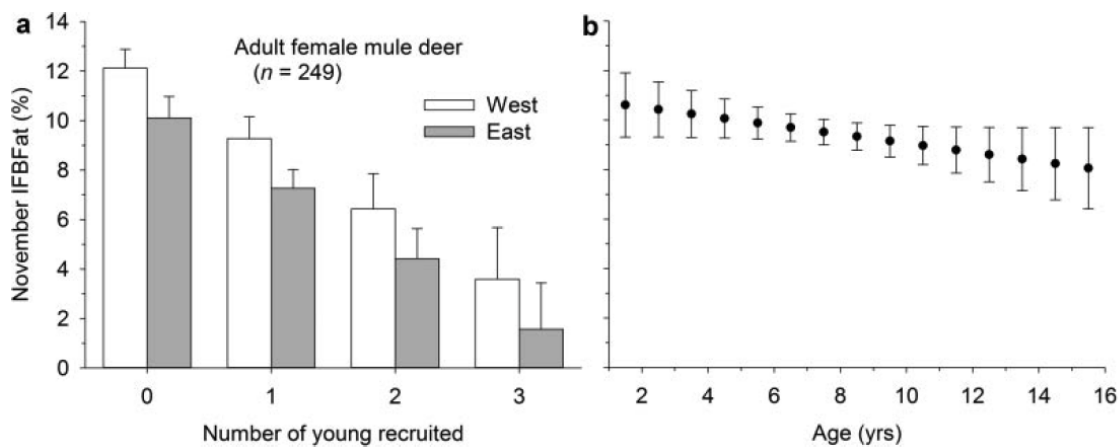
estivales (Figure 25), qui ont probablement influencé la qualité et la disponibilité du fourrage dans les aires de répartition saisonnières (Sinclair et al. 1985 ; Marshal et al. 2005*a, b*). Indépendamment de leur lieu de résidence estivale ou des variations climatiques, les femelles qui ont recruté un jeune étaient toujours en moins bonne condition à l'automne que celles qui n'ont pas réussi à recruter de jeune.

Le coût immédiat substantiel de la reproduction sur l'état nutritionnel et l'influence de la **qualité** des pâturages en été indiquaient que les cerfs muets dépendaient de leurs réserves nutritionnelles (c'est-à-dire leur capital) et du fourrage disponible (c'est-à-dire leur revenu) pour subventionner leur allocation reproductive (Stephens et al. 2009). Bien que d'autres chercheurs aient suggéré que le cerf muet pourrait fonctionner comme d'autres petits ongulés (Andersen et al. 2000) en s'appuyant sur le revenu nutritionnel (Johnstone-Yellin et al. 2009, Tollefson et al. 2010), **nos résultats indiquent qu'il se situe quelque part au milieu du continuum capital-revenu**. **De plus**, le fait que le capital actuel soit utilisé pour financer l'allocation reproductive atteste de la valeur de l'état nutritionnel pour interpréter ou prédire la dynamique des populations.

### Pressions sélectives sur les tactiques migratoires

Les **schémas** migratoires au sein des populations influencent les caractéristiques ultérieures du cycle biologique et, **par conséquent**, les pressions sélectives qui déterminent l'équilibre entre les segments migratoires d'une population (Kaitala et al. 1993). **La coexistence de tactiques migratoires divergentes au sein d'une même population indique que les animaux suivent une stratégie évolutive mixte stable, dans laquelle diverses stratégies peuvent se produire avec des avantages relativement égaux, mais à des moments différents** (Sinclair 1983). La mortalité différentielle entre les segments migratoires peut permettre la coexistence des deux tactiques, mais les avantages de chacune seront sensibles aux changements dans le succès reproductif et la survie (Kaitala et al. 1993). **Un faible recrutement et une faible survie résultant d'une tactique migratoire particulière, compte tenu de la fidélité natale et adulte à une aire de répartition saisonnière particulière, réduiront intrinsèquement la proportion d'individus dans la population employant la tactique la plus coûteuse**. **En effet**, nous avons documenté des différences dans la taille des portées, la survie et le recrutement des jeunes, ainsi que les niveaux de graisse saisonniers entre les femelles qui partageaient une aire de répartition hivernale commune mais présentaient des tactiques migratoires divergentes par rapport à l'occupation des aires de répartition estivales situées de part et d'autre de la crête de la Sierra (Fig. 3).

La migration vers le versant ouest de la crête de la Sierra était la tactique migratoire la plus courante pour les cerfs muets hivernant dans la vallée de Round avant 1985, car les cerfs migrant vers le versant ouest de la crête de la Sierra constituaient la majeure partie (87%) de la population (Kucera 1988) ; **en 2005, cependant, cette proportion était tombée à moins de 50% et a continué à baisser pendant le reste de notre étude** (Annexe P). Entre 1997 et 2009, nous avons constaté une grande fidélité à l'aire de répartition estivale, sans changement de résidence estivale entre les deux côtés de la crête de la Sierra pour les femelles adultes ( $n = 251$ ) et les jeunes ( $n = 26$ ). Compte tenu de la grande fidélité à l'aire de répartition saisonnière, qui est courante chez les cerfs muets (McClure et al. 2005), **la dispersion n'était pas responsable des tendances changeantes dans les segments migrants de la population**.



**Figure 26.** Effet estimé ( $\pm$  IC à 95%) du nombre de jeunes recrutés à l'automne (**a**) et de l'âge (**b**) sur le pourcentage de graisse corporelle sans ingestion (IFBFat) des femelles adultes ( $>1$  an) de cerfs muets en novembre par rapport au versant de la crête de la Sierra occupé pendant l'été, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1997-2008. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle au niveau individuel, qui comprenait la résidence estivale, l'enneigement par habitant, l'IFBFat moyen en mars, l'âge, l'IFBFat en mars, la taille de la portée et le statut de recrutement. Les prévisions représentent les effets attendus de la variable d'intérêt (axe x) dans la fourchette que nous avons observée, tout en maintenant toutes les autres variables constantes à leur moyenne

Les habitats et les régimes d'humidité annuels différaient considérablement entre les deux versants de la crête de la Sierra (Storer et al. 2004, Bleich et al. 2006). L'environnement plus mésoïque et la densité de cerfs plus faible du côté ouest de la crête de la Sierra ont probablement entraîné de meilleures conditions de recherche de nourriture pour les cerfs muets (Monteith et al. 2013). **En conséquence, les femelles qui passaient l'été du côté ouest de la crête de la Sierra étaient plus grandes que celles du côté est, ce qui reflète probablement des différences à long terme dans la nutrition estivale et la croissance des jeunes** (Monteith et al. 2009). Des relations similaires avec la taille corporelle ont été documentées pour les caribous occupant des aires de répartition estivales séparées (Crête et Huot 1993). **En outre, les femelles qui passaient l'été sur le versant ouest de la crête de la Sierra étaient systématiquement en meilleure condition nutritionnelle à l'automne après contrôle des coûts liés à l'allaitement (Fig. 26a), et restaient en meilleure condition nutritionnelle jusqu'en mars (Fig. 22).** Malgré ces avantages nutritionnels, le taux de survie des jeunes du versant ouest de la crête de la Sierra entre 2006 et 2008 était inférieur de plus de 70% à celui des jeunes nés du versant est. **De plus, le recrutement automnal des jeunes entre 1997 et 2008 pour les femelles du versant ouest n'était que de 60% de celui des femelles du versant est.** La suppression à long terme du recrutement des jeunes en l'absence de différence de survie des adultes entre les femelles occupant les aires d'été des deux côtés de la crête de la Sierra, associée à une grande fidélité à leurs aires d'été, **indique que la disparité dans le recrutement des jeunes était le facteur responsable du changement dans les segments migratoires de la population.** Les exemples de sélection naturelle entraînant des changements démographiques chez les grands mammifères sont rares.

Les pressions sélectives exercées sur les cerfs muets hivernant dans la vallée de Round Valley ont évolué au cours des dernières décennies pour favoriser les animaux qui résident sur le versant est de la crête de la Sierra pendant l'été, apparemment en raison d'une plus grande prédation sur le versant ouest. Les populations d'ours noirs en Californie et dans d'autres États de l'ouest ont considérablement augmenté au cours des dernières décennies (Brown et al. 2009). **Les estimations de l'abondance des ours noirs en Californie ont été multipliées par près de 5 au cours des trois dernières décennies (California Department of Fish and Game**



2010), période durant laquelle la proportion de cerfs migrant vers le versant ouest de la crête de la Sierra a diminué, passant de près de 80% à moins de 50%. La prolifération des ours noirs dans la Sierra Nevada pourrait résulter de l'expansion de l'interface entre les zones urbaines et la faune sauvage (Beckmann et Berger 2003) ou de la libération de la concurrence associée à l'élimination de l'ours grizzli de Californie en 1922 (Storer et Tevis 1955, Brown et al. 2009). Le faible recrutement de jeunes malgré un potentiel nutritionnel plus important à l'ouest de la crête de la Sierra indique que la mortalité élevée des jeunes causée par la prédation des ours limite ce segment migratoire de la population.

Bien que la migration soit généralement considérée comme une stratégie favorable (Fryxell et al. 1988), l'interaction entre l'intensité de la prédation et le gain nutritionnel peut déterminer les trajectoires des différents segments migratoires d'une population (Kaitala et al. 1993, McClure et al. 2005, Middleton et al. 2013a). Par exemple, les wapitis d'Amérique du Nord ont obtenu une alimentation 6,5% plus **digestible** en migrant vers des altitudes plus élevées pendant l'été que les wapitis résidents (Hebblewhite et al. 2008), ce qui a entraîné des taux de gestation plus élevés et une augmentation de la masse corporelle des petits au milieu de l'hiver (Hebblewhite et Merrill 2011). Malgré l'amélioration de la qualité du fourrage obtenu par les migrants, le risque de prédation par les loups gris (*Canis lupus*) pendant la migration était 1,7 fois plus élevé que celui observé pour les wapitis résidents. La survie plus faible des femelles adultes et le recrutement réduit des jeunes par les wapitis migrants ont entraîné un déclin du segment migrateur de la population (Hebblewhite et Merrill 2007, 2009). Les taux élevés de prédation pour certains segments migrants des populations qui ont un potentiel nutritionnel plus important impliquent qu'une partie de la mortalité est **additive** si leur homologue migrant est capable de recruter de manière disproportionnée plus de jeunes tout en se trouvant dans une situation nutritionnelle inférieure.

### Capacité de charge

La capacité de charge ( $K$ ) dans la gestion de la faune sauvage est généralement définie par le nombre d'animaux qu'une zone peut supporter à l'équilibre (c'est-à-dire la moyenne à long terme de l'abondance de la population ; McCullough 1979, Macnab 1985, Kie et al. 2003). Dans les environnements stochastiques, les populations d'herbivores peuvent rarement, voire jamais, être en équilibre avec leur approvisionnement alimentaire très variable (McCullough 1999), ce qui peut compromettre les estimations de  $K$  liées à la densité (Macnab 1985, McLeod 1997, Kie et al. 2003) et compliquer la détection et l'interprétation de la dépendance à la densité (Marshall et al. 2009). L'absence de relation avec la densité n'implique pas toujours une absence de dépendance à la densité, mais peut simplement être la conséquence d'une offre alimentaire **fluctuante**. Dans les environnements arides, la qualité et l'abondance du fourrage sont sensibles aux précipitations (Sinclair et al. 1985 ; Marshall et al. 2005a, b ; Pierce et al. 2012) et l'offre alimentaire annuelle varie considérablement en fonction de la densité de la population. **Par conséquent**, la position de la population par rapport à son approvisionnement alimentaire varie non seulement en fonction de la densité animale, mais aussi en fonction de l'interaction entre la production fourragère (conséquence des conditions environnementales) et la densité de population (Sinclair et al. 1985, McCullough 1999).

Bien que de nombreuses méthodes aient été proposées pour estimer  $K$  (ou d'autres dérivés de celui-ci pour les populations de grands herbivores, notamment les modèles de type Ricker



(McCullough 1979), les modèles basés sur l'alimentation (Hobbs et al. 1982, Hobbs et Swift 1985, De Young et al. 2000, Beck et al. 2006) et des modèles de séries chronologiques (Boyce 1989, Sather et al. 2002, Forsyth et Caley 2006, Kaeuffer et al. 2009), toutes n'ont connu qu'une application limitée dans des scénarios de recherche ou de gestion (Macnab 1985). Pour la plupart des approches, la collecte de données peut être difficile et demander beaucoup de travail (DeYoung et al. 2000), les modèles sont sensibles à la précision des estimations de population et nécessitent des estimations à long terme de la taille de la population (Freckleton et al. 2006, Clark et al. 2010, Knape et de Valpine 2011), et sont généralement peu performants dans des environnements variables. Il est nécessaire de disposer d'une méthode permettant de déterminer la capacité d'un habitat à soutenir de grands herbivores, qui intègre à la fois la densité animale et la variation de la disponibilité alimentaire causée par les variations environnementales, et qui soit logistiquement réalisable et tangible. Une telle approche permettrait de mieux comprendre l'interaction entre la dépendance à la densité et les variations environnementales (Caughley et Gunn 1993), et serait plus susceptible d'être appliquée dans la recherche et la gestion des grands herbivores.

Piasecke et Bender (2009) ont présenté une nouvelle approche pour estimer  $K$  pour le cerf wapiti d'Amérique du Nord, basée sur la différence entre l'état nutritionnel automnal des biches allaitantes et non allaitantes, la différence relative indiquant la proximité de la population par rapport à  $K$ . L'application de cette technique peut être limitée à certaines espèces monotoques, telles que le wapiti, chez lesquelles les femelles allaitantes peuvent atteindre des niveaux de graisse similaires à ceux des femelles non reproductrices à l'automne lorsqu'elles bénéficient d'un régime nutritionnel adéquat (Cook et al. 2004). Pour les espèces polytoques, les coûts de reproduction peuvent être nettement plus élevés (Sadleir 1982, Tollefson et al. 2010), et le moment de la mortalité des jeunes modifie les coûts de reproduction pour les individus non allaitants, affectant ainsi la référence de base des comparaisons lors de la détermination de la proximité de  $K$ . **Néanmoins, l'utilisation de l'état nutritionnel constitue une avancée significative dans l'identification de la proximité d'une population par rapport à  $K$ .**

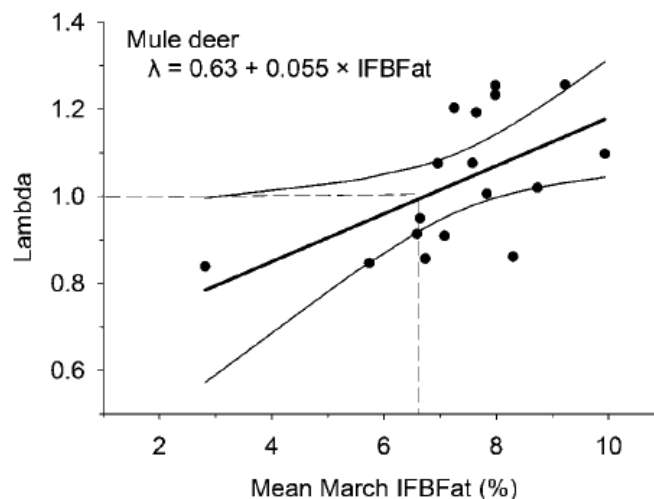
#### *Capacité de charge nutritionnelle indiquée par les animaux*

Étant donné que l'état nutritionnel est une mesure intégrée des gains et des dépenses énergétiques antérieurs des individus (Parker et al. 2009), la qualité et la quantité du fourrage par rapport à la densité de la population (dépendance à la densité) pour les grands herbivores sont inhérentes à cette mesure. L'état nutritionnel d'une population devrait indiquer la position relative de cette population par rapport à son approvisionnement alimentaire actuel, l'approvisionnement alimentaire étant représentatif de la capacité de charge nutritionnelle (NCC). Nous proposons que la position relative d'une population par rapport à son approvisionnement alimentaire annuel soit reflétée par, et donc déterminée par, les schémas saisonniers de l'état nutritionnel et des performances de la population. Nous appelons notre approche « NCC indiquée par les animaux » car l'état nutritionnel est le produit de l'environnement d'un animal (concept d'indicateur animal ; Franzmann 1985), qui est déterminé par **l'approvisionnement alimentaire d'une population (NCC)**.

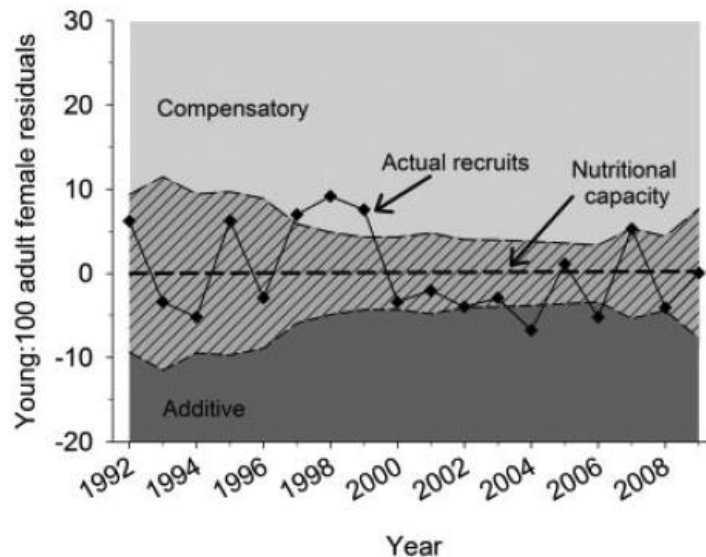
**Nous avons paramétré la NCC indiquée par les animaux en fonction de l'état nutritionnel de la population lorsque  $\lambda = 1$ , ce qui correspond à la définition classique de  $K$  lorsque la**

population est en équilibre (ou presque) avec son environnement (Caughley 1979). Une condition nutritionnelle médiocre par rapport à ce seuil implique une proximité avec, ou un dépassement du NCC par rapport à une bonne condition nutritionnelle, qui est typique d'une population en dessous du NCC, et est indicative de conditions d'habitat favorables à la croissance de la population.

L'état nutritionnel au cours du mois de **mars** actuel expliquait 32% de la variation de  $\lambda$  pour les cerfs muets de la Sierra Nevada (Fig. 27). Une augmentation absolue de 1 point de pourcentage de l'IFBFat a donné lieu à une augmentation prévue de 0,06 et le point prévu de la NCC indiquée par les animaux ( $\lambda = 1$ ) s'est produit à 6,7% de l'IFBFat. Étant donné que l'état nutritionnel est sensible à la croissance du fourrage, à la concurrence pour le fourrage et au report de l'année précédente (Fig. 22), le nombre réel d'individus pouvant être soutenus à la NCC indiquée par les animaux au cours d'une année donnée peut varier. Cette approche n'exige pas que la population d'herbivores soit en équilibre avec son environnement et devrait donc être utile pour estimer la NCC dans les systèmes stochastiques.



**Figure 27.** Effet estimé ( $\pm$  IC à 95%) de la graisse corporelle moyenne sans apport alimentaire (IFBFat) des femelles adultes ( $>1$  an) de cerfs muets en mars sur la croissance démographique ( $\lambda$ ) au cours de l'année en cours, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 1991-2008. Les résultats sont basés sur le meilleur modèle, qui ne comprenait que la moyenne IFBFat de mars



**Figure 28.** Résidus du modèle utilisé pour prédire la capacité nutritionnelle des femelles cerfs muets à recruter des jeunes, par rapport à celle tentée (sur la base des taux de fœtus) et observée (sur la base des ratios jeunes/femelles adultes). Les résidus dans les ratios jeunes/femelles adultes supérieurs à ceux prédits (ligne pointillée) indiquent le niveau de mortalité compensatoire (gris clair), tandis que les ratios inférieurs à ceux attendus dictent le niveau de mortalité additif (gris foncé) par rapport à la capacité nutritionnelle pour le recrutement des jeunes. La zone hachurée autour des prédictions du modèle correspond à des intervalles de confiance à 95%. Le modèle au niveau de la population comprenait la graisse corporelle moyenne sans ingestion (IFBFat) en mars de l'année en cours ( $t$ ), la graisse corporelle moyenne sans ingestion (IFBFat) en mars de l'année précédente ( $t-1$ ), la masse corporelle moyenne en mars, la taille moyenne des portées, l'enneigement par habitant, les précipitations estivales et la température estivale

Nous rappelons que la NCC indiquée par les animaux ne représente pas une densité d'équilibre à long terme pouvant être désignée par  $K$ , mais plutôt la capacité à court terme de l'environnement à soutenir la croissance de la population en fonction de la disponibilité des ressources et de la densité animale. Par exemple, nous avons observé un IFBFat moyen en mars proche de 6,7% lorsque la taille estimée de la population était de 1 250 animaux en 1992 et de 2 281 animaux en 1998. La **teneur en eau** du manteau neigeux en avril précédent était nettement inférieure en 1992 (15,7 cm) et supérieure en 1998 (45,7 cm) à la moyenne sur 24 ans (26,3 cm). Les différences dans les conditions de l'habitat en fonction de la couverture neigeuse et de la pression de broutage de l'année précédente ont probablement été responsables des différences dans le nombre d'animaux que l'habitat pouvait supporter à un niveau nutritionnel de 6,7% d'IFBFat, et ont déterminé les performances attendues de la population l'année suivante. Les effets reportés du cycle de vie et de la nutrition de la saison précédente ont une incidence sur les populations (Harrison et al. 2011), deux facteurs inhérents aux estimations de la NCC indiquée par les animaux (Fig. 23). L'état nutritionnel à un moment donné fournit un point de référence pour l'historique nutritionnel et le report nutritionnel à la saison suivante (Monteith et al. 2013).

L'utilisation de la moyenne à long terme ou des pics historiques de la taille de la population pour estimer  $K$  peut être trompeuse lorsque de véritables changements dans  $K$  se sont produits à la suite d'une modification de l'habitat ou d'un changement climatique. Par exemple, à Round Valley, un ranch de luzerne (environ 0,36 km<sup>2</sup>) qui était fréquenté quotidiennement par des centaines de cerfs pendant l'hiver a été clôturé à la fin des années 1980. **De plus**, en juin 1995, un incendie a brûlé 22 km<sup>2</sup> (environ 24%) de l'aire de répartition hivernale principale dans une zone dominée par le buisson amer et l'armoise à Round Valley. En raison de l'intensité de l'incendie, la repousse de l'armoise amère a été faible au cours des années suivantes, et la zone brûlée est désormais dominée par le pècher du désert et le brome

des toits (*Bromus tectorum*), deux espèces qui offrent peu de valeur fourragère aux cerfs (Pierce et al. 2004). Compte tenu des **limitations nutritionnelles** et du nivellement de la taille de la population que nous avons observée entre 1991 et 2009, alors que la population se remettait du crash de la fin des années 1980, l'habitat de Round Valley ne peut plus soutenir l'abondance de cerfs présente dans les années 1980 (Fig. 5) - une conclusion qui aurait été beaucoup moins certaine ou plus spéculative sans les données sur l'état nutritionnel. Les tendances en matière de condition nutritionnelle indiquaient une limitation nutritionnelle accrue à mesure que la population approchait les 3 000 animaux, ce qui signifie que la NCC indiquée par les animaux a été atteinte bien en deçà des près de 6 000 animaux recensés en 1985 (Fig. 5) et que  $K$  a diminué à moins de 2 500 animaux. Ce résultat illustre l'importance d'éviter d'utiliser les niveaux historiques d'ongulés pour estimer  $K$ , et montre que conclure que l'habitat n'est pas limitant parce que les densités animales sont inférieures à celles documentées précédemment est peu justifié. Ces complications renforcent l'utilisation du NCC indiqué par les animaux, car cet indicateur tient directement compte des changements, qu'ils soient dus à l'altération de l'habitat ou au climat, dans la capacité nutritionnelle de l'habitat.

Le **risque de prédation** peut affecter l'utilisation de l'habitat et l'efficacité de la recherche de nourriture pour les grands herbivores (Bleich et al. 1997, Bleich 1999, Creel et Winnie 2005, Schroeder et al. 2010) ; **cependant**, les liens entre ces effets non consumptifs de la prédation et la démographie des proies, ainsi que la manière dont ces effets non consumptifs s'amplifient pour influencer la capacité des grands herbivores à utiliser les habitats disponibles, restent incertains (Lima 2002, Christianson et Creel 2008, Creel et Christianson 2008, White et al. 2011, Middleton et al. 2013b). Si le risque de prédation limite la capacité des individus à exploiter pleinement les habitats disponibles et réduit l'efficacité de la recherche de nourriture et le gain énergétique, alors les interactions nutritionnelles entre les grands herbivores et leur habitat peuvent être modifiées en raison de la répartition de la nourriture et des habitats à risque en présence de grands carnivores (Creel et Christianson 2008) ou d'autres perturbations nouvelles (Sawyer et al. 2009, Wasser et al. 2011). Quoi qu'il en soit, ces effets non consommables sont intrinsèquement intégrés dans les estimations de la NCC indiquée par les animaux. Nous postulons que les expériences intégrant des mesures in vivo de l'état nutritionnel et des changements dans l'utilisation de l'espace constitueront le meilleur moyen de tester directement les hypothèses relatives aux effets du risque, car les coûts physiologiques peuvent être quantifiés (White et al. 2011, Middleton et al. 2013b) et que des modèles peuvent être développés pour tenir compte du comportement dépendant de l'état (Monteith et al. 2011, Lendrum et al. 2013) et de l'utilisation de l'habitat (Morales et al. 2010).

Malgré ses nombreux avantages, une approche intégrant l'état nutritionnel pour estimer la NCC indiquée par les animaux peut être moins utile pour les populations de grands herbivores maintenues à faible densité par la prédation ou d'autres sources de mortalité. La nutrition dans ces populations n'est pas un facteur limitant majeur ; les femelles sont en bonne condition nutritionnelle et la croissance de la population est régulée par la prédation plutôt que par la nutrition (Gasaway et al. 1992, Bowyer et al. 2005, Boertje et al. 2007), tout comme les femelles vivant sur le versant ouest de la crête de la Sierra, qui ont subi une prédation intense et additive de la part des ours noirs (Figures 9 et 29b). **L'état nutritionnel refléterait toutefois une pression potentielle descendante exercée par les prédateurs et**

l'absence de pression ascendante, indiquant que l'habitat n'était pas un facteur limitant majeur (Bowyer et al. 2005).

Une autre faiblesse potentielle de l'utilisation de l'état nutritionnel pour calibrer la NCC indiquée par les animaux est l'effet confondant des agents pathogènes ou d'autres maladies sur l'état nutritionnel ; la prévalence d'agents pathogènes, de parasites ou de maladies spécifiques peut avoir une influence négative sur l'état nutritionnel. Par exemple, les infestations de tiques ont été attribuées à la privation nutritionnelle et à la mort éventuelle d'originaux dans le New Hampshire (Musante et al. 2010). Les infections et l'état nutritionnel peuvent être **interactifs**, car la **malnutrition** peut entraîner une immunosuppression et une augmentation du parasitisme et des maladies, tandis que les agents pathogènes causent des lésions tissulaires et ont un effet négatif sur l'équilibre énergétique, ce qui entraîne une plus grande suppression nutritionnelle (Gulland 1992, Holmes 1995, Sams et al. 1995, Gunn et Irvine 2003). La **connaissance** de l'état nutritionnel de la population ou des individus par rapport à d'autres facteurs de mortalité liés à la maladie pourrait fournir les informations nécessaires pour distinguer les limitations pathologiques et nutritionnelles, ou leurs effets synergiques, tout comme elle peut le faire pour les schémas de mortalité.

### Conséquences de la mortalité

Les causes ultimes et les **conséquences** de la mortalité sont des questions fondamentales en écologie des populations, en gestion et en biologie évolutive (Messier 1994, Metcalf et Pavard 2007, Griffin et al. 2011, Pettorelli et al. 2011, Connelly et al. 2012). **En particulier**, l'influence de la prédation par les grands carnivores sur la dynamique des populations d'ongulés a fait l'objet de vifs débats (Ballard et al. 1991, 2001 ; Boutin 1992 ; Powell 2001) et reste un sujet controversé (Bower et al. 2005, 2013 ; Griffin et al. 2011). Il est difficile d'interpréter les relations prédateur-proie compte tenu de la multitude de facteurs qui influencent leur dynamique, notamment le climat, la diversité et l'abondance des prédateurs et des proies, les conditions de l'habitat et la nutrition (Van Ballenberghe et Ballard 1994, Linnell et al. 1995, Lima 2002, Sinclair et al. 2003, Griffin et al. 2011, Grovenburg et al. 20126).

**L'influence relative** de la mortalité sur la limitation d'une population de proies se caractérise par ses effets additifs ou compensatoires sur la croissance de la population. Les concepts qui sous-tendent les conséquences de la mortalité pour les populations de proies ont été initialement formulés par Errington (1946) sur la base de ses observations selon lesquelles les populations de proies contiennent un surplus d'individus condamnés à mourir chaque année, qu'il a appelé le « surplus condamné ». La prédation qui ne touche que le surplus condamné, n'a aucun effet net sur la croissance de la population de proies (mortalité compensatoire), tandis que la prédation qui touche plus que le surplus condamné (mortalité additive) entraîne le maintien de la population de proies à un niveau inférieur à celui qui aurait été atteint en l'absence d'une telle prédation (Errington 1956). **Par conséquent**, la mortalité compensatoire fonctionne sous l'effet des fluctuations de la dépendance à la densité, où une diminution de la densité de population par rapport au NCC réduit la compétition intraspécifique pour les ressources, ce qui entraîne une diminution des taux de mortalité naturelle et, **par conséquent**, un potentiel accru de survie et de reproduction (Boyce et al. 1999). **En effet**, il est nécessaire de différencier les causes immédiates et ultimes (Mayr 1961) de la mortalité pour comprendre la dynamique des populations d'ongulés. La mort d'un

individu entraîne un changement numérique dans la population et a donc un effet limitatif (Sinclair 1991), mais cela n'est pas très informatif en soi et sa **conséquence relative** est inextricablement liée au niveau de dépendance à la densité (c'est-à-dire à la limitation nutritionnelle) au sein de la population (Van Ballenberghe et Ballard 1994, Pierce et al. 2012). **Néanmoins**, l'interaction entre la mortalité due à la prédation ou à la malnutrition est difficile à démêler sans expériences manipulatives ou autres moyens d'évaluation (Boutin 1992).

De nombreux chercheurs ont relevé le défi d'identifier les effets relatifs de la prédation sur les populations de proies en comparant les taux de prédation ou de malnutrition, la densité de population et la rigueur de l'hiver entre les populations ou les années (Ballard et al. 2001, Barber-Meyer et al. 2008, Boertje et al. 2009, Garrott et al. 2009, White et al. 2010). Dans ces cas, les auteurs ont souvent été confrontés au défi d'interpréter les conséquences de la mortalité sans connaissance directe de l'état nutritionnel de la population. La conclusion selon laquelle la mortalité est additive parce que les taux de mortalité étaient élevés par rapport à d'autres populations ou à une autre période, ou parce que les taux de prédation sont restés constants dans le temps sans preuve suffisante décrivant l'état nutritionnel de la population, est potentiellement erronée.

La variabilité interannuelle des conditions environnementales, la densité, les effets de report des saisons précédentes et les changements potentiels dans la NCC rendent difficiles les comparaisons temporelles et inter-populationnelles des taux de mortalité et de leurs conséquences (Kie et al. 2003).

Une autre approche utilisée pour distinguer la mortalité **additive** de la mortalité **compensatoire**, qui a été de plus en plus utilisée ces dernières années (Griffin et al. 2011, Brodie et al. 2013, Johnson et al. 2013), consiste à régresser les taux de mortalité causés par la prédation par rapport aux taux de survie globaux. Les taux de prédation qui sont en corrélation négative avec les taux de survie sont supposés être additifs (Anderson et Burnham 1976, Schaub et Lebreton 2004) ; **mais** lorsque la prédation est compensatoire, aucune relation n'est attendue entre la prédation et la survie. Bien que cette méthode soit novatrice et semble intuitive, la base permettant de distinguer les différences entre les conséquences de causes spécifiques de mortalité est circulaire, car le taux de survie est intrinsèquement un artefact du taux de mortalité (c'est-à-dire de prédation) et, **par conséquent**, peut n'avoir de valeur que pour démontrer quels facteurs de mortalité immédiats déterminent le taux de survie. **En outre**, la vulnérabilité à la prédation est influencée par la variabilité individuelle de la vitalité et de la taille des proies, ainsi que par la puissance et la taille du prédateur (Fitzgibbon et Fanshawe 1989, Kunkel et al. 1999, Husseman et al. 2003, Sinclair et al. 2003, Barber-Meyer et al. 2008), qui peuvent déterminer la probabilité qu'un prédateur spécifique ait un effet additif sur une population de proies, mais cela n'implique pas que la prédation était additive (Errington 1946, 1956, 1967).

Des progrès ont été réalisés dans l'élucidation de l'influence relative de ces processus écologiques (Burnham et Anderson 1984, Bowyer et al. 2005, Servanty et al. 2010), mais peu de progrès ont été réalisés en ce qui concerne une approche quantitative pour caractériser la mortalité compensatoire par rapport à la mortalité additive chez les grands ongulés. Le fait de ne pas reconnaître le mécanisme **sous-jacent** qui dicte les conséquences de la mortalité



au niveau de la population a probablement entravé les progrès dans ce domaine, mais ce mécanisme sous-jacent a été identifié dans des études expérimentales.

Bartmann et al. (1992) ont évalué les effets de la prédation des coyotes sur la survie des jeunes cerfs muets en manipulant la présence des prédateurs. La proportion d'animaux perdus à cause de la prédation a simplement remplacé ceux perdus à cause de la malnutrition lorsque les prédateurs étaient absents. L'étude a souligné que le nombre d'individus perdus à cause de la malnutrition (souvent utilisé pour faire référence à la mortalité compensatoire) n'était pas une bonne référence pour évaluer les conséquences de la mortalité, ce qui est une erreur courante dans les études sur les prédateurs et leurs proies. **La malnutrition est une conséquence évidente de la limitation nutritionnelle en l'absence de prédateurs ; cependant,** en présence de grands carnivores, les pertes dues à la malnutrition peuvent être remplacées par la prédation, ce qui brouille l'interprétation des effets sous-jacents de la mortalité. Tveraa et al. (2003) ont suivi la survie de renne nouveau-nés après leur libération à l'âge d'environ 5 semaines d'un enclos sans prédateurs à la suite d'hivers doux et rigoureux. Des pertes importantes de jeunes dues aux prédateurs ont été observées après l'hiver rigoureux, lorsque les femelles ont souffert de restrictions alimentaires. **En revanche,** après l'hiver doux, lorsque les femelles étaient en bien meilleure condition physique, aucune perte due à la prédation n'a été observée (Tveraa et al. 2003). Dans les deux études, la perte de jeunes due à la prédation dépendait de la nutrition, facteur sous-jacent déterminant les conséquences de la mortalité.

Nous proposons que les conséquences de la mortalité, quelle qu'en soit la cause, puissent être déterminées sur la base d'une évaluation de la capacité nutritionnelle de survie et de reproduction. Dans les systèmes régulés par la prédation, la capacité nutritionnelle de survie ou de recrutement est supérieure à celle observée (Fig. 4), par rapport aux systèmes régulés par les ressources où la capacité nutritionnelle de survie ou de recrutement est similaire à celle observée. **À mesure que les populations se rapprochent du NCC, les femelles tentent de produire plus de petits que l'habitat ne peut en supporter (McCullough 1979) ; c'est-à-dire que la capacité nutritionnelle de recruter des petits est inférieure à ce que les femelles tentent de recruter** (Fig. 4). La différence entre ces valeurs indique le taux de mortalité potentiellement compensatoire. La mortalité qui réduit le recrutement au potentiel nutritionnel au cours d'une année donnée est compensatoire, une mortalité plus élevée ayant un effet additif sur le recrutement (Fig. 4). La disponibilité et la densité des ressources sont intrinsèquement liées pour déterminer l'état nutritionnel et dictent la capacité nutritionnelle des adultes à survivre et des femelles à produire et à élever des petits. **Par conséquent,** l'estimation de la capacité nutritionnelle de survie ou de recrutement devrait fournir une référence quant au degré de compensation ou d'addition de la mortalité par rapport à la survie et au recrutement observés. **En effet,** des études ont démontré les effets positifs de l'élimination des prédateurs sur les populations d'ongulés qui n'étaient pas limitées en ressources (c'est-à-dire celles dans lesquelles la prédation avait un effet additif ; Gasaway et al. 1983, Kie et White 1985, Gasaway et al. 1992, Hegel et al. 2010b, White et al. 2010), **par rapport à celles qui étaient limitées en ressources, pour lesquelles l'élimination des prédateurs avait peu d'effet** (c'est-à-dire celles dans lesquelles la prédation était **compensatoire** ; Bartmann et al. 1992, Ballard et al. 2001, White et al. 2010, Hurley et al. 2011).

*Survie des adultes*

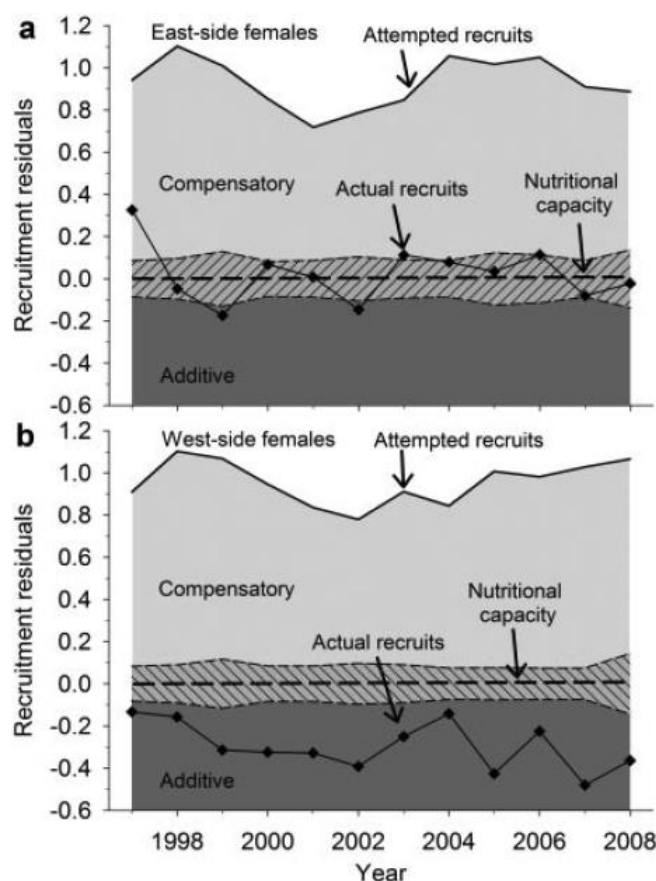
La théorie du cycle biologique et les données **empiriques** sur les ongulés à longue durée de vie indiquent que les femelles devraient privilégier leur propre survie plutôt que la reproduction, ce qui rend la survie des adultes relativement insensible à la limitation des ressources (Unsworth et al. 1999, Eberhardt 2002, Bonenfant et al. 2009). **Néanmoins**, dans des conditions exceptionnelles telles qu'une sécheresse extrême (Bender et al. 2007, Pierce et al. 2012) ou des conditions hivernales rigoureuses (DelGiudice et al. 2006), la mortalité des adultes peut être limitée par la privation nutritionnelle résultant d'une réduction de la NCC. **Lors de la grave sécheresse qui a frappé Round Valley à la fin des années 1980, la survie estimée des femelles adultes de cerfs muets a été le facteur démographique principalement responsable de l'effondrement de la population** (Pierce et al. 2012) ; **cependant**, ce changement dans le taux vital était sous-tendu par une grave privation nutritionnelle probablement causée par un dépassement de la NCC. **Par conséquent, la mortalité des femelles adultes pendant l'effondrement de la population était en grande partie compensatoire, car moins d'animaux pouvaient être nourris à la suite de la réduction de l'approvisionnement alimentaire** (Pierce et al. 2012). Après l'effondrement de la population, la survie des adultes était élevée et relativement constante, avec une influence modérée de la disponibilité du fourrage sur la survie (**Tableau 8**).

#### *Survie des jeunes*

**La survie et le recrutement des jeunes sont généralement très variables et sensibles aux limitations nutritionnelles et à la capacité maternelle à soutenir la reproduction** (Gaillard et al. 1998, 2000 ; Eberhardt 2002). Étant donné que les ongulés femelles dépendent du capital nutritionnel et des revenus pour soutenir l'allocation reproductive (qui influence la survie des jeunes), la prise en compte de la variation attribuable à la nutrition tout en supprimant les autres facteurs externes non liés à la nutrition dans les modèles prédictifs devrait permettre d'obtenir le potentiel nutritionnel pour le recrutement des jeunes. Les tendances interannuelles du rapport entre les femelles jeunes et adultes dans la Sierra Nevada reflètent étroitement celles attendues sur la base de l'état nutritionnel de la population, indiquant que de 1992 à 2009, la mortalité des jeunes au niveau de la population était principalement compensatoire (**Fig. 28**). Des tendances contrastées du recrutement automnal des jeunes sont apparues lorsque nous avons comparé les deux segments migratoires au sein de la population de cerfs muets hivernant dans la Round Valley. Le recrutement observé était principalement compensatoire pour les femelles qui passaient l'été sur le versant est de la crête de la Sierra, tandis que le recrutement des jeunes par les femelles du versant ouest était souvent inférieur à ce qui aurait dû être possible compte tenu de leur capacité nutritionnelle à nourrir leurs petits (**Fig. 29**). La mortalité des jeunes, qui présentait une forte composante additive (0,30 jeune par femelle et par an) pour les femelles occupant le versant ouest de la crête de la Sierra, corrobore l'hypothèse selon laquelle les changements dans la prédation, principalement par les ours noirs, ont été responsables du changement dans la proportion des segments migratoires au sein de la population de cerfs muets hivernant dans la vallée de Round Valley au cours des dernières décennies (**Fig. 3**).

L'influence de la prédation par les ours sur la survie des ongulés nouveau-nés a été soulignée dans plusieurs études récentes (Linnell et al. 1995, Bowyer et al. 1998a, Zager et Beecham 2006, Barber-Meyer et al. 2008, Griffin et al. 2011, Middleton et al. 2013c). Les ours se spécialisent dans la chasse aux nouveau-nés pendant la période où ils sont le plus vulnérables, c'est-à-dire au cours des premières semaines de leur vie (**Fig. 9b** ; White et al. 2010, Griffin

et al. 2011). **Par conséquent**, parmi les grands carnivores, les ours ont été proposés comme ayant le plus grand potentiel d'influencer la dynamique des populations d'ongulés, car la vulnérabilité des nouveau-nés ne reflète pas nécessairement leur état nutritionnel à cet âge (Barber-Meyer et al. 2008, White et al. 2010). Bien qu'une limitation nutritionnelle plus importante au sein d'une population entraîne intrinsèquement une augmentation de la proportion de proies prédisposées à la mortalité, il est trompeur de considérer la mortalité compensatoire par rapport à la mortalité additive comme une fonction de la vulnérabilité des proies individuelles, en particulier des nouveau-nés, car les conséquences réelles de la mortalité dépendent de la capacité nutritionnelle de l'habitat. **Le fait de documenter que la prédation par un prédateur particulier semble ne pas être affectée par l'état des proies indique que ce prédateur peut avoir un effet additif, mais n'implique pas que tous les décès dus à la prédation étaient additifs.** La mortalité des nouveau-nés d'un côté de la crête de la Sierra était partiellement additive (Fig. 29b), tandis que la mortalité des nouveau-nés de l'autre côté était largement compensatoire (Fig. 29a).



**Figure 29.** Résidus du modèle utilisé pour prédire la capacité nutritionnelle des femelles adultes (>1 an) de cerfs muets à recruter des jeunes (ligne pointillée), par rapport à celle tentée (sur la base des taux fœtaux) et observée (sur la base des taux de recrutement) pour les femelles de la côte est (a) et de la côte ouest (b). Les résidus dans le recrutement supérieurs à ceux prévus (ligne pointillée) indiquent le niveau de mortalité compensatoire (gris clair), tandis que le recrutement inférieur à celui prévu dicte le niveau de mortalité additif (gris foncé) par rapport à la capacité nutritionnelle pour le recrutement des jeunes. La zone hachurée autour des prévisions du modèle correspond à des intervalles de confiance à 95%. Le modèle incluait la résidence estivale et la graisse corporelle moyenne sans ingestion en mars (IFBFat), les effets de la résidence estivale ayant été supprimés car ils reflétaient largement la pression accrue de la prédation pour les femelles de la côte ouest

Notre approche pour évaluer les conséquences de la mortalité sur une population fournit une mesure simple, mais sensible, pour déterminer si les schémas de recrutement des jeunes sont limités uniquement par la nutrition (c'est-à-dire que la mortalité est compensatoire) ou

si d'autres facteurs extrinsèques tels que la prédation ont un effet partiellement additif sur la mortalité. Nous reconnaissons que les prévisions du modèle ont été déterminées à partir de données de terrain et qu'elles peuvent donc ne pas refléter la capacité nutritionnelle réelle à soutenir les jeunes lorsque la prédation ou d'autres facteurs extrinsèques interagissent pour influencer le potentiel de survie et de reproduction (Fischhoff et al. 2007, Christianson et Creel 2010, Hegel et al. 2010). Le fait de soumettre les individus à un régime nutritionnel identique en captivité permettrait probablement d'obtenir un recrutement plus élevé, car les jeunes présentant une croissance et une vigueur médiocres peuvent survivre en captivité, mais sont prédisposés à la prédation en présence de prédateurs. **Néanmoins**, l'interaction entre la nutrition, les conditions météorologiques et la prédation dans un système naturel devrait révéler la capacité nutritionnelle à recruter des jeunes à la lumière d'autres risques concurrents, et devrait fournir une estimation prudente et réaliste de la capacité nutritionnelle des femelles à recruter des jeunes.

Nous avertissons que les tentatives visant à conclure si la mortalité est purement additive ou purement compensatoire sont probablement erronées. Une mortalité purement additive ne se produirait que lorsque la population est dans un excellent état nutritionnel (c'est-à-dire lorsque la densité est bien inférieure au NCC), et la mortalité ne serait purement compensatoire que lorsque la nutrition est limitée et que les taux de mortalité ne dépassent pas le potentiel nutritionnel de survie et de reproduction (par exemple, les femelles de la côte est ; Fig. 29). Entre ces deux extrêmes, **cependant**, la mortalité jusqu'à un certain point (en fonction de la proximité du NCC) est compensatoire, les niveaux de mortalité plus élevés devenant de plus en plus additifs (Fig. 4). Pour les cerfs mulets de Round Valley entre 1997 et 2008, aucune année n'a connu une mortalité entièrement additive compte tenu des limitations nutritionnelles que nous avons observées (Fig. 29), mais celle-ci était plutôt compensatoire jusqu'à un certain niveau, puis est devenue additive lorsque les niveaux de mortalité ont forcé le recrutement en dessous de ce qui était nutritionnellement réalisable. Ce schéma de mortalité compensatoire par rapport à la mortalité additive est conforme à celui proposé dans les modèles conceptuels d'autres auteurs (McCullough 1979, Kie et al. 2003, Bowyer et al. 2005) et indique que la mortalité compensatoire et la mortalité additive doivent être considérées comme un **continuum** plutôt que comme une dichotomie, car les deux processus peuvent se produire au cours d'une même année et au sein d'une même population.

Nous reconnaissons que les modèles de recrutement des jeunes peuvent ne pas être aussi sensibles aux conditions nutritionnelles pour toutes les espèces ou tous les systèmes. L'approche proposée ici devrait bien fonctionner pour les espèces qui dépendent fortement du capital actuel pour soutenir leur reproduction, telles que le mouflon d'Amérique (Festa-Bianchet 1998), l'orignal (Testa et Adams 1998, Keechet et al. 2000) ou le wapiti et le cerf élaphe (Landete-Castillejos et al. 2003, Cook et al. 2004). **Néanmoins**, pour les reproducteurs plus axés sur le revenu, il convient d'intégrer des variables qui décrivent la capacité nutritionnelle des femelles à soutenir la reproduction, telles que le moment et le rythme du verdissement printanier (Pettorelli et al. 2007, Post et al. 2008), la densité de population (Andersen et al. 2000), les précipitations printanières et estivales (Marshall et al. 2005a, b ; Lomas et Bender 2007 ; Tollefson et al. 2011) ou d'autres facteurs climatiques (Albon et al. 1983a) peut fournir les informations nécessaires pour expliquer la variation des schémas de recrutement causée par la nutrition. **De plus**, des facteurs tels que la densité ou la rigueur de l'hiver pourraient

être intégrés dans des modèles de survie hivernale des jeunes et servir à expliquer les variations causées par les interactions entre la disponibilité du fourrage et les conditions météorologiques rigoureuses (Bartmann et al. 1992, White et Bartmann 1998, Hurley et al. 2011). **En outre**, l'absence de relation entre l'état nutritionnel et les modèles de recrutement pour un reproducteur capital pourrait indiquer une forte contrainte descendante. Une telle contrainte devrait entraîner le maintien des populations d'ongulés bien en dessous du NCC. **Par conséquent**, l'état nutritionnel serait élevé et peu lié au recrutement, car des taux de prédation élevés, malgré une bonne nutrition, limiteraient le recrutement annuel.

## IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Les programmes de surveillance des grands herbivores cherchent souvent à déterminer la **trajectoire** de la population ou la taille totale de la population afin d'interpréter les effets de la chasse, de la prédation et d'autres facteurs susceptibles de limiter ou de réguler les populations, car l'abondance animale est généralement considérée comme l'information minimale nécessaire à la gestion. **Néanmoins**, il est difficile et souvent trop coûteux d'estimer avec une précision et une exactitude raisonnables la taille des populations de grands herbivores qui occupent de vastes régions géographiques (Jachmann 2002, Morellet et al. 2007). On tente fréquemment d'interpréter les données chronologiques sur la taille des populations ; **cependant**, les analyses de ces données axées sur les modèles ont une capacité limitée à détecter les facteurs sous-jacents à la dynamique des populations (Coulson et al. 2000). **De plus**, les estimations de la densité de population ne permettent pas à elles seules de tirer des conclusions sur la relation entre la population et l'habitat (c'est-à-dire la proximité du NCC), alors que la compréhension de cette relation est essentielle pour une gestion éclairée des grands herbivores. La gestion des grands herbivores pourrait être améliorée si les ressources investies dans les programmes de surveillance étaient axées sur des variables ayant une plus grande pertinence écologique que de simples estimations de l'abondance (Morellet et al. 2007).

Les estimations empiriques des taux vitaux qui sous-tendent les trajectoires démographiques fournissent des informations importantes sur la dynamique des populations d'ongulés, mais elles sont difficiles et coûteuses à obtenir et nécessitent un suivi sur plusieurs années (Lebreton et al. 1992, White et Lubow 2002, Johnson et al. 2010). Tout comme les estimations d'abondance, les données sur les taux vitaux manquent également de fondement mécanistique. **Morellet et al. (2007) ont préconisé l'utilisation d'indicateurs écologiques appropriés pour évaluer la réponse des animaux à leur habitat, fournissant ainsi une base quantitative pour les décisions de gestion.** Dale et Beyeler (2001) ont noté que les indicateurs écologiques utiles doivent être faciles à mesurer, sensibles aux facteurs affectant le système, réagir de manière prévisible, être anticipatifs, prédire les changements pouvant orienter les actions de gestion, être intégratifs et avoir une réponse cohérente aux changements du système. **Nous proposons que l'état nutritionnel soit l'indicateur écologique le plus pertinent pour la recherche, la gestion et la compréhension de la dynamique des populations de grands herbivores.** L'état nutritionnel peut être quantifié avec précision à la fois par des mesures in vivo et post mortem (Stephenson et al. 1998, 2002 ; Cook et al. 2010) ; il est sensible et réagit de manière prévisible à la disponibilité du fourrage en fonction de la densité, aux conditions de l'habitat et aux caractéristiques individuelles du cycle de vie ; il a une valeur prédictive pour les performances futures (y compris  $\lambda$ ) dans les populations régulées par des facteurs



**ascendants** ; il constitue une mesure intégrative de l'état nutritionnel actuel de la population lorsqu'il est considéré au niveau de la population ; et il intègre les gains et les déficits nutritionnels antérieurs par rapport au cycle de vie au niveau individuel (Tableau 11).

**Tableau 11.** Importance relative de l'influence de la disponibilité du fourrage dépendante de la densité (DD), de l'état nutritionnel moyen (au niveau de la population), de l'état nutritionnel individuel et des stratégies migratoires sur le cycle biologique du cerf mulet dans le centre de la Sierra Nevada, en Californie (États-Unis), entre 1997 et 2009

| Life-history component    | Population level       |                    | Individual level   |                  |
|---------------------------|------------------------|--------------------|--------------------|------------------|
|                           | DD forage availability | Nutritional status | Nutritional status | Migratory tactic |
| Neonate survival          | Minimal                | Minimal            | Strong             | Strong           |
| Recruitment of young      | Minimal                | Moderate           | Strong             | Strong           |
| Young:adult female        | Moderate               | Strong             |                    |                  |
| Age at first reproduction | Strong                 | Minor              | Strong             | None             |
| Litter size               | Strong                 | Minimal            | None               | Strong           |
| Pregnancy                 | None                   | None               | None               | None             |
| Adult summer survival     | Moderate               | Moderate           | Minimal            | None             |
| Adult winter survival     | Strong                 | Minimal            | Strong             | None             |
| Population growth         | None                   | Strong             |                    |                  |

La combinaison des données sur l'état nutritionnel avec les données de surveillance régulière, telles que les modèles de recrutement des jeunes et les estimations occasionnelles de l'abondance, devrait permettre de mieux comprendre les facteurs qui sous-tendent la croissance démographique et, **par conséquent**, de mettre en place une gestion empirique. L'utilisation d'une approche nutritionnelle pour surveiller et gérer les populations réduit la nécessité d'estimer l'abondance de la population ou de fixer des objectifs en fonction de la taille de la population. Il est également possible de fixer des objectifs de gestion en fonction de mesures de l'état nutritionnel et de la proximité d'une population par rapport au NCC indiqué par les animaux.

Nous recommandons de surveiller l'état nutritionnel et la densité de la population sur plusieurs années, en fonction des fluctuations de la taille et des conditions de la population, afin de définir de manière unique la relation entre  $\lambda$ , la taille de la population et l'état nutritionnel. Lorsque les fonds nécessaires pour couvrir ces dépenses ne sont pas disponibles, l'état des animaux peut être déterminé à partir des femelles abattues, à condition que la saisonnalité soit reconnue, ou à l'aide de petits efforts de capture chaque année ou toutes les quelques années. La mise en place de chasses spéciales aux animaux sans bois, avec examen obligatoire des animaux abattus pour la collecte de données, fournirait des données précieuses sur l'état nutritionnel à un coût minimal, tout en permettant d'augmenter les possibilités de loisirs et en donnant aux parties prenantes l'occasion de participer à la collecte de données. Ces données pourraient être utilisées pour comprendre l'état nutritionnel de la population par rapport aux relations ou aux attentes établies dans d'autres études pour cette espèce et devraient, au minimum, indiquer le degré potentiel de contrainte ascendante au sein de la population (Bowyer et al. 2005). Ces quelques données permettraient également de formuler des prévisions concernant la croissance de la population au cours des années suivantes et les effets attendus des stratégies de gestion.

Étant donné que l'état nutritionnel indique la position d'une population par rapport au NCC indiqué par les animaux, les critères de récolte peuvent être basés sur un niveau nutritionnel souhaité, tel qu'indiqué par des mesures de l'état nutritionnel. Par exemple, un objectif réaliste concernant l'intégration de la récolte des femelles pour le cerf mulet dans la vallée de Round Valley pourrait être de réduire la densité afin de diminuer la concurrence pour les ressources et de maintenir un niveau moyen d'IFBFat d'environ 7%, ce qui était proche du NCC indiqué



par les animaux pour le cerf mulot dans cette population (Fig. 27). La réduction de la densité par rapport au NCC entraînerait une amélioration de l'état nutritionnel et une augmentation du recrutement des jeunes, en particulier pour les femelles qui passent l'été sur le versant est de la crête de la Sierra. L'amélioration de l'état nutritionnel pourrait également entraîner une dynamique démographique moins variable, car la population serait potentiellement mieux protégée contre les perturbations environnementales (Kie et al. 2003).

Nous avertissons toutefois que l'ajustement immédiat des prélèvements en réponse à l'évolution de l'état nutritionnel dans un environnement stochastique peut être problématique, car la NCC indiquée par les animaux représente la capacité à court terme de l'habitat et est donc sensible aux variations environnementales. Il est plus raisonnable de privilégier des objectifs à plus long terme, proches de la NCC indiquée par les animaux, pour les espèces dépendantes de la densité, où la récolte détermine l'excédent en raison des rétroactions liées à une meilleure nutrition et à une structure d'âge plus jeune avec une taille de population réduite par rapport à la NCC (Leopold 1933, McCullough 1979, Boyce et al. 1999). La position d'une population par rapport à la NCC indiquée par les animaux peut fluctuer d'une année à l'autre en réponse aux variations environnementales, ce qui échappe au contrôle des gestionnaires, à moins que les densités ne soient réduites dans le but d'améliorer les conditions nutritionnelles et de réduire l'influence des fluctuations massives de l'approvisionnement alimentaire. Nous recommandons de paramétrer la position de la population par rapport à la NCC indiquée par les animaux et d'examiner comment la proximité de la population par rapport à la NCC indiquée par les animaux réagit à différents niveaux de récolte.

Les preuves de mortalité additive sont souvent utilisées pour justifier le contrôle des prédateurs afin d'augmenter les populations d'ongulés (Ballard et al. 2001), ce qui souligne la nécessité d'interpréter correctement les conséquences de la mortalité. Nous proposons une nouvelle approche pour quantifier l'influence de la prédation sur les populations de grands ongulés en évaluant le degré de mortalité compensatoire ou additive en fonction de la capacité nutritionnelle à produire et à nourrir les jeunes. Du point de vue de la gestion, si la quasi-totalité de la mortalité est compensatoire, et donc fonction des schémas nutritionnels interannuels, alors le contrôle des prédateurs n'aurait que peu d'effet sur les performances de la population (Ballard et al. 2001, Hurley et al. 2011). Dans ces situations, les efforts de gestion devraient se concentrer sur des stratégies visant à améliorer la nutrition, telles que l'amélioration de l'habitat ou la réduction de la densité (McCullough 1979, Bishop et al. 2009). Les effets combinés des changements anthropiques et climatiques sur l'habitat du cerf mulot pourraient avoir réduit le  $K$  de l'aire de répartition du cerf mulot dans tout l'ouest de l'Amérique du Nord, affectant ainsi les tendances démographiques par le biais de réductions nutritionnelles du recrutement des jeunes. Nous suggérons que l'intégration d'indices de l'état nutritionnel (c'est-à-dire des estimations de la graisse corporelle) dans les programmes de surveillance et de recherche actuels offre le meilleur potentiel pour démêler les effets relatifs de la modification de l'habitat, du climat et de la prédation sur la dynamique des populations de cerfs mulots et d'autres grands herbivores. **De plus**, le fait de relier l'utilisation et la sélection de l'habitat aux changements de l'état nutritionnel et de la condition physique au fil des saisons permettra de quantifier les avantages nets de certains assemblages ou traitements de l'habitat.

## RÉSUMÉ

- Notre objectif était d'évaluer la base nutritionnelle des stratégies de cycle de vie et l'écologie des populations de cerfs muets en liberté afin de faciliter la gestion des grands herbivores.
- Nous avons obtenu des données longitudinales sur 347 femelles individuelles dans une population de cerfs muets de la Sierra Nevada, en Californie, aux États-Unis, entre 1997 et 2009, alors que celle-ci se remettait d'un **effondrement démographique** survenu entre 1985 et 1991.
- La **survie et le recrutement** des jeunes étaient très variables et fortement influencés par l'état nutritionnel au niveau de la population. L'état nutritionnel maternel avait une forte influence sur la survie et le recrutement des jeunes, sauf en cas de prédation intense, principalement par les ours noirs, où les relations nutritionnelles avec la probabilité de survie des jeunes étaient diluées.
- La résidence **estivale** des femelles a influé sur la probabilité de recrutement des jeunes ; les femelles qui ont passé l'été sur le versant ouest de la crête de la Sierra ont recruté moins de jeunes que celles qui ont passé l'été sur le versant est, malgré une meilleure alimentation sur le versant ouest. La principale cause immédiate de mortalité des nouveau-nés sur le versant ouest était la prédation par les ours noirs (mortalité spécifique = 0,63), contrairement à la faible prédation par les ours sur les nouveau-nés nés sur le versant est de la crête de la Sierra (0,041).
- La **reproduction** des femelles d'un an était sensible aux conditions de recherche de nourriture pendant l'été, en fonction de l'enneigement par habitant (un indice dépendant de la densité de la croissance annuelle du fourrage) qui déterminait si les femelles d'un an atteignaient une masse corporelle suffisante (>41 kg en mars) pour concevoir.
- La **taille des portées** des femelles adultes âgées  $\geq 2,5$  ans était moins variable et moins sensible à la limitation des ressources que celle des femelles âgées d'un an, mais elle était modérément influencée par l'enneigement par habitant et les températures estivales, qui influaient sur la disponibilité de la nourriture.
- La **gestation** des femelles adultes âgées  $\geq 2,5$  ans était élevée et constante (0,98) tout au long de notre étude. Les femelles adultes n'ont pas montré de signes de sénescence sur leur fécondité jusqu'à l'âge de 15,5 ans.
- La **survie saisonnière** des femelles adultes a présenté des variations mineures d'une année à l'autre, avec des effets modestes de la limitation des ressources. Les femelles ont présenté une sénescence actuarielle à partir de 9,5 ans, mais ce déclin de la survie avec l'âge était plus marqué pendant l'hiver. L'état nutritionnel des femelles adultes pendant l'hiver et l'été était sensible à l'historique nutritionnel de chaque animal, notamment la croissance du fourrage, la densité de population, les tactiques migratoires, l'allocation reproductive et le report nutritionnel.
- L'**état nutritionnel des femelles** adultes en mars était également le prédicteur le plus parcimonieux pour  $\lambda$  au cours de l'année à venir.
- L'**état nutritionnel d'une population** peut fournir des indications sur la proximité d'une population par rapport au NCC (appelé NCC indiqué par les animaux), même dans des environnements stochastiques.
- La **prédation partiellement additive**, principalement par les ours noirs, était probablement l'explication du changement des pressions sélectives sur la tactique

migratoire, les individus migrant vers le côté ouest de la crête de la Sierra étant passés de 87% de la population en 1985 à moins de 50% en 2005.

- Nous proposons une nouvelle approche pour évaluer les conséquences de la mortalité sur la dynamique des populations, basée sur la capacité nutritionnelle à recruter des jeunes. Notre approche fournit une base mécanistique pour évaluer l'efficacité des programmes de gestion des prédateurs.
- Nos résultats indiquent que la gestion et la conservation des grands herbivores seraient améliorées en intégrant des indices de l'état nutritionnel dans les programmes actuels de surveillance et de recherche.

## LITERATURE CITED

- Adamczewski, J. Z., P. F. Flood, and A. Gunn. 1997. Seasonal patterns in body composition and reproduction of female muskoxen (*Ovibos moschatus*). *Journal of Zoology* 241:245–269.
- Adams, L. G. 2005. Effects of maternal characteristics and climatic variation on birth masses of Alaskan caribou. *Journal of Mammalogy* 86:506–513.
- Adams, L. G., and B. W. Dale. 1998. Reproductive performance of female Alaskan caribou. *Journal of Wildlife Management* 62:1184–1195.
- Albon, S. D., T. H. Clutton-Brock, and F. E. Guinness. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *Journal of Animal Ecology* 56:69–81.
- Albon, S. D., F. E. Guinness, and T. H. Clutton-Brock. 1983a. The influence of climatic variation on the birth weights of red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology* 200:295–298.
- Albon, S. D., B. Mitchell, and B. W. Staines. 1983b. Fertility and body weight in female red deer: a density-dependent relationship. *Journal of Animal Ecology* 52:969–980.
- Andelt, W. F., T. M. Pojar, and L. W. Johnson. 2004. Long-term trends in mule deer pregnancy and fetal rates in Colorado. *Journal of Wildlife Management* 68:542–549.
- Andersen, R., J. M. Gaillard, J. D. C. Linnell, and P. Duncan. 2000. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology* 69:672–682.
- Andersen, R., and J. D. C. Linnell. 1997. Variation in maternal investment in a small cervid; the effects of cohort, sex, litter size and time of birth in roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia* 109:74–79.
- Anderson, D. R., and K. P. Burnham. 1976. Population ecology of the mallard. VI. The effect of exploitation on survival. US Fish and Wildlife Service Resource Publication 128:1–66.
- Arnold, T. W. 2010. Uninformative parameters and model selection using Akaike's Information Criterion. *Journal of Wildlife Management* 74:1175–1178.
- Asher, G. W., R. C. Mulley, K. T. O'Neill, I. C. Scott, N. B. Jopson, and R. P. Littlejohn. 2005. Influence of level of nutrition during late pregnancy on reproductive productivity of red deer I. Adult and primiparous hinds gestating red deer calves. *Animal Reproduction Science* 86:261–283.
- 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.
- Ballard, W. B., J. S. Whitman, and D. J. Reed. 1991. Population dynamics of moose in south-central Alaska. *Wildlife Monographs* 114:1–49.
- Bangs, E. E., S. H. Fritts, J. A. Fontaine, D. W. Smith, K. M. Murphy, C. M. Mack, and C. C. Niemeyer. 1998. Status of gray wolf restoration in Montana, Idaho, and Wyoming. *Wildlife Society Bulletin* 26:785–798.
- Barber-Meyer, S. M., L. D. Mech, and P. J. White. 2008. Elk calf survival and mortality following wolf restoration to Yellowstone National Park. *Wildlife Monographs* 169:1–30.
- Barboza, P. S., and K. L. Parker. 2008. Allocating protein to reproduction in arctic reindeer and caribou. *Physiological and Biochemical Zoology* 81:835–855.
- Barboza, P. S., K. L. Parker, and I. D. Hume. 2009. Integrative wildlife nutrition. Springer, Berlin, Germany.
- Bårdsen, B.-J., P. Fauchald, T. Tveraa, K. Langeland, N. G. Yoccoz, and R. A. Ims. 2008. Experimental evidence of a risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Ecology* 89:829–837.
- Bårdsen, B.-J., T. Tveraa, P. Fauchald, and K. Langeland. 2010. Observational evidence of risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Oecologia* 162:627–639.
- Barnett, T. P., D. W. Pierce, H. G. Hidalgo, C. Bonfils, B. D. Santer, T. Das, G. Bala, A. W. Wood, T. Nozawa, A. A. Mirin, D. R. Cayan, and M. D. Dettinger. 2008. Human-induced changes in the hydrology of the western United States. *Science* 319:1080–1083.
- Barrett, M. W. 1982. Distribution, behavior, and mortality of pronghorns during a severe winter in Alberta. *Journal of Wildlife Management* 46:991–1002.
- Barrett, M. W., J. W. Nolan, and L. D. Roy. 1982. Evaluation of a hand-held net-gun to capture large mammals. *Wildlife Society Bulletin* 10:108–114.
- 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.
- Beckerman, A. P., T. G. Benton, E. Ranta, V. Kaitala, and P. Lundberg. 2002. Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology and Evolution* 17:263–269.
- Beckmann, J. P., and J. Berger. 2003. Rapid ecological and behavioural changes in carnivores: the responses of black bears (*Ursus americanus*) to altered food. *Journal of Zoology* 261:207–212.
- Bender, L. C., J. G. Cook, R. C. Cook, and P. B. Hall. 2008. Relations between nutritional condition and survival of North American elk *Cervus elaphus*. *Wildlife Biology* 14:70–80.
- Bender, L. C., L. A. Lomas, and J. Browning. 2007. Condition, survival, and cause-specific mortality of adult female mule deer in north-central New Mexico. *Journal of Wildlife Management* 71:1118–1124.
- Benton, T. G., S. J. Plaistow, and T. N. Coulson. 2006. Complex population dynamics and complex causation: devils, details and demography. *Proceedings of the Royal Society B* 273:1173–1181.
- Berger, J. 1992. Facilitation of reproductive synchrony by gestation adjustment in gregarious mammals: a new hypothesis. *Ecology* 73:323–329.
- Bérubé, C. H., M. Festa-Bianchet, and J. T. Jorgenson. 1999. Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology* 80:2555–2565.
- Bishop, C. J., D. J. Freddy, G. C. White, B. E. Watkins, T. R. Stephenson, and L. L. Wolfe. 2007. Using vaginal implant transmitters to aid in capture of mule deer neonates. *Journal of Wildlife Management* 71:945–954.
- Bishop, C. J., J. W. Unsworth, and E. O. Garton. 2005. Mule deer survival among adjacent populations in southwest Idaho. *Journal of Wildlife Management* 69:311–321.
- 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.
- Bishop, C. J., G. C. White, and P. M. Lukacs. 2008. Evaluating dependence among mule deer siblings in fetal and neonatal survival analyses. *Journal of Wildlife Management* 72:1085–1093.
- Bleich, V. C. 1999. Mountain sheep and coyotes: patterns of predator evasion in a mountain ungulate. *Journal of Mammalogy* 80:283–289.
- Bleich, V. C., R. T. Bowyer, and J. D. Wehausen. 1997. Sexual segregation in mountain sheep: resources or predation? *Wildlife Monographs* 134:1–50.
- Bleich, V. C., B. M. Pierce, J. L. Jones, and R. T. Bowyer. 2006. Variance in survival of young mule deer in the Sierra Nevada, California. *California Fish and Game* 92:24–38.
- Bleich, V. C., T. R. Stephenson, N. J. Holste, I. C. Snyder, J. P. Marshal, P. W. McGrath, and B. M. Pierce. 2003. Effects of tooth extraction on body condition and reproduction of mule deer. *Wildlife Society Bulletin* 31:233–236.
- Bleich, V. C., and T. J. Taylor. 1998. Survivorship and cause-specific mortality in five populations of mule deer. *Great Basin Naturalist* 58:265–272.
- Boertje, R. D., M. A. Keech, D. D. Young, K. A. Kellie, and C. T. Seaton. 2009. Managing for elevated yield of moose in interior Alaska. *Journal of Wildlife Management* 73:314–327.
- Boertje, R. D., K. A. Kellie, C. T. Seaton, M. A. Keech, D. D. Young, B. W. Dale, L. G. Adams, and A. R. Aderman. 2007. Ranking Alaska moose nutrition: signals to begin liberal antlerless harvests. *Journal of Wildlife Management* 71:1494–1506.
- 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.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, F. Klein, and J.-L. Hamann. 2005. Can we use the young: female ratio to infer ungulate population dynamics? An empirical test using red deer *Cervus elaphus* as a model. *Journal of Applied Ecology* 42:361–370.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, F. Klein, and A. Loison. 2002. Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography* 25:446–458.
- Boutin, S. 1992. Predation and moose population dynamics - a critique. *Journal of Wildlife Management* 56:116–127.
- Bowden, D. C., A. E. Anderson, and D. E. Medin. 1984. Sampling plans for mule deer sex and age ratios. *Journal of Wildlife Management* 48:500–509.
- Bowyer, R. T. 1984. Sexual segregation in southern mule deer. *Journal of Mammalogy* 65:410–417.
- Bowyer, R. T. 1991. Timing of parturition and lactation in southern mule deer. *Journal of Mammalogy* 72:138–145.
- 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., J. G. Kie, and V. Van Ballenberghe. 1998a. Habitat selection by neonatal black-tailed deer: climate, forage, or risk of predation? *Journal of Mammalogy* 79:415–425.
- 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 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, Washington, D.C., USA.
- Bowyer, R. T., V. Van Ballenberghe, and J. G. Kie. 1998b. 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.
- Bray, R. O., C. L. Wambolt, and R. G. Kelsey. 1991. Influence of sagebrush terpenoids on mule deer preference. *Journal of Chemical Ecology* 17:2053–2062.
- Brinkman, T. J., K. L. Monteith, J. A. Jenks, and C. S. DePerno. 2004. Predicting neonatal age of white-tailed deer in the Northern Great Plains. *Prairie Naturalist* 36:75–82.
- Brodie, J., H. Johnson, M. Mitchell, P. Zager, K. Proffitt, M. Hebblewhite, M. Kauffman, B. Johnson, J. Bissonette, C. Bishop, J. Gude, J. Herbert, K. Hersey, M. Hurley, P. M. Lukacs, S. McCorquodale, E. McIntire, J. Nowak, H. Sawyer, D. Smith, and P. J. White. 2013. Relative influence of human harvest, carnivores, and weather on adult female elk survival across western North America. *Journal of Applied Ecology* 50:295–305.
- Brown, G. S., L. Landriault, D. J. Sleep, and F. F. Mallory. 2007. Comment arising from a paper by Wittmer et al. hypothesis testing for top-down and bottom-up effects in woodland caribou population dynamics. *Oecologia* 154:485–492.
- Brown, S. K., J. M. Hull, D. R. Updike, S. R. Fain, and H. B. Ernest. 2009. Black bear population genetics in California: signatures of population structure, competitive release, and historical translocation. *Journal of Mammalogy* 90:1066–1074.



- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 1984. Tests of compensatory vs additive hypotheses of mortality in mallards. *Ecology* 65:105–112.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach. Second edition. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- California Department of Fish and Game. 2010. Black bear population estimates (1982–2009). <<http://www.dfg.ca.gov/wildlife/hunting/bear/docs/BearPopulationEstimates.pdf>>. Accessed 8 Jul 2011.
- Cameron, R. D. 1994. Reproductive pauses by female caribou. *Journal of Mammalogy* 75:10–13.
- Cameron, R. D., W. T. Smith, S. G. Fancy, K. L. Gerhart, and R. G. White. 1993. Calving success of female caribou in relation to body weight. *Canadian Journal of Zoology* 71:480–486.
- Cameron, R. D., and J. M. Verhoef. 1994. Predicting parturition rate of caribou from autumn body-mass. *Journal of Wildlife Management* 58:674–679.
- Carroll, C., M. K. Phillips, C. A. Lopez-Gonzalez, and N. H. Schumaker. 2006. Defining recovery goals and strategies for endangered species: the wolf as a case study. *BioScience* 56:25–37.
- Carstensen, M., G. D. DelGiudice, and B. A. Sampson. 2003. Using doe behavior and vaginal-implant transmitters to capture neonate white-tailed deer in north-central Minnesota. *Wildlife Society Bulletin* 31:634–641.
- Carstensen, M., G. D. DelGiudice, B. A. Sampson, and D. W. Kuehn. 2009. Survival, birth characteristics, and cause-specific mortality of white-tailed deer neonates. *Journal of Wildlife Management* 73:175–183.
- Caughley, G. 1974. Interpretation of age ratios. *Journal of Wildlife Management* 38:557–562.
- Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. Blackburn Press, Caldwell, New Jersey, USA.
- Caughley, G. 1979. What is this thing called carrying capacity? Pages 2–8 in M. S. Boyce, and L. D. Hayden-Wing, editors. *North American elk ecology, behavior and management*. University of Wyoming Press, Laramie, USA.
- Caughley, G., and A. Gunn. 1993. Dynamics of large herbivores in deserts: kangaroos and caribou. *Oikos* 67:47–55.
- Chan-McLeod, A. C., R. G. White, and D. E. Russell. 1999. Comparative body composition strategies of breeding and nonbreeding female caribou. *Canadian Journal of Zoology* 77:1901–1907.
- Chao, A., and R. M. Huggins. 2005. Classical closed population capture-recapture models. Pages 22–35 in S. C. Amstrup, T. L. McDonald, and B. F. J. Manly, editors. *Handbook of capture-recapture analysis*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Chapman, D. G. 1951. Some properties of the hypergeometric distribution with application to zoological sample censuses. *University of California Publications in Statistics* 1:131–160.
- Christianson, D., and S. Creel. 2008. Risk effects in elk: sex-specific responses in grazing and browsing due to predation risk from wolves. *Behavioral Ecology* 19:1258–1266.
- Christianson, D., and S. Creel. 2010. A nutritionally mediated risk effect of wolves on elk. *Ecology* 91:1184–1191.
- Church, D. C. 1988. The ruminant animal. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.
- Clancy, T. F. 1999. Choice of platforms and technique for broad-scale monitoring of kangaroo populations. *Australian Zoologist* 31:267–274.
- Clark, F., B. W. Brook, S. Delean, H. R. Akcakaya, and C. J. A. Bradshaw. 2010. The theta-logistic is unreliable for modelling most census data. *Methods in Ecology and Evolution* 1:253–262.
- Clements, M. N., T. H. Clutton-Brock, S. D. Albon, J. M. Pemberton, and L. E. B. Kruuk. 2011. Gestation length variation in a wild ungulate. *Functional Ecology* 25:691–703.
- Clutton-Brock, T., and B. C. Sheldon. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 25:562–573.
- 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.
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quarterly Review of Biology* 29:103–137.
- Connelly, J. W., J. H. Gammonley, and J. M. Peek. 2012. Harvest management. Pages 202–231 in N. J. Silvey, editor. *The wildlife techniques manual: management*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- 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.
- Cook, R. C., J. G. Cook, T. R. Stephenson, W. L. Myers, S. M. McCorquodale, D. J. Vales, L. L. Irwin, P. B. Hall, R. D. Spencer, S. L. Murphie, K. A. Schoenecker, and P. J. Miller. 2010. Revisions of rump fat and body scoring indices for deer, elk, and moose. *Journal of Wildlife Management* 74:880–896.
- Cook, R. C., J. G. Cook, D. J. Vales, B. K. Johnson, S. M. McCorquodale, L. A. Shipley, R. A. Riggs, L. L. Irwin, S. L. Murphie, B. L. Murphie, K. A. Schoenecker, F. Geyer, P. B. Hall, R. D. Spencer, D. A. Immell, D. H. Jackson, B. L. Tiller, P. J. Miller, and L. Schmitz. 2013. Regional and seasonal patterns of nutritional condition and reproduction in elk. *Wildlife Monographs* 184:1–45.
- Cook, R. C., T. R. Stephenson, W. L. Myers, J. G. Cook, and L. A. Shipley. 2007. Validating predictive models of nutritional condition for mule deer. *Journal of Wildlife Management* 71:1934–1943.
- Côté, S. D., and M. Festa-Bianchet. 2001. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia* 127:230–238.
- Coulson, T., E. A. Catchpole, S. D. Albon, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, M. J. Crawley, and B. T. Grenfell. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in soay sheep. *Science* 292:1528–1531.
- Coulson, T., E. J. Milner-Gulland, and T. Clutton-Brock. 2000. The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society B* 267:1771–1779.
- Couturier, S., S. D. Côté, 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.
- Creel, S., and D. Christianson. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution* 23:194–201.
- Creel, S., and J. A. Winnie. 2005. Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. *Animal Behaviour* 69:1181–1189.
- Crête, M., and J. Huot. 1993. Regulation of a large herd of migratory caribou - summer nutrition affects calf growth and body reserves of dams. *Canadian Journal of Zoology* 71:2291–2296.
- Dale, V. H., and S. C. Beyeler. 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1:3–10.
- DelGiudice, G. D., J. Fieberg, M. R. Riggs, M. Carstensen Powell, and W. Pan. 2006. A long-term age-specific survival analysis of female white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 70:1556–1568.
- DelGiudice, G. D., M. S. Lenarz, and M. Carstensen Powell. 2007. Age-specific fertility and fecundity in northern free-ranging white-tailed deer: evidence for reproductive senescence? *Journal of Mammalogy* 88:427–435.
- Depperschmidt, J. D., S. C. Torbit, A. W. Alldredge, and R. D. Deblinger. 1987. Body condition indexes for starved pronghorns. *Journal of Wildlife Management* 51:675–678.
- deVos, J. C., Jr., M. R. Conover, and N. E. Headrick. editors. 2003. *Mule deer conservation: issues and management strategies*. Jack H. Berryman Institute Press, Utah State, University, Logan, USA.
- DeYoung, R. W., E. C. Hellgren, T. E. Fulbright, W. F. Robbins, and I. D. Humphreys. 2000. Modeling nutritional carrying capacity for translocated desert bighorn sheep in western Texas. *Restoration Ecology* 8:57–65.
- Doherty, P. F., G. C. White, and K. P. Burnham. 2010. Comparison of model building and selection strategies. *Journal of Ornithology* 152:317–323.
- Eberhardt, L. L. 2002. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology* 83:2841–2854.
- Elbroch, M. 2003. *Mammal tracks and sign*. Stackpole Books, Mechanicsburg, Pennsylvania, USA.
- Ericsson, G., K. Wallin, J. P. Ball, and M. Broberg. 2001. Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology* 82:1613–1620.
- Errington, P. L. 1946. Predation and vertebrate populations. *Quarterly Review of Biology* 21:144–177.
- Errington, P. L. 1956. Factors limiting higher vertebrate populations. *Science* 124:304–307.
- Errington, P. L. 1967. *Of predation and life*. Iowa State University Press, Ames, USA.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pikitch, W. J. Ripple, S. A. Sandin,

- M. Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soule, R. Virtanen, and D. A. Wardle. 2011. Trophic downgrading of planet earth. *Science* 333:301–306.
- Feder, C., J. G. Martin, M. Festa-Bianchet, C. Berube, and J. Jorgenson. 2008. Never too late? Consequences of late birthdate for mass and survival of bighorn lambs. *Oecologia* 156:773–781.
- Ferron, J., R. Dailey, and Q. Yi. 2002. Effects of misspecifying the first-level error structure in two-level models of change. *Multivariate Behavioral Research* 37:379–403.
- Festa-Bianchet, M. 1998. Condition-dependent reproductive success in bighorn ewes. *Ecology Letters* 1:91–94.
- Festa-Bianchet, M., J.-M. Gaillard, and S. D. Côté. 2003. Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology* 72:640–649.
- Festa-Bianchet, M., and J. T. Jorgenson. 1998. Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behavioral Ecology* 9:144–150.
- Festa-Bianchet, M., J. T. Jorgenson, M. Lucherini, and W. D. Wishart. 1995. Life-history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology* 76:871–881.
- Festa-Bianchet, M., and W. J. King. 2007. Age-related reproductive effort in bighorn sheep ewes. *Ecoscience* 14:318–322.
- Festa-Bianchet, M., M. Urquhart, and K. G. Smith. 1994. Mountain goat recruitment: kid production and survival to breeding age. *Canadian Journal of Zoology* 72:22–27.
- Fischhoff, I. R., S. R. Sundaresan, J. Cordingley, and D. I. Rubenstein. 2007. Habitat use and movements of plains zebra (*Equus burchelli*) in response to predation danger from lions. *Behavioral Ecology* 18:725–729.
- Fitzgibbon, C. D., and J. H. Fanshawe. 1989. The condition and age of Thomson gazelles killed by cheetahs and wild dogs. *Journal of Zoology* 218:99–107.
- Flydal, K., and E. Reimers. 2002. Relationship between calving time and physical condition in three wild reindeer *Rangifer tarandus* populations in southern Norway. *Wildlife Biology* 8:145–151.
- Forsyth, D. M., and P. Caley. 2006. Testing the irruptive paradigm of large-herbivore dynamics. *Ecology* 87:297–303.
- Franzmann, A. W. 1985. Assessment of nutritional status. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Freckleton, R. P., A. R. Watkinson, R. E. Green, and W. J. Sutherland. 2006. Census error and the detection of density dependence. *Journal of Animal Ecology* 75:837–851.
- Fryxell, J. M. 1991. Forage quality and aggregation by large herbivores. *American Naturalist* 138:478–498.
- Fryxell, J. M., J. Greener, and A. R. E. Sinclair. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? *American Naturalist* 131:781–798.
- Gaillard, J.-M., D. Delorme, J. M. Boutin, G. Vanlaere, B. Boisaubert, and R. Pradel. 1993. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *Journal of Animal Ecology* 62:778–791.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, and N. G. Yoccoz. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13:58–63.
- 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.
- Gaillard, J.-M., and N. G. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306.
- Gannon, W. L., R. S. Sikes, and Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2007. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 88:809–823.
- Garel, M., E. J. Solberg, B. E. Sæther, V. Grotan, J. Tufto, and M. Heim. 2009. Age, size, and spatiotemporal variation in ovulation patterns of a seasonal breeder, the Norwegian moose (*Alces alces*). *American Naturalist* 173:89–104.
- Garrott, R. A., L. L. Eberhardt, P. J. White, and J. Rotella. 2003. Climate-induced variation in vital rates of an unharvested large-herbivore population. *Canadian Journal of Zoology* 81:33–45.
- Garrott, R. A., P. J. White, and J. Rotella. 2009. The madison headwaters elk herd: transitioning from bottom-up regulation to top-down limitation. Pages 489–517 in R. A. Garrott, P. J. White, and F. G. R. Watson, editors. *The ecology of large mammals in central Yellowstone: sixteen years of integrated field studies*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- 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.
- Gasaway, W. C., R. O. Stephenson, J. L. Davis, P. E. K. Shepherd, and O. E. Burris. 1983. Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. *Wildlife Monographs* 84:1–50.
- Gilbert, B. A., and K. J. Raedeke. 2004. Recruitment dynamics of black-tailed deer in the western Cascades. *Journal of Wildlife Management* 68:120–128.
- Gill, R. B., T. D. I. Beck, C. J. Bishop, D. J. Freddy, N. T. Hobbs, R. H. Kahn, M. W. Miller, T. M. Pojar, and G. C. White. 2001. Declining mule deer populations in Colorado: reasons and responses. Colorado Division of Wildlife Special Report, Number 77:DOW-R-S-77-01, Fort Collins, USA.
- Green, W. C. H., and A. Rothstein. 1991. Trade-offs between growth and reproduction in female bison. *Oecologia* 86:521–527.
- Griffin, K. A., M. Hebblewhite, H. S. Robinson, P. Zager, S. M. Barber-Meyer, D. Christianson, S. Creel, N. C. Harris, M. A. Hurley, D. H. Jackson, B. K. Johnson, W. L. Myers, J. D. Raithel, M. Schlegel, B. L. Smith, C. White, and P. J. White. 2011. Neonatal mortality of elk driven by climate, predator phenology and predator community composition. *Journal of Animal Ecology* 80:1246–1257.
- Grovenburg, T. W., R. W. Klaver, and J. A. Jenks. 2012a. Survival of white-tailed deer fawns in the grasslands of the Northern Great Plains. *Journal of Wildlife Management* 76:944–956.
- Grovenburg, T. W., K. L. Monteith, R. W. Klaver, and J. A. Jenks. 2012b. Predator evasion by white-tailed deer fawns. *Animal Behaviour* 84:59–65.
- Gulland, F. M. D. 1992. The role of nematode parasites in soay sheep (*Ovis aries* L.) mortality during a population crash. *Parasitology* 105:493–503.
- Gunn, A., and R. J. Irvine. 2003. Subclinical parasitism and ruminant foraging strategies – a review. *Wildlife Society Bulletin* 31:117–126.
- Hairton, N. G., F. E. Smith, and L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94:421–425.
- Hamel, S., S. D. Côté, and M. Festa-Bianchet. 2010. Maternal characteristics and environment affect the costs of reproduction in female mountain goats. *Ecology* 91:2034–2043.
- Hamel, S., J.-M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, and S. D. Côté. 2009. Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology* 90:1981–1995.
- Hamlin, K. L., S. J. Riley, D. Pyrah, A. R. Dood, and R. J. Mackie. 1984. Relationships among mule deer fawn mortality, coyotes, and alternate prey species during summer. *Journal of Wildlife Management* 48:489–499.
- Harris, N. C., M. J. Kauffman, and L. S. Mills. 2008. Inferences about ungulate population dynamics derived from age ratios. *Journal of Wildlife Management* 72:1143–1151.
- Harrison, X. A., J. D. Blount, R. Inger, D. R. Norris, and S. Bearhop. 2011. Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology* 80:4–18.
- Haskell, S. P., W. B. Ballard, D. A. Butler, N. M. Tatman, M. C. Wallace, C. O. Kochanny, and O. J. Alcumbrac. 2007. Observations on capturing and aging deer fawns. *Journal of Mammalogy* 88:1482–1487.
- Haskell, S. P., W. B. Ballard, M. C. Wallace, M. H. Humphrey, and D. A. Butler. 2010. Postpartum group cohesion of sympatric deer in Texas. *Journal of Wildlife Management* 74:1686–1692.
- Haugen, A. O., and D. W. Speake. 1958. Determining age of young fawn white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 22:319–321.
- Hebblewhite, M., E. Merrill, and G. McDermid. 2008. A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecological Monographs* 78:141–166.
- Hebblewhite, M., and E. H. Merrill. 2007. Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk? *Oecologia* 152:377–387.
- Hebblewhite, M., and E. H. Merrill. 2009. Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology* 90:3445–3454.
- Hebblewhite, M., and E. H. Merrill. 2011. Demographic balancing of migrant and resident elk in a partially migratory population through forage-predation tradeoffs. *Oikos* 120:1860–1870.
- Hegel, T. M., A. Mysterud, T. Ergon, L. E. Loe, F. Huettmann, and N. C. Stenseth. 2010a. Seasonal effects of Pacific-based climate on recruitment in a predator-limited large herbivore. *Journal of Animal Ecology* 79:471–482.
- Hegel, T. M., A. Mysterud, F. Huettmann, and N. C. Stenseth. 2010b. Interacting effect of wolves and climate on recruitment in a northern mountain caribou population. *Oikos* 119:1453–1461.



- Hobbs, N. T., D. L. Baker, J. E. Ellis, D. M. Swift, and R. A. Green. 1982. Energy-based and nitrogen-based estimates of elk winter-range carrying-capacity. *Journal of Wildlife Management* 46:12–21.
- Hobbs, N. T., and D. M. Swift. 1985. Estimates of habitat carrying-capacity incorporating explicit nutritional constraints. *Journal of Wildlife Management* 49:814–822.
- Holmes, J. C. 1995. Population regulation—a dynamic complex of interactions. *Wildlife Research* 22:11–19.
- Huegel, C. N., R. B. Dahlgren, and H. L. Gladfelter. 1985. Use of doe behavior to capture white-tailed deer fawns. *Wildlife Society Bulletin* 13:287–289.
- Hurley, M. A., J. W. Unsworth, P. Zager, M. Hebblewhite, E. O. Garton, D. M. Montgomery, J. R. Skalski, and C. L. Maycock. 2011. Demographic response of mule deer to experimental reduction of coyotes and mountain lions in southeastern Idaho. *Wildlife Monographs* 178:1–33.
- Huselman, J. S., D. L. Murray, G. Power, C. Mack, C. R. Wenger, and H. Quigley. 2003. Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. *Oikos* 101:591–601.
- Jachmann, H. 2002. Comparison of aerial counts with ground counts for large African herbivores. *Journal of Applied Ecology* 39:841–852.
- 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.
- Johnson, H. E., L. Scott Mills, J. D. Wehausen, and T. R. Stephenson. 2010. Combining ground count, telemetry, and mark-resight data to infer population dynamics in an endangered species. *Journal of Applied Ecology* 47:1083–1093.
- Johnstone-Yellin, T. L., L. A. Shipley, and W. L. Myers. 2006. Effectiveness of vaginal implant transmitters for locating neonatal mule deer fawns. *Wildlife Society Bulletin* 34:338–344.
- Johnstone-Yellin, T. L., L. A. Shipley, W. L. Myers, and H. S. Robinson. 2009. To twin or not to twin? Trade-offs in litter size and fawn survival in mule deer. *Journal of Mammalogy* 90:453–460.
- Jönsson, K. I. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78:57–66.
- Jorgenson, J. T., M. Festa-Bianchet, M. Lucherini, and W. D. Wishart. 1993. Effects of body size, population density, and maternal characteristics on age at first reproduction in bighorn ewes. *Canadian Journal of Zoology* 71:2509–2517.
- Julander, O., W. L. Robinson, and D. A. Jones. 1961. Relations of summer range condition to mule deer herd productivity. *Journal of Wildlife Management* 25:54–60.
- Kaeuffer, R., C. Bonenfant, J.-L. Chapuis, and S. Devillard. 2009. Dynamics of an introduced population of mouflon *Ovis aries* on the sub-Antarctic archipelago of Kerguelen. *Ecography* 33:435–442.
- Kaitala, A., V. Kaitala, and P. Lundberg. 1993. A theory of partial migration. *American Naturalist* 142:59–81.
- Kaplan, E. L., and P. Meier. 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association* 53:457–481.
- Kauffman, M. J., J. F. Brodie, and E. S. Jules. 2010. Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. *Ecology* 91:2742–2755.
- Keech, M. A., R. T. Bowyer, J. M. Ver Hoef, R. D. Boertje, B. W. Dale, and T. R. Stephenson. 2000. Life-history consequences of maternal condition in Alaskan moose. *Journal of Wildlife Management* 64:450–462.
- Keyser, P. D., D. C. Guynn, and H. S. Hill. 2005. Density-dependent recruitment patterns in white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* 33:222–232.
- 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., R. T. Bowyer, and K. M. Stewart. 2003. Ungulates in western forests: Habitat relationships, population dynamics, and ecosystem processes. Pages 296–340 in C. 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.
- 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.
- Knape, J., and P. de Valpine. 2011. Effects of weather and climate on the dynamics of animal population time series. *Proceedings of the Royal Society B* 278:985–992.
- Knowles, N., M. D. Dettinger, and D. R. Cayan. 2006. Trends in snowfall versus rainfall in the western United States. *Journal of Climate* 19:4545–4559.
- Krausman, P. R., J. J. Hervet, and L. L. Ordway. 1985. Capturing deer and mountain sheep with a net-gun. *Wildlife Society Bulletin* 13:71–73.
- Kucera, T. E. 1988. Ecology and population dynamics of mule deer in the eastern Sierra Nevada, California. Dissertation, University of California, Berkeley, USA.
- Kucera, T. E. 1991. Adaptive variation in sex-ratios of offspring in nutritionally stressed mule deer. *Journal of Mammalogy* 72:745–749.
- Kucera, T. E. 1992. Influences of sex and weather on migration of mule deer in California. *Great Basin Naturalist* 52:122–130.
- Kucera, T. E. 1997. Fecal indicators, diet, and population parameters in mule deer. *Journal of Wildlife Management* 61:550–560.
- Kunkel, K. E., T. K. Ruth, D. H. Pletscher, and M. G. Hornocker. 1999. Winter prey selection by wolves and cougars in and near Glacier National Park, Montana. *Journal of Wildlife Management* 63:901–910.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, London, United Kingdom.
- Landete-Castillejos, T., A. Garcia, J. A. Gomez, and L. Gallego. 2003. Lactation under food constraints in Iberian red deer *Cervus elaphus hispanicus*. *Wildlife Biology* 9:131–139.
- Langvatn, R., S. D. Albon, T. Burke, and T. H. Clutton-Brock. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Animal Ecology* 65:653–670.
- Lawrence, R. K., S. Demaris, R. A. Relyea, S. P. Haskell, W. B. Ballard, and T. L. Clark. 2004. Desert mule deer survival in southwest Texas. *Journal of Wildlife Management* 68:561–569.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case-studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Lendrum, P. E., C. R. Anderson, Jr., K. L. Monteith, J. A. Jenks, and R. T. Bowyer. 2013. Migrating mule deer: effects of anthropogenically altered landscapes. *PLoS ONE* 8:e64548.
- Leopold, A. 1933. Game management. University of Wisconsin Press, Madison, USA.
- Lima, S. L. 2002. Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:70–75.
- Lindström, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 14:343–348.
- Linnell, J. D. C., R. Aanes, and R. Andersen. 1995. Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. *Wildlife Biology* 1:209–223.
- Littell, R. C., G. A. Milliken, W. W. Stroup, and R. D. Wolfinger. 1996. SAS system for mixed models. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Livezey, K. B. 1990. Toward the reduction of marking-induced abandonment of newborn ungulates. *Wildlife Society Bulletin* 18:193–203.
- Loe, L. E., C. Bonenfant, R. Langvatn, A. Mysterud, V. Veiberg, and N. C. Stenseth. 2006. Increased effect of harsh climate in red deer with a poor set of teeth. *Oecologia* 147:24–30.
- Loison, A., M. Festa-Bianchet, J. M. Gaillard, J. T. Jorgenson, and J. M. Jullien. 1999. Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology* 80:2539–2554.
- Loison, A., and R. Langvatn. 1998. Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia* 116:489–500.
- Lomas, L. A., and L. C. Bender. 2007. Survival and cause-specific mortality of neonatal mule deer fawns, north-central New Mexico. *Journal of Wildlife Management* 71:884–894.
- Lutz, D. W., M. Cox, B. F. Wakeling, D. McWhirter, L. H. Carpenter, S. S. Rosenstock, D. Stroud, L. C. Bender, and A. F. Reeve. 2003. Impacts and changes to mule deer habitat. Pages 13–61 in J. C. deVos, Jr., M. R. Conover, and N. E. Headrick, editors. *Mule deer conservation: issues and management strategies*. Berryman Institute Press, Utah State, University, Logan, USA.
- Macnab, J. 1985. Carrying-capacity and related slippery shibboleths. *Wildlife Society Bulletin* 13:403–410.
- Månsson, L., J. Ripa, and P. Lundberg. 2007. Time series modelling and trophic interactions: rainfall, vegetation and ungulate dynamics. *Population Ecology* 49:287–296.
- Marshall, J. P., J. W. Cain, V. C. Bleich, and S. S. Rosenstock. 2009. Intrinsic and extrinsic sources of variation in the dynamics of large herbivore populations. *Canadian Journal of Zoology* 87:103–111.
- Marshall, J. P., P. R. Krausman, and V. C. Bleich. 2005a. Dynamics of mule deer forage in the Sonoran desert. *Journal of Arid Environments* 60:593–609.
- Marshall, J. P., P. R. Krausman, and V. C. Bleich. 2005b. Rainfall, temperature, and forage dynamics affect nutritional quality of desert mule deer forage. *Rangeland Ecology and Management* 58:360–365.

- Martin, J. G. A., and M. Festa-Bianchet. 2010. Bighorn ewes transfer the costs of reproduction to their lambs. *American Naturalist* 176:414–423.
- Mayr, E. 1961. Cause and effect in biology: kinds of causes, predictability, and teleology are viewed by a practicing biologist. *Science* 134:1501–1506.
- McClure, M. F., J. A. Bissonette, and M. R. Conover. 2005. Migratory strategies, fawn recruitment, and winter habitat use by urban and rural mule deer (*Odocoileus hemionus*). *European Journal of Wildlife Research* 51:170–177.
- 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. 1994. What do herd composition counts tell us? *Wildlife Society Bulletin* 22:295–300.
- 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.
- McDonald, T. L., and G. C. White. 2010. A comparison of regression models for small counts. *Journal of Wildlife Management* 74:514–521.
- McLeod, S. R. 1997. Is the concept of carrying capacity useful in variable environments? *Oikos* 79:529–542.
- McLoughlin, P. D., T. Coulson, and T. Clutton-Brock. 2008. Cross-generational effects of habitat and density on life history in red deer. *Ecology* 89:3317–3326.
- Mech, L. D. 2008. Precision of descriptors for percent marrow fat content for white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*. *Canadian Field-Naturalist* 122:273–273.
- Mech, L. D., M. E. Nelson, and R. E. McRoberts. 1991. Effects of maternal and grandmaternal nutrition on deer mass and vulnerability to wolf predation. *Journal of Mammalogy* 72:146–151.
- Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology* 75:478–488.
- Metcalf, C. J., and S. Pavard. 2007. Why evolutionary biologists should be demographers. *Trends in Ecology and Evolution* 22:205–212.
- Middleton, A. D., M. J. Kauffman, D. E. McWhirter, J. G. Cook, R. C. Cook, A. A. Nelson, M. D. Jimenez, and R. W. Klaver. 2013a. Animal migration amid shifting patterns of predation and phenology: lessons from a Yellowstone elk herd. *Ecology* 94:1245–1256.
- Middleton, A. D., M. J. Kauffman, D. E. McWhirter, R. C. Cook, J. G. Cook, M. D. Jimenez, S. E. Albeke, H. Sawyer, and P. J. White. 2013b. Linking antipredator behavior to prey demography reveals the limited risk effects of an actively hunting large carnivore. *Ecology Letters* 16:1023–1030.
- Middleton, A. D., T. A. Morrison, J. K. Fortin, C. T. Robbins, K. M. Proffitt, P. J. White, D. E. McWhirter, T. M. Koel, D. G. Brimeyer, W. S. Fairbanks, and M. J. Kauffman. 2013c. Grizzly bear predation links the loss of native trout to the demography of migratory elk in Yellowstone. *Proceedings of the Royal Society B* 280:20130870.
- Moen, A. N. 1978. Seasonal changes in heart rates, activity, metabolism, and forage intake of white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 42:715–738.
- Monteith, K. B., K. L. Monteith, R. T. Bowyer, D. M. Leslie, Jr., and J. A. Jenks. 2014. Reproductive effects on fecal nitrogen as an index of diet quality: an experimental assessment. *Journal of Mammalogy* 95 (in press).
- Monteith, K. L., V. C. Bleich, T. R. Stephenson, B. M. Pierce, M. M. Conner, R. W. Klaver, and R. T. Bowyer. 2011. Timing of seasonal migration in mule deer: effects of climate, plant phenology, and life-history characteristics. *Ecosphere* 2art 47.
- 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., C. L. Sexton, J. A. Jenks, and R. T. Bowyer. 2007. Evaluation of techniques for categorizing group membership of white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 71:1712–1716.
- 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.
- Moore, T. D., L. E. Spence, and C. E. Dugnolle. 1997. Identification of dorsal guard hairs on some mammals of Wyoming. Wyoming Game and Fish Department, Cheyenne, USA.
- Morales, J. M., P. R. Moorcroft, J. Matthiopoulos, J. L. Frair, J. G. Kie, R. A. Powell, E. H. Merrill, and D. T. Haydon. 2010. Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:2289–2301.
- Morellet, N., J.-M. Gaillard, A. J. M. Hewison, P. Ballon, Y. Boscardin, P. Duncan, F. Klein, and D. Maillard. 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology* 44:634–643.
- Musante, A. R., P. J. Pekins, and D. L. Scarpitti. 2010. Characteristics and dynamics of a regional moose *Alces alces* population in the northeastern United States. *Wildlife Biology* 16:185–204.
- Mysterud, A., K. H. Roed, O. Holand, N. G. Yoccoz, and M. Nieminen. 2009. Age-related gestation length adjustment in a large iteroparous mammal at northern latitude. *Journal of Animal Ecology* 78:1002–1006.
- Neiland, K. A. 1970. Weight of dried marrow as indicator of fat in caribou femurs. *Journal of Wildlife Management* 34:904–907.
- Nelson, M. E., and L. D. Mech. 1990. Weights, productivity, and mortality of old white-tailed deer. *Journal of Mammalogy* 71:689–691.
- Neter, J., M. H. Kutner, C. J. Nachtsheim, and W. Wasserman. 1996. Applied linear statistical models. Fourth edition. WCB McGraw-Hill, Boston, Massachusetts, USA.
- Norris, D. R. 2005. Carry-over effects and habitat quality in migratory populations. *Oikos* 109:178–186.
- Nussey, D. H., T. Coulson, D. Delorme, T. H. Clutton-Brock, J. M. Pemberton, M. Festa-Bianchet, and J.-M. Gaillard. 2011. Patterns of body mass senescence and selective disappearance differ among three species of free-living ungulates. *Ecology* 92:1936–1947.
- Nussey, D. H., T. Coulson, M. Festa-Bianchet, and J.-M. Gaillard. 2008. Measuring senescence in wild animal populations: towards a longitudinal approach. *Functional Ecology* 22:393–406.
- Nussey, D. H., L. E. Kruuk, A. Morris, and T. H. Clutton-Brock. 2007. Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. *Current Biology* 17:R1000–R1001.
- Ozoga, J. J., and R. K. Clute. 1988. Mortality rates of marked and unmarked fawns. *Journal of Wildlife Management* 52:549–551.
- Page, B. D., and H. B. Underwood. 2006. Comparing protein and energy status of winter-fed white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* 34:716–724.
- Parker, K. L., P. S. Barboza, and M. P. Gillingham. 2009. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Functional Ecology* 23:57–69.
- Parker, K. L., P. S. Barboza, and T. R. Stephenson. 2005. Protein conservation in female caribou (*Rangifer tarandus*): effects of decreasing diet quality during winter. *Journal of Mammalogy* 86:610–622.
- Parker, K. L., M. P. Gillingham, T. A. Hanley, and C. T. Robbins. 1993. Seasonal patterns in body-mass, body-composition, and water transfer rates of free-ranging and captive black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitkensis*) in Alaska. *Canadian Journal of Zoology* 71:1397–1404.
- Pekins, P. J., K. S. Smith, and W. W. Mautz. 1998. The energy cost of gestation in white-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology* 76:1091–1097.
- Pettorelli, N., T. Coulson, S. M. Durant, and J.-M. Gaillard. 2011. Predation, individual variability and vertebrate population dynamics. *Oecologia* 167:305–314.
- Pettorelli, N., S. Dray, J. M. Gaillard, D. Chessel, P. Duncan, A. Illius, N. Guillon, F. Klein, and G. Van Laere. 2003. Spatial variation in springtime food resources influences the winter body mass of roe deer fawns. *Oecologia* 137:363–369.
- Pettorelli, N., J.-M. Gaillard, G. Van Laere, P. Duncan, P. Kjellander, O. Liberg, D. Delorme, and D. Maillard. 2002. Variations in adult body mass in roe deer: the effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings of the Royal Society B* 269:747–753.
- Pettorelli, N., F. Pelletier, A. von Hardenberg, M. Festa-Bianchet, and S. D. Côté. 2007. Early onset of vegetation growth vs rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* 88:381–390.
- Piasecke, J. R., and L. C. Bender. 2009. Relationships between nutritional condition of adult females and relative carrying capacity for Rocky Mountain elk. *Rangeland Ecology and Management* 62:145–152.
- Pierce, B. M., V. C. Bleich, and R. T. Bowyer. 2000. Selection of mule deer by mountain lions and coyotes: effects of hunting style, body size, and reproductive status. *Journal of Mammalogy* 81:462–472.
- 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.
- Pierce, B. M., V. C. Bleich, J. D. Wehausen, and R. T. Bowyer. 1999. Migratory patterns of mountain lions: implications for social regulation and conservation. *Journal of Mammalogy* 80:986–992.



- Pierce, B. M., R. T. Bowyer, and V. C. Bleich. 2004. Habitat selection by mule deer: forage benefits or risk of predation? *Journal of Wildlife Management* 68:533–541.
- Pojar, T. M., and D. C. Bowden. 2004. Neonatal mule deer fawn survival in west-central Colorado. *Journal of Wildlife Management* 68:550–560.
- Pollock, K. H., S. R. Winterstein, and M. J. Conroy. 1989. Estimation and analysis of survival distributions for radio-tagged animals. *Biometrics* 45:99–109.
- Post, E., C. Pedersen, C. C. Wilmsers, and M. C. Forchhammer. 2008. Warming, plant phenology and the spatial dimension of trophic mismatch for large herbivores. *Proceedings of the Royal Society B* 275:2005–2013.
- Post, E., N. C. Stenseth, R. Langvatn, and J. M. Fromentin. 1997. Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. *Proceedings of the Royal Society B* 264:1317–1324.
- Powell, R. A. 2001. Who limits whom: predators or prey? *Endangered Species Update* 18:98–102.
- Proaktor, G., T. Coulson, and E. J. Milner-Gulland. 2008. The demographic consequences of the cost of reproduction in ungulates. *Ecology* 89:2604–2611.
- Pyare, S., S. Cain, D. Moody, C. Schwartz, and J. Berger. 2004. Carnivore recolonisation: reality, possibility and a non-equilibrium century for grizzly bears in the southern Yellowstone ecosystem. *Animal Conservation* 7:71–77.
- Rachlow, J. L., and R. T. Bowyer. 1991. Interannual variation in timing and synchrony of parturition in Dall's sheep. *Journal of Mammalogy* 72:487–492.
- Rachlow, J. L., and R. T. Bowyer. 1994. Variability in maternal-behavior by Dall's sheep: environmental tracking or adaptive strategy? *Journal of Mammalogy* 75:328–337.
- Raithel, J. D., M. J. Kauffman, and D. H. Pletscher. 2007. Impact of spatial and temporal variation in calf survival on the growth of elk populations. *Journal of Wildlife Management* 71:795–803.
- Ratcliffe, P. R. 1980. Bone-marrow fat as an indicator of condition in roe deer. *Acta Theriologica* 25:333–340.
- Raubenheimer, D., and C. Boggs. 2009. Nutritional ecology, functional ecology and Functional Ecology. *Functional Ecology* 23:1–3.
- Robbins, C. T., and B. L. Robbins. 1979. Fetal and neonatal growth-patterns and maternal reproductive effort in ungulates and sub-ungulates. *American Naturalist* 114:101–116.
- Robinette, W. L., C. H. Baer, R. E. Pillmore, and C. E. Knittle. 1973. Effects of nutritional change on captive mule deer. *Journal of Wildlife Management* 37:312–326.
- Robinette, W. L., and J. S. Gashwiler. 1950. Breeding season, productivity, and fawning period of the mule deer in Utah. *Journal of Wildlife Management* 14:457–469.
- Rowell, J. E., and M. P. Shipka. 2009. Variation in gestation length among captive reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*). *Theriogenology* 72:190–197.
- Sadler, R. M. F. S. 1980. Milk-yield of black-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 44:472–478.
- Sadler, R. M. F. S. 1982. Energy-consumption and subsequent partitioning in lactating black-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology* 60:382–386.
- Salwasser, H., S. A. Holl, and G. A. Ashcraft. 1978. Fawn production and survival in the North Kings River deer herd. *California Fish and Game* 64:38–52.
- Sams, M. G., R. L. Lochmiller, E. C. Hellgren, M. E. Payton, and L. W. Varner. 1995. Physiological responses of neonatal white-tailed deer reflective of maternal dietary protein intake. *Canadian Journal of Zoology* 73:1928–1936.
- Sams, M. G., R. L. Lochmiller, C. W. Qualls, and D. M. Leslie, Jr. 1998. Sensitivity of condition indices to changing density in a white-tailed deer population. *Journal of Wildlife Diseases* 34:110–125.
- 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.
- Sand, H. 1996. Life history patterns in female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologia* 106:212–220.
- Sand, H., and G. Cederlund. 1996. Individual and geographical variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*). *Canadian Journal of Zoology* 74:954–964.
- Sawyer, H., and M. J. Kauffman. 2011. Stopover ecology of a migratory ungulate. *Journal of Animal Ecology* 80:1078–1087.
- Sawyer, H., M. J. Kauffman, and R. M. Nielson. 2009. Influence of well pad activity on winter habitat selection patterns of mule deer. *Journal of Wildlife Management* 73:1052–1061.
- Schaub, M., and J. D. Lebreton. 2004. Testing the additive versus the compensatory hypothesis of mortality from ring recovery data using a random effects model. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:73–85.
- 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.
- Schwartz, C. C., and K. J. Hundertmark. 1993. Reproductive characteristics of Alaskan moose. *Journal of Wildlife Management* 57:454–468.
- Scott, I. C., G. W. Asher, J. A. Archer, and R. P. Littlejohn. 2008. The effect of conception date on gestation length of red deer (*Cervus elaphus*). *Animal Reproduction Science* 109:206–217.
- Seber, G. A. F. 1982. The estimation of animal abundance and related parameters. Macmillan, New York, New York, USA.
- Servanty, S., R. Choquet, E. Baubet, S. Brandt, J.-M. Gaillard, M. Schaub, C. Toigo, J.-D. Lebreton, M. Buoro, and O. Gimenez. 2010. Assessing whether mortality is additive using marked animals: a Bayesian state-space modeling approach. *Ecology* 91:1916–1923.
- Shuman, B. 2011. Recent Wyoming temperature trends, their drivers, and impacts in a 14,000-year context. *Climatic Change* 112:429–447.
- Sinclair, A. R. E. 1983. The function of distance movements in vertebrates. Pages 240–258 in I. R. Swingl, and P. J. Greenwood, editors. *The ecology of animal movement*. Clarendon Press, Oxford, United Kingdom.
- Sinclair, A. R. E. 1991. Science and the practice of wildlife management. *Journal of Wildlife Management* 55:767–773.
- Sinclair, A. R. E., H. Dublin, and M. Borner. 1985. Population regulation of Serengeti wildebeest: a test of the food hypothesis. *Oecologia* 65:266–268.
- Sinclair, A. R. E., and C. J. Krebs. 2002. Complex numerical responses to top-down and bottom-up processes in vertebrate populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 357:1221–1231.
- Sinclair, A. R. E., S. Mduma, and J. S. Brashares. 2003. Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature* 425:288–290.
- Singer, F. J., A. Harting, K. K. Symonds, and M. B. Coughenour. 1997. Density dependence, compensation, and environmental effects on elk calf mortality in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management* 61:12–25.
- Skogland, T. 1985. The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *Journal of Animal Ecology* 54:359–374.
- Skogland, T. 1991. What are the effects of predators on large ungulate populations? *Oikos* 61:401–411.
- Smith, D. W., E. E. Bangs, J. K. Oakleaf, C. Mack, J. Fontaine, D. Boyd, M. Jimenez, D. H. Pletscher, C. C. Niemeyer, T. J. Meier, D. R. Stahler, J. Holyan, V. J. Asher, and D. L. Murray. 2010. Survival of colonizing wolves in the northern Rocky Mountains of the United States, 1982–2004. *Journal of Wildlife Management* 74:620–634.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life-histories. Oxford University Press, Oxford, London.
- Stephens, P. A., I. L. Boyd, J. M. McNamara, and A. I. Houston. 2009. Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90:2057–2067.
- Stephenson, T. R., V. C. Bleich, B. M. Pierce, and G. P. Mulcahy. 2002. Validation of mule deer body composition using in vivo and post-mortem indices of nutritional condition. *Wildlife Society Bulletin* 30:557–564.
- Stephenson, T. R., K. J. Hundertmark, C. C. Schwartz, and V. Van Ballenberghe. 1998. Predicting body fat and body mass in moose with ultrasonography. *Canadian Journal of Zoology* 76:717–722.
- Stephenson, T. R., J. W. Testa, G. P. Adams, R. G. Sasser, C. C. Schwartz, and K. J. Hundertmark. 1995. Diagnosis of pregnancy and twinning in moose by ultrasonography and serum assay. *Alces* 31:167–172.
- 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.
- Storer, T. I., and L. P. Tevis, Jr. 1955. The California grizzly. University of California Press, Berkeley, USA.
- Storer, T. I., R. L. Usinger, and D. Lukas. 2004. Sierra Nevada natural history. University of California Press, Berkeley, USA.
- Strickland, B. K., S. Demarais, and P. D. Gerard. 2008. Variation in mass and lactation among cohorts of white-tailed deer *Odocoileus virginianus*. *Wildlife Biology* 14:263–271.
- Swift, P. K., V. C. Bleich, T. R. Stephenson, A. E. Adams, B. J. Gonzales, B. M. Pierce, and J. P. Marshal. 2002. Tooth extraction from live-captured mule deer in the absence of chemical immobilization. *Wildlife Society Bulletin* 30:253–255.

- Swihart, R. K., H. P. Weeks, A. L. Easter-Pilcher, and A. J. DeNicola. 1998. Nutritional condition and fertility of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) from areas with contrasting histories of hunting. *Canadian Journal of Zoology* 76:1932–1941.
- Sæther, B. E., S. Engen, F. Filli, R. Aanes, W. Schroder, and R. Andersen. 2002. Stochastic population dynamics of an introduced Swiss population of the ibex. *Ecology* 83:3457–3465.
- Taillon, J., V. Brodeur, M. Festa-Bianchet, and S. D. Côté. 2012. Is mother condition related to offspring condition in migratory caribou (*Rangifer tarandus*) at calving and weaning? *Canadian Journal of Zoology* 90:393–402.
- Taillon, J., and S. D. Côté. 2006. The role of previous social encounters and body mass in determining social rank: an experiment with white-tailed deer. *Animal Behaviour* 72:1103–1110.
- Testa, J. W. 2002. Does predation on neonates inherently select for earlier births? *Journal of Mammalogy* 83:699–706.
- Testa, J. W. 2004. Population dynamics and life history trade-offs of moose (*Alces alces*) in south-central Alaska. *Ecology* 85:1439–1452.
- Testa, J. W., and G. P. Adams. 1998. Body condition and adjustments to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy* 79:1345–1354.
- Tollefson, T. N., L. A. Shipley, W. L. Myers, and N. Dasgupta. 2011. Forage quality's influence on mule deer fawns. *Journal of Wildlife Management* 75:919–928.
- Tollefson, T. N., L. A. Shipley, W. L. Myers, D. H. Keisler, and N. Dasgupta. 2010. Influence of summer and autumn nutrition on body condition and reproduction in lactating mule deer. *Journal of Wildlife Management* 74:974–986.
- Toribit, S. C., L. H. Carpenter, D. M. Swift, and A. W. Alldredge. 1985. Differential loss of fat and protein by mule deer during winter. *Journal of Wildlife Management* 49:80–85.
- 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.
- Unsworth, J. W., D. F. Pac, G. C. White, and R. M. Bartmann. 1999. Mule deer survival in Colorado, Idaho, and Montana. *Journal of Wildlife Management* 63:315–326.
- 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 Vuren, D., and M. P. Bray. 1986. Population dynamics of bison in the Henry Mountains, Utah. *Journal of Mammalogy* 67:503–511.
- Verbeke, G., and G. Molenberghs. 2000. Linear mixed models for longitudinal data. Springer-Verlag, New York, USA.
- Verme, L. J. 1962. Mortality of white-tailed deer fawns in relation to nutrition. Pages 15–38 in *Proceedings of the National White-tailed Deer Disease Symposium* University of Georgia, Athens, USA.
- Verme, L. J. 1965. Reproduction studies on penned white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 29:74–79.
- Verme, L. J. 1969. Reproductive patterns of white-tailed deer related to nutritional plane. *Journal of Wildlife Management* 33:881–887.
- Verme, L. J., and D. E. Ullrey. 1984. Physiology and nutrition. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania, USA.
- Villepique, J. T., B. M. Pierce, V. C. Bleich, and R. T. Bowyer. 2011. Diet of cougars (*Puma concolor*) following a decline in a population of mule deer (*Odocoileus hemionus*): lack of evidence for switching prey. *Southwestern Naturalist* 56:187–192.
- Wasley, T. 2004. Mule deer population dynamics: issues and influences. Nevada Department of Wildlife Biological, Bulletin No. 14, Reno, USA.
- Wasser, S. K., J. L. Keim, M. L. Taper, and S. R. Lele. 2011. The influences of wolf predation, habitat loss, and human activity on caribou and moose in the Alberta oil sands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9:546–551.
- White, G. C., P. Zager, and M. W. Gratson. 2010. Influence of predator harvest, biological factors, and landscape on elk calf survival in Idaho. *Journal of Wildlife Management* 74:355–369.
- White, G. C., and R. M. Bartmann. 1998. Effect of density reduction on overwinter survival of free-ranging mule deer fawns. *Journal of Wildlife Management* 62:214–225.
- White, G. C., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120–139.
- White, G. C., and B. C. Lubow. 2002. Fitting population models to multiple sources of observed data. *Journal of Wildlife Management* 66:300–309.
- White, G. C., and T. M. Shenk. 2001. Population estimation with radio-marked animals. Pages 329–350 in J. J. Millsbaugh, and J. M. Marzluff, editors. *Radio tracking and animal populations*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- White, P. J., R. A. Garrott, K. L. Hamlin, R. C. Cook, J. G. Cook, and J. A. Cunningham. 2011. Body condition and pregnancy in northern Yellowstone elk: evidence for predation risk effects? *Ecological Applications* 21:3–8.
- Whiting, J. C., R. T. Bowyer, J. T. Flinders, and D. L. Eggett. 2011. Reintroduced bighorn sheep: fitness consequences of adjusting parturition to local environments. *Journal of Mammalogy* 92:213–220.
- Whiting, J. C., K. M. Stewart, R. Terry Bowyer, and J. T. Flinders. 2009. Reintroduced bighorn sheep: do females adjust maternal care to compensate for late-born young? *European Journal of Wildlife Research* 56:349–357.
- Whittingham, M. J., P. A. Stephens, R. B. Bradbury, and R. P. Freckleton. 2006. Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology* 75:1182–1189.
- Yoccoz, N. G., J. D. Nichols, and T. Boulinier. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 16:446–453.
- 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.