Forçage descendant *vs.* forçage ascendant : preuves fournies par les pumas et les cerfs mulets

Journal of Mammalogy, 93(4):977–988, 2012

Top-down versus bottom-up forcing: evidence from mountain lions and mule deer

BECKY M. PIERCE, VERNON C. BLEICH, KEVIN L. MONTEITH,* AND R. TERRY BOWYER

Department of Biological Sciences, 921 South 8th Avenue, Stop 8007, Idaho State University, Pocatello, ID 83209, USA (BMP, VCB, KLM, RTB)
Sierra Nevada Bighorn Sheep Recovery Program, California Department of Fish and Game, 407 West Line Street, Bishop, CA 93514, USA (BMP)
Wildlife Investigations Laboratory, California Department of Fish and Game, 1701 Nimbus Road, Rancho Cordova, CA 95670, USA (VCB)

* *Correspondent: kmonteit@uwyo.edu*

Résumé

Nous avons étudié les pumas (*Puma concolor*) et les cerfs mulets (*Odocoileus hemionus*) vivant dans l'écosystème du Grand Bassin à Round Valley, en Californie, afin de tirer des conclusions sur la dynamique prédateur-proie. Notre objectif était d'évaluer le rôle relatif des forces descendantes et ascendantes sur les cerfs mulets dans ce système à prédateurs et proies **multiples**. Nous avons identifié une période de déclin (de 83%) des cerfs mulets (1984-1990), puis une période d'augmentation lente mais régulière (1991-1998). Pour les cerfs mulets, la présence de *Purshia tridentata* dans leur alimentation, la disponibilité par tête de *Purshia tridentata*, les indices de graisse rénale, les taux de fœtus (jeunes par femelle adulte), le poids des fœtus et la survie des adultes et des jeunes indiquaient que la période de déclin était typique d'une population de cerfs proche ou supérieure à la capacité de charge (*K*) de son environnement. Le nombre de pumas a également diminué, mais avec un décalage important. La période d'augmentation a été caractérisée par des cerfs présentant les caractéristiques d'une population inférieure à *K*, mais le taux de croissance fini ($\lambda = 1{,}10$) est resté inférieur à ce que l'on pourrait attendre d'une population rebondissant rapidement vers *K* ($\lambda = 1{,}15$-$1{,}21$) en l'absence de facteurs limitants. Les caractéristiques du cycle biologique étaient cohérentes avec le fait que la population de cerfs mulets était régulée par des **forces ascendantes** dues aux effets de l'environnement sur la disponibilité du fourrage par rapport à la densité de population ; **cependant**, la prédation, principalement par les pumas, a probablement été **additive** pendant la période d'augmentation et, par conséquent, les forces descendantes ont ralenti mais n'ont pas empêché la croissance de la population de cerfs mulets. Ces résultats indiquent que la disponibilité des ressources (processus ascendants) a un effet constant sur la dynamique des populations d'herbivores, mais que cette relation peut être modifiée par des effets descendants. **En effet**, les forces ascendantes et descendantes peuvent agir simultanément sur les populations et ne doivent donc pas être considérées comme une dichotomie stricte.

Mots clés : dépendance à la densité, limitation, puma, cerf mulet, nutrition, *Odocoileus hemionus*, prédation, *Puma concolor*, régulation, Sierra Nevada

INTRODUCTION

Les concepts de **forçage** descendant et ascendant sont au cœur du développement de la théorie écologique moderne (Hunter et Price 1992 ; Power 1992 ; Strong 1992). Ces processus influencent les cascades trophiques (Berger et al. 2001 ; Terborgh et al. 2001, 2006), la structure et le fonctionnement des écosystèmes (McNaughton 1977 ; Molvar et al. 1993), la biodiversité (Jacobs et Naiman 2008 ; Ripple et Beschta 2008 ; Stewart et al. 2009) et la conservation des espèces rares ou menacées (Aaltonen et al. 2009). Les grands mammifères herbivores et leurs prédateurs sont importants pour l'étude des relations descendantes et ascendantes, car les théories développées à partir des petits animaux peuvent ne pas s'appliquer aux grands (Caughley et Krebs 1983 ; Sinclair et Krebs 2002).

Les mécanismes dépendants de la densité jouent un rôle important dans la dynamique des populations de grands herbivores (Boyce 1989 ; Kie et al. 2003 ; McCullough 1979 ; Stewart et al. 2005). La qualité du régime alimentaire et les dimensions de la niche varient en fonction de la densité de population (Kie et Bowyer 1999 ; Mobak et al. 2009 ; Nicholson et al. 2006 ; Stewart et al. 2011), et les caractéristiques du cycle biologique des grands herbivores sont fortement influencées par la dépendance à la densité (Fowler 1981 ; McCullough 1999). Le degré de limitation des ressources (proximité de la capacité de charge [*K*]) détermine l'importance relative des influences descendantes et ascendantes sur la dynamique des populations (Bowyer et al. 2005 ; Kie et al. 2003). La définition classique de *K* est le moment où une population est en **équilibre** avec son environnement (Caughley 1977 ; McCullough 1979). Nous élargissons cette définition pour inclure la capacité à long terme d'un environnement particulier à soutenir des populations viables de grands herbivores, dans lequel la population fluctue autour d'un point d'équilibre moyen. Il peut toutefois y avoir des changements directionnels dans *K* en raison de changements environnementaux à long terme (Kie et al. 2003).

Les termes « limitation » et « régulation » font l'objet d'un débat considérable (Berryman 2004 ; White 2007) ; nous soutenons que tous les facteurs de mortalité sont limitatifs, mais que seuls ceux qui entraînent une rétroaction dépendante de la densité sont régulateurs. Les populations d'herbivores proches de *K* se caractérisent par le fait que les femelles tentent de produire plus de petits que le nombre pouvant être recrutés avec succès dans la population (Bartmann et al. 1992 ; McCullough 1979), ce qui entraîne une mortalité due aux prédateurs qui est principalement **compensatoire** (c'est-à-dire que la population de proies reste proche de *K*) - la population est limitée par la prédation, mais régulée par des facteurs dépendants de la densité associés à *K*. **À l'inverse**, dans les populations éloignées de *K*, les tentatives de recrutement de jeunes peuvent être plus fructueuses si la prédation est réduite, car les ressources ne sont pas limitantes ; dans de telles situations, la mortalité due à la prédation tend à être **additive** : la population n'est pas limitée par les ressources, mais régulée par la prédation. Nous soutenons que les informations sur les taux de mortalité ou les taux de prédation (Vucetich et al. 2011) sont moins significatives que les données concernant les caractéristiques du cycle biologique des ongulés pour comprendre la dynamique prédateur-proie, en raison des différences dans les conséquences de la mortalité en fonction de la proximité de la population de proies par rapport à *K*.

Les études à long terme nécessaires pour comprendre ces relations prédateur-proie complexes chez les grands mammifères sont rares, bien qu'il existe plusieurs exemples (Jedrzejewska et Jedrzejewski 2005 ; Vucetich et al. 2002). **Néanmoins**, les facteurs qui sous-tendent la dynamique des grands herbivores continuent de faire l'objet de débats, en particulier le rôle que jouent les grands prédateurs dans les taux vitaux et la démographie (Frank 2008 ; Terborgh et Estes 2010 ; Terborgh et al. 2006). Le manque de compréhension du rôle des contraintes descendantes dans les systèmes écologiques résultant de la disparition des grands prédateurs apicaux (Estes et al. 2011) et l'accent mis sur les prédateurs dans de nombreux modèles prédateur-proie (Bowyer et al. 2005 ; Person et al. 2001) ont probablement entravé notre compréhension des processus descendants et ascendants pour ces grands mammifères.

Le développement théorique et le débat sur les effets des contraintes descendantes et ascendantes sur les grands herbivores ont largement commencé avec l'hypothèse « le monde est vert » ou Hairston, Smith et Slobodkin (Hairston et al. 1960), qui prédisait que les herbivores étaient rarement limités par la nourriture et étaient donc régulés par la prédation. À l'appui de cette **hypothèse**, les effets en cascade de l'absence de grands prédateurs sont bien documentés (Estes et al. 2011 ; Ripple et Beschta 2006, 2008 ; Terborgh et Estes 2010 ; Terborgh et al. 2006), et dans les systèmes à prédateurs multiples et proies multiples, la prédation peut réguler les proies à de faibles densités par rapport à *K* (Bowyer et al. 1998 ; Dale et al. 1994 ; Gasaway et al. 1992 ; Van Ballenberghe et Ballard 1994). **Néanmoins**, la présence de prédation n'équivaut pas nécessairement à une régulation descendante ; le degré de prédation et l'interaction entre la population d'herbivores et son approvisionnement alimentaire déterminent le potentiel de régulation descendante (Bartmann et al. 1992 ; Bowyer et al. 2005. **Cependant**, évaluer les forces relatives des contraintes descendantes et ascendantes sur la régulation des populations a une plus grande valeur théorique que de débattre de la force qui opère, car les deux processus peuvent se produire simultanément (Bowyer et al. 2005 ; Boyce et Anderson 1999 ; Hunter et Price 1992).

Nous avons utilisé un ensemble de données à long terme sur les pumas (*Puma concolor*) et les cerfs mulets (*Odocoileus hemionus*) qui habitaient un écosystème du Grand Bassin pour évaluer les influences relatives des forces descendantes et ascendantes, car la dynamique **changeante** de ce système prédateur-proie a permis d'obtenir des informations uniques sur le rôle des grands carnivores dans la régulation de leurs proies ongulées. Nous avons formulé nos prédictions sur la base d'un modèle conceptuel des caractéristiques du cycle biologique des grands herbivores proposé par Bowyer et al. (2005 ; Tableau 1). Dans les populations de cerfs mulets régulées par des **contraintes descendantes**, la population serait maintenue loin de *K*, la mortalité serait principalement additive, la compétition intraspécifique serait réduite et les individus auraient un régime alimentaire plus nutritif, ce qui se traduirait par une meilleure condition physique et, par conséquent, des taux de reproduction et de survie plus élevés. **À l'inverse**, dans les populations régulées par un **forçage ascendant**, les animaux seraient à *K* ou près de *K*, la mortalité serait largement compensatoire, la compétition intraspécifique serait intensifiée et un régime alimentaire moins nutritif conduirait à une mauvaise condition physique et, par conséquent, à des taux de reproduction plus faibles et à une survie réduite (Tableau 1). En l'absence de la dichotomie susmentionnée, un certain degré de limitation nutritionnelle et les effets de la prédation peuvent coexister, en particulier à des densités intermédiaires par rapport à *K*.

TABLEAU 1. Caractéristiques du cycle biologique, mesures de la condition physique et taux vitaux des grands herbivores, y compris les prévisions testées dans cette étude sur la base de populations caractérisées par une pression descendante exercée par les grands carnivores ou une pression ascendante due à des limitations nutritionnelles (adapté de Bowyer et al. [2005])

Life-history characteristic	Top-down forcing	Bottom-up forcing	Predictions tested in this study
Physical condition of adult females	Better	Poorer	Yes
Pregnancy rate of adult females	Higher	Lower	Yes
Fetal rate	Higher	Lower	Yes
Weight of neonates	Heavier	Lighter	Yes
Mortality of young	Additive	Compensatory	Yes
Diet quality	Higher	Lower	Yes
Pause in annual production by adult females	Less likely	More likely	No
Yearlings pregnant	Usually	Seldom	No
Corpora lutea counts of adult females	Higher	Lower	No
Age at 1st reproduction for females	Younger	Older	No
Age at extensive tooth wear	Older	Younger	No

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

Round Valley (37°24'N, 118°34'W), située à l'est de la Sierra Nevada en Californie, est **l'aire d'hivernage** d'une population migratrice de cerfs mulets et des pumas qui les chassent (Kucera 1992 ; Monteith et al. 2011 ; Pierce et al. 1999). Les cerfs mulets qui peuplent cet écosystème du Grand Bassin sont la proie principale des pumas (Bleich et al. 2006 ; Pierce et al. 2000*b*, 2004 ; Villepique et al. 2011). Les précipitations annuelles dans la région étaient très variables, allant de 5,3 à 25,2 cm. Les précipitations étaient fortement saisonnières, environ 72% d'entre elles se produisant entre novembre et mars, et les températures mensuelles moyennes variaient entre 0°C et 16°C.

Le type de végétation prédominant dans la Round Valley est la steppe à armoise (Pierce et al. 2004), qui comprend des peuplements d'armoise (*Artemisia tridentata*), de d'armoise amère (*Purshia tridentata)* et de buissons à lapin (*Chrysothamnus nauseosus)* ; des parcelles de buisson noir (*Coleogyne ramosissima*) et de thé mormon (*Ephedra nevadensis*) étaient également courantes. Les plantes herbacées, qui n'étaient généralement pas disponibles pour les cerfs en hiver, comprenaient *Eriogonum kennedyi* et *Lomatium* sp. Les graminées courantes étaient *Stipa speciosa, Oryzopsis hymenoides, Sitanion jubatum, Sitanion hystrix* et *Bromus tectorum. Salix* spp., *Rosa* spp. et *Betula occidentalis* étaient présentes dans les zones riveraines (Kucera 1988).

La plupart des cerfs mulets qui habitaient la vallée de Round Valley pendant l'hiver migraient vers les hautes altitudes (> 2 500 m) du côté ouest de la Sierra Nevada (Kucera 1992 ; Monteith et al. 2011 ; Pierce et al. 1999), où ils se nourrissaient d'un fourrage de haute qualité pendant l'été (Kucera 1997). Les aires de répartition estivales étaient caractérisées par des prairies de haute montagne associées à une variété d'espèces de conifères, notamment le pin de Jeffrey (*Pinus jeffreyi*) et le pin tordu (*P. contorta*). Les cerfs restaient dans leur aire de répartition estivale jusqu'à l'automne, lorsque les tempêtes hivernales les poussaient vers l'est, au-delà de la crête de la Sierra, et vers le bas, jusqu'au fond de la vallée (Monteith et al. 2011). La population de cerfs mulets hivernant dans la vallée de Round Valley a diminué de façon constante, passant d'environ 6 000 animaux (66 cerfs/km²) en 1985 (Kucera 1988) à 939 (10 cerfs/km²) en 1991. Par la suite, la population de cerfs est remontée à 2 165 (24 cerfs/km²) en janvier 1999 (Fig. 1). Le déclin des cerfs était lié à 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.

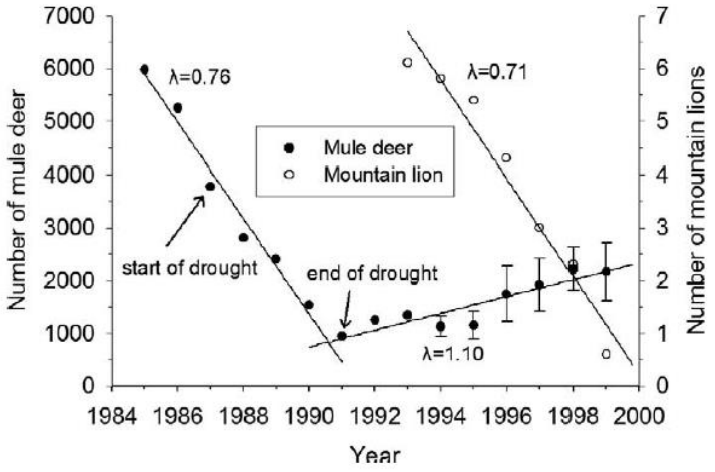


FIG. 1. Phases de la trajectoire démographique du cerf mulet (*Odocoileus hemionus*) définies par régression par morceaux, 1985-1999, et trajectoire démographique du puma (*Puma concolor*), 1993-1999, pendant l'hiver à Round Valley, en Californie. Les barres d'erreur pour la population de cerfs de 1994 à 1999 correspondent à des intervalles de confiance de 95%. Adapté de Bowyer et al. (2005)

Au cours de l'hiver 1984, les chasseurs ont abattu 200 cerfs mulets femelles (environ 3,3% de la population) dans la moitié nord de la zone d'étude (Kucera 1988). Une chasse sportive limitée aux cerfs mulets mâles a eu lieu pendant l'automne au cours de toutes les années de notre étude. La chasse dans l'aire de répartition hivernale de Round Valley a permis de capturer environ 15 mâles par an, mais le nombre de cerfs mulets mâles capturés dans l'aire de répartition estivale était difficile à estimer, car les cerfs de Round Valley se mélangeaient à ceux d'autres populations. **Néanmoins**, la capture limitée de mâles aurait eu une influence négligeable sur la dynamique des populations de cerfs (Kie et al. 2003 ; McCullough 1979, 2001). Aucune chasse sportive au puma n'a eu lieu pendant notre étude, et les pumas n'étaient abattus que s'ils s'attaquaient à des animaux domestiques ou au bétail (prédation), aux mouflons de la Sierra Nevada (*Ovis canadensis sierrae*), une espèce menacée, ou s'ils représentaient une menace pour la sécurité humaine (Torres et al. 1996), une politique en vigueur depuis plus d'une décennie avant le début de notre enquête.

Collecte de données

Dans de nombreux cas, nous avons utilisé les résultats d'études antérieures (Kucera 1988, 1991, 1997) combinés à nos données pour évaluer les caractéristiques de cette population de cerfs mulets pendant une phase de déclin et la phase d'augmentation qui a suivi. Nous avons testé les différences dans l'alimentation des cerfs (pourcentage de bitterbrush), la disponibilité par habitant de bitterbrush, la condition physique (**indice de graisse rénale** [KFI]), le taux de fœtus (jeunes par femelle adulte), le poids des fœtus, la survie des jeunes et la survie des adultes pendant les périodes de déclin et d'augmentation de la population de cerfs. Nous avons également déterminé les causes de mortalité et estimé la taille des populations de cerfs mulets et de pumas.

Nous avons utilisé des analyses microhistologiques des crottes (Sparks et Malechek 1968) et la digestibilité des fourrages (Pierce et al. 2004) obtenues chaque mois pendant l'hiver pour indexer le pourcentage de bitterbrush présent dans l'alimentation des cerfs mulets du nord (n = 10 groupes) et du sud (n = 10 groupes) de la zone d'étude. Nous avons collecté uniquement des crottes fraîches (≤ jour) et avons composé des échantillons par zone chaque

mois. L'identification microhistologique des fragments de plantes a été réalisée au laboratoire d'analyse de la composition, à Fort Collins, dans le Colorado.

La **croissance annuelle** actuelle (longueur des pousses) du bitterbrush a été échantillonnée chaque année le long de 5 ou 6 transects à l'automne pendant la plupart des années par le personnel du Bureau of Land Management des États-Unis. La longueur des pousses terminales a été mesurée à partir de ≥6 verticilles ≤1,5 m au-dessus du sol sur 5 plantes sélectionnées au hasard le long de chaque transect. Toutes les pousses terminales de l'année en cours de chaque verticille ont été mesurées jusqu'à ce qu'un minimum de 20 pousses terminales par plante ait été mesuré.

Nous avons collecté 20 cerfs mulets femelles chaque année en mars 1991-1995, en suivant les méthodes décrites par Kucera (1997). Nous avons essayé de ne tirer que des cerfs femelles adultes, qui ont été sélectionnés au hasard dans toute la zone d'étude, et leur âge, leur poids, leur condition physique et leur taux de fœtus ont été enregistrés. Bien que nous ayons essayé de ne collecter que des femelles adultes (≥ 2 ans), quelques femelles d'un an ont été collectées, mais les différences de taux de gestation et de fœtus entre les adultes et les jeunes d'un an ont été prises en compte dans les analyses ultérieures. Nous avons utilisé un rein de chaque cerf pour déterminer leur condition physique à l'aide du KFI (Riney 1955). Nous avons enregistré le poids des fœtus (± 1 g), mais uniquement celui du plus lourd s'il y en avait plusieurs (Kucera 1988).

Nous avons utilisé un hélicoptère et un fusil à filet (Krausman et al. 1985) pour capturer des cerfs mulets (217 femelles et 93 mâles) dans la Round Valley et nous leur avons mis des colliers émetteurs à très haute fréquence chaque hiver (~7% de la population) de 1993 à 1997. Nous avons réparti les colliers entre les mâles adultes et les femelles adultes proportionnellement à leur présence dans la population (1:3). **De plus**, nous avons capturé des jeunes (<1 an ; n = 113) au hasard et leur avons mis des colliers extensibles (Bleich et Pierce 1999). Nous avons intentionnellement évité de capturer des cerfs appartenant à des groupes qui comptaient des animaux équipés de colliers les années précédentes. Nous avons surveillé les cerfs équipés de colliers télémétriques 6 ou 7 fois par semaine pendant l'hiver afin de déterminer leur survie et les causes spécifiques de mortalité, et une fois par mois pendant l'été afin de déterminer leur survie.

Nous avons effectué des relevés héliportés chaque mois de janvier afin d'estimer la proportion de cerfs mulets mâles adultes, femelles adultes et jeunes (<1 an) dans l'aire de répartition hivernale et d'obtenir des informations sur la taille de la population. Des transects aériens ont été effectués avec 3 observateurs, et les transects s'étendaient sur toute l'aire de répartition hivernale jusqu'à une altitude où les traces de cerfs dans la neige n'étaient plus visibles.

Au cours des premières années (1984-1993), un décompte total des cerfs a été effectué (Kucera 1988) et aucune mesure de variance n'a pu être développée ; néanmoins, la tendance générale à la baisse puis à l'augmentation du nombre de cerfs était sans équivoque (Bowyer et al. 2005). Entre 1994 et 1999, nous avons utilisé des animaux équipés de colliers pour estimer la population de cerfs et les variances associées (Chapman 1951) ; nous avons utilisé

la télémétrie aérienne un jour avant chacune de ces enquêtes afin de déterminer le nombre de femelles adultes marquées dans la zone étudiée.

De 1994 à 1997, les cerfs mulets ont été examinés afin de détecter des signes de maladies susceptibles de provoquer un déclin marqué : brucellose (n = 538), rhinotrachéite infectieuse bovine (n = 416), parainfluenza-3 (n = 397), fièvre catarrhale ovine (n = 538), maladie hémorragique épizootique (n = 538), leptospirose (n = 532) et anaplasmose (n = 535). Ces données n'ont révélé aucun signe de pathogènes susceptibles d'avoir affecté la population. **De plus**, les résultats des autopsies (n = 194 cerfs) réalisées entre 1984 et 1996 n'ont révélé aucun signe de maladie en cours.

Entre novembre 1991 et avril 1999, nous avons utilisé des chiens et les techniques décrites par Davis et al. (1996) pour capturer 21 pumas adultes (12 femelles et 9 mâles) dans la Round Valley et leur avons équipé de colliers émetteurs à très haute fréquence. Nous avons mené des recherches régulières et intensives sur les pumas dans toute la zone d'étude entre 1991 et 1997, car ces grands félins sont capables de se disperser sur de longues distances (Thompson et Jenks 2010). Ces recherches intensives ont fourni des preuves solides que tous les pumas qui utilisaient régulièrement l'aire d'hivernage de Round Valley (c'est-à-dire qui y résidaient pendant plus de 30 jours) avaient été équipés de colliers émetteurs en 1993, et que les immigrants avaient été détectés et équipés de colliers dans le mois suivant leur arrivée dans l'aire d'hivernage. Des descriptions détaillées des recherches de pumas et de cerfs mulets tués par des prédateurs ont été fournies précédemment (Pierce et al. 1998, 2000*b*, 2004).

Nous avons déterminé le nombre moyen de pumas équipés d'un collier dans la zone d'étude lors de vols de télémétrie à intervalles hebdomadaires entre novembre et mars, et avons utilisé cette valeur pour indexer le nombre de pumas adultes dans l'aire d'hivernage chaque année. Nous avons exclu l'hiver 1991-1992, car nous avons capturé le premier puma en novembre 1991 et avons continué à capturer de nouveaux pumas non marqués dans la Round Valley jusqu'en novembre 1992, date à laquelle nous avions capturé 12 adultes. À partir de ce moment-là, notre capacité à détecter et à capturer de nouveaux pumas non marqués est restée constante d'une année à l'autre (Pierce et al. 2000*a*, 2000*b*).

Nous avons également évalué le nombre de permis de chasse délivrés pour les pumas afin de fournir des informations sur l'abondance annuelle des pumas avant 1992 ; toutefois, le nombre de permis délivrés ne représente pas le nombre de pumas tués. Nous avons supposé que les permis de destruction seraient positivement associés à l'abondance des pumas, car on s'attend à ce que les conflits augmentent à mesure que la densité des pumas augmente (Torres et al. 1996. Toutes les méthodes de recherche ont été approuvées par un comité indépendant chargé du soin et de l'utilisation des animaux à l'université d'Alaska Fairbanks, et étaient conformes aux directives publiées par l'American Society of Mammalogists pour la recherche sur les mammifères sauvages (Sikes et al. 2011).

Analyses

Nous avons estimé le nombre de cerfs nés dans l'aire de répartition estivale en multipliant les taux de fœtus en mars par le nombre estimé de femelles adultes dans la population. La survie des jeunes jusqu'à l'âge de 6 mois a été calculée à partir du nombre de jeunes estimés nés dans l'aire de répartition estivale et du nombre de ces jeunes arrivés dans l'aire de

répartition hivernale, sur la base des comptages de composition effectués au début de l'hiver (Bleich et al. 2006). La survie des cerfs adultes équipés de colliers émetteurs a été calculée à l'aide de l'estimateur de Kaplan-Meier (Pollock et al. 1989) et les proportions de mortalité par cause spécifique pendant l'hiver ont été déterminées selon Heisey et Fuller (1985).

Nous avons utilisé une régression par morceaux (Neter et al. 1990) pour définir les périodes de changement de population, bien qu'aucune estimation de la population n'ait été disponible pour 1990 ; nous avons donc utilisé une analyse de régression pour estimer la valeur de 1990 à utiliser dans les analyses ultérieures. Nous avons calculé le taux fini de croissance de la population (λ) comme le logarithme inverse de la pente de la régression sur le logarithme naturel de la taille de la population au fil du temps (Caughley 1977). Nous avons utilisé l'analyse de covariance (Neter et al. 1990), avec la date julienne des collectes comme covariable pour ajuster le poids des fœtus entre les années en fonction des dates de collecte. Nous avons développé un indice dépendant de la densité pour la disponibilité du bitterbrush comme indication du fourrage disponible pour les cerfs (longueur moyenne des tiges par cerf dans la population pendant l'hiver $\times$ 100) ; cet indice est influencé par les variations du nombre de pousses de bitterbrush au fil du temps par rapport à la densité de la population de cerfs.

Nous avons testé les effets des conditions météorologiques sur la disponibilité du fourrage et l'état des cerfs mulets, ainsi que les relations entre le régime alimentaire des cerfs, leur condition physique, leur reproduction et λ à l'aide de la corrélation de Spearman (r_s - Conover 1980). Nous avons également utilisé des « r_s » pour tester la relation entre la survie des jeunes dans les zones d'été et λ pour toutes les années regroupées, et pour les mêmes comparaisons pendant les périodes de déclin et d'augmentation de la population de cerfs. Les corrélations de rang de Spearman ne font aucune hypothèse sur la forme des relations entre les variables (Conover 1980) ; ainsi, les figures ne comprennent des lignes de meilleur ajustement que pour aider à interpréter ces relations.

Nous avons utilisé le test *U* de Mann-Whitney (Conover 1980) pour examiner les différences entre les températures moyennes de décembre à février, la longueur des tiges de l'armoise amère, l'indice de disponibilité de l'armoise amère, le pourcentage d'armoise amère dans l'alimentation, le KFI, les taux de fœtus, le poids des fœtus et la survie des jeunes et des adultes entre les périodes de déclin et d'augmentation de la population de cerfs. Nous avons maintenu un $\alpha = 0{,}05$ pour ces comparaisons, à l'exception des analyses où le KFI, le taux de fœtus et le poids des fœtus ont été obtenus à partir du même individu ; pour ces tests, nous avons corrigé l'erreur à l'échelle de l'expérience à l'aide d'une procédure séquentielle de Bonferroni (Rice 1989). Nous avons également utilisé cette correction pour les corrélations entre les variables météorologiques et les caractéristiques du cycle biologique des cerfs. Nous avons utilisé r_s pour comparer le nombre de permis de prédation délivrés avec notre indice d'abondance des pumas de 1993 à 1999, puis pour évaluer la relation entre l'abondance des cerfs et le nombre de permis de prédation délivrés pendant les deux phases de changement de population.

Nous avons utilisé un tableau de mortalité avec 3 classes d'âge (0, 1 et 2-12 ans) et les deux sexes combinés pour estimer la survie des adultes chaque année. Nous n'avons pas calculé

directement la survie des cerfs, car ces données n'étaient disponibles que pour 4 ans ; par souci de cohérence, nous avons utilisé l'analyse du tableau de mortalité pour calculer la survie pour toute la période d'étude. Nous avons utilisé les taux de fœtus corrigés pour l'ensemble de la population, la survie des jeunes dans les zones d'été et les deux estimations pour chaque année dans les analyses des tables de mortalité. Nous avons supposé que la survie des jeunes d'un an et des adultes était similaire, et la survie a été ajustée jusqu'à obtenir une valeur correspondant à la valeur observée pour une année donnée. La violation de cette hypothèse aurait eu des effets négligeables sur les taux de survie des adultes, car les jeunes d'un an représentaient une petite partie de la population par rapport aux adultes. Pour les jeunes d'un an, les taux de fœtus pendant la période de déclin ont été fixés à 0 ; nous avons utilisé des taux de fœtus de 0 pendant 1991-1993 et de 1 pendant 1994-1996, sur la base des données provenant des collectes de cerfs.

Les tables de mortalité supposent une distribution stable par âge et peuvent surestimer l'importance de la survie des adultes lorsque 2 est fixe (Bowyer et al. 1999 ; Caughley 1977 ; Eberhardt 1985) ; **cependant**, le calcul répété des paramètres sur une base annuelle a minimisé ce biais potentiel. **De plus**, nous n'avons pas utilisé cette analyse pour déterminer le rôle relatif de la survie des adultes sur la croissance de la population, mais uniquement pour comparer la survie entre deux périodes pour lesquelles elle a été estimée de la même manière. Ainsi, tout biais à la hausse dans l'importance de la survie des adultes n'aurait pas dû affecter nos résultats de manière significative.

Pour vérifier les prédictions concernant l'existence d'un forçage descendant ou ascendant dans cette population de cerfs mulets, nous avons utilisé diverses procédures statistiques, toutes axées sur une hypothèse similaire (Tableau 1). Nous avons donc combiné les probabilités issues de ces tests statistiques à l'aide de la méthode de Sokal et Rolf (1981) :

$$\chi 2 = -2 \sum lnP$$

avec $2k$ degrés de liberté, où k est le nombre de tests distincts. Nous reconnaissons que nos tests n'étaient pas totalement indépendants ; nous avons donc réduit l'alpha pour cette analyse à 0,02 (Bowyer et al. 2007). Les méta-analyses utilisant cette approche sont de plus en plus reconnues comme des outils précieux en écologie lorsque les probabilités utilisées dans les analyses se concentrent sur des hypothèses uniques (Amqvist et Wooster 1995 ; Osenberg et al. 1999).

RESULTATS

Prédation et trajectoire démographique

La régression par morceaux a permis d'identifier deux trajectoires démographiques pour le cerf mulet : une phase de déclin (1984-1990) et une phase d'augmentation (1991-1998 ; Fig. 1). La moitié de la population de cerfs de Round Valley pendant la sécheresse de la fin des années 1980 a connu un déclin marqué ($r^2 = 0,98$, $P < 0,001$), suivi d'une phase de croissance lente de la population ($r^2 = 0,82$, $P < 0,001$) dans les années 1990 (Fig. 1).

Le nombre moyen de pumas adultes vivant dans la vallée de Round Valley pendant l'hiver a diminué, passant de 6,1 pendant l'hiver 1992-1993 à 0,6 pendant l'hiver 1998-1999 ($r^2 = 0,95$, $P < 0,001$; Fig. 1). Au cours de cette période, nous avons recensé 20 décès de pumas équipés d'un collier émetteur : 10 mâles et 10 femelles. Les causes de mortalité comprenaient la

malnutrition (n = 3), la mort due à la prédation de moutons domestiques ou de mouflons de la Sierra Nevada (n = 6), les conflits intraspécifiques (n = 2), les abattages illégaux (n = 3), les collisions avec des véhicules (n = 1) et des causes indéterminées (n = 5). Sur les 6 pumas tués dans le cadre de permis de prédation, 3 étaient en **mauvaise** condition physique. La population de pumas a suivi la tendance à la baisse du nombre de cerfs mulets, mais avec un **décalage** d'environ 8 ans (sur la base des données de 1992 à 1999 ; Fig. 1). **En outre**, le nombre de permis de destruction était fortement corrélé à l'abondance des pumas de 1993 à 1999 (r^2 = 0,81, P = 0,027) ; ce résultat a confirmé que le nombre annuel de permis de destruction était un indice de l'abondance des pumas.

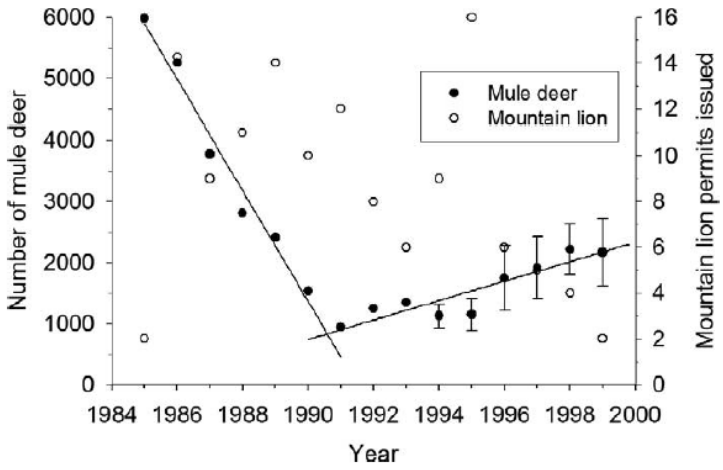


FIG. 2. Phases de la trajectoire démographique du cerf mulet (*Odocoileus hemionus*) et nombre de permis de chasse au puma (*Puma concolor*) délivrés dans les comtés d'Inyo et de Mono, 1985-1999, Round Valley, Californie. Les barres d'erreur pour la population de cerfs de 1994 à 1999 correspondent à des intervalles de confiance de 95%. Les permis de chasse étaient positivement corrélés au nombre de pumas présents à Round Valley et constituaient donc un indice fiable de l'abondance de cette espèce

Malgré le changement de direction de la trajectoire de la population de cerfs en 1991 (Fig. 1), et à l'exception d'une valeur aberrante en 1985, le nombre de permis de chasse délivrés pour les pumas a diminué entre 1986 et 1999 (Fig. 2). Avant 1985, alors que la population de cerfs était probablement élevée ou en augmentation, peu de permis annuels de destruction des pumas ont été délivrés entre 1972 et 1984 ($\bar{X}$ = 1,3, SE = 0,44). Pendant la phase de déclin de la population de cerfs, l'abondance des lions n'était pas liée au nombre de cerfs (r_s = 0,29, P = 0,27), même si le nombre de permis délivrés chaque année pour la destruction des lions était nettement plus élevé ($\bar{X}$ = 11,6, SE = 1,03).

L'augmentation du nombre de pumas abattus n'a eu aucun effet perceptible sur le déclin continu des cerfs mulets jusqu'en 1990 (Fig. 2), une tendance contraire aux prévisions si un effet de force descendante s'était produit. Après l'effondrement de la population de cerfs, le nombre de permis de chasse délivrés a continué à diminuer ($\bar{X}$ = 7,6, SE = 1,44), à l'exception de 1996, année où un nombre anormalement élevé de permis a été délivré (Fig. 2). **Néanmoins**, le nombre de permis de prédation délivrés était négativement corrélé à l'abondance des cerfs (r_s = -0,63, P = 0,069). La prédation par les pumas a été la cause la plus importante de mortalité des cerfs mulets pendant toutes les années (Fig. 3), à l'exception de 1998, où la prédation par les coyotes (*Canis latrans*) a dépassé celle des pumas.

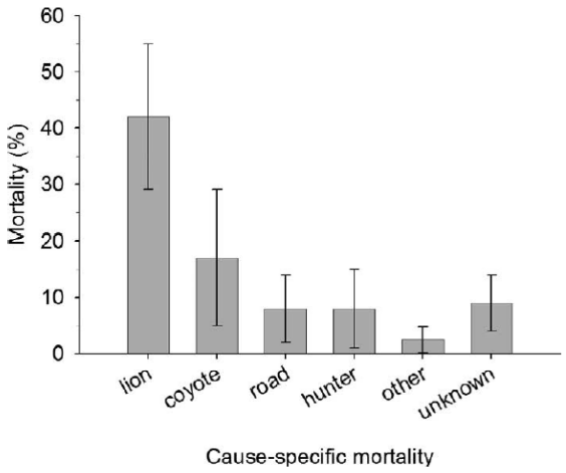


FIG. 3. Mortalité par cause spécifique (*n* = 115) chez le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*) pendant l'hiver dans la Round Valley, en Californie, pendant la phase ascendante, 1993-1998 (les barres d'erreur correspondent à des intervalles de confiance à 95%)

Régime alimentaire, état physique, reproduction et survie

La disponibilité par tête de l'armoise amère et le pourcentage d'armoise amère dans le régime alimentaire des cerfs mulets étaient significativement plus élevés pendant la période d'augmentation de la population que pendant la période de déclin (Tableau 2). Nous avons identifié une forte corrélation entre la longueur des pousses de l'armoise amère et la teneur totale en eau de la neige accumulée mesurée en avril (Fig. 4). Cette **corrélation** était positive pendant la période de déclin (r_s = 0,83, P = 0,010) et s'est affaiblie pendant la période d'augmentation (r_s = 0,43, P = 0,29). Une forte relation positive existait également entre la disponibilité par habitant du bitterbrush et l'état physique des cerfs (tel qu'indiqué par l'indice KFI) pendant la phase de déclin (r_s = 1,0, P < 0,001) ; cette relation s'est affaiblie pendant la phase d'augmentation (r_s = 0,2, P = 0,74). À mesure que le pourcentage de bitterbrush dans l'alimentation en mars passait de 2% à 10%, la condition physique (mesurée par l'indice KFI) des cerfs mulets augmentait de manière exponentielle et devenait asymptotique lorsque le bitterbrush représentait plus de 30% de leur alimentation (Fig. 5). La température moyenne hivernale était également positivement corrélée au KFI, mais de manière non significative après correction de Bonferroni (r_s = 0,62, P = 0,05), et ne différait pas entre les périodes de déclin et d'augmentation de la population (U_{11} = 33,0, P = 0,9).

TABLEAU 2. Caractéristiques d'une population hivernante de cerfs mulets (*Odocoileus hemionus*) dans la Round Valley, en Californie, pendant les phases de déclin et d'augmentation de la taille de la population. Les valeurs *P* sont les résultats des tests *U* de Mann-Whitney pour les différences entre les caractéristiques de la population pendant les phases de déclin et d'augmentation. Les résultats de la phase de déclin proviennent de Kucera (1988). Toutes les valeurs $P \leq 0{,}02$ sont significatives après une correction de Bonferroni

	Declining phase (1984–1990)			Increasing phase (1991–1998)			
Population characteristic	$\bar{X}$	*SE*	Range	$\bar{X}$	*SE*	Range	*P*-value
Bitterbrush in deer diets (%)	5.40	1.10	2.5–10.0	43.40	13.20	7.3–78.9	0.006
Per capita availability of bitterbrush (cm/deer × 100)	0.13	0.05	0.01–0.34	0.56	0.12	0.12–1.24	0.007
Kidney fat index	28.00	8.70	12.0–68.0	33.30	7.70	10.4–56.0	0.750
Fetal rate (young/adult)	1.40	0.08	1.2–1.72	1.60	0.08	1.4–1.8	0.100
Fetal weight (g)[a]	156.70	13.10	116.3–202.2	182.10	18.60	126.1–258.8	0.260
Survivorship of young	0.22	0.01	0.16–0.25	0.26	0.03	0.16–0.38	0.390
Survivorship of adults	0.65	0.03	0.59–0.73	0.86	0.04	0.69–1.0	0.012

[a] Weight was adjusted by Julian day of collection.

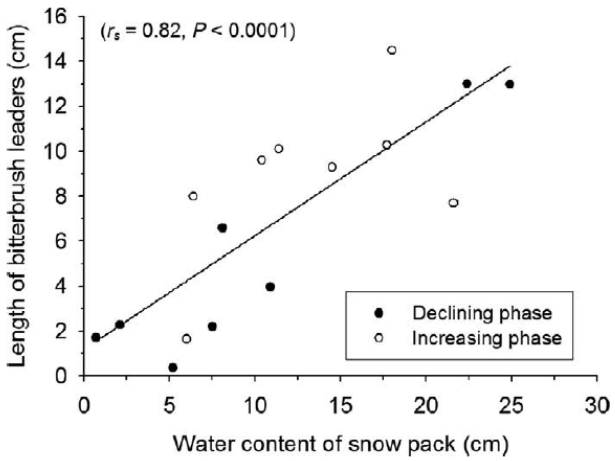


FIG. 4. Longueur de la croissance annuelle des pousses de l'armoise amère (fourrage hivernal important pour le cerf mulet [*Odocoileus hemionus*]) en fonction de la teneur en eau du manteau neigeux mesurée en avril pendant la phase de déclin (1985-1990) et la phase d'augmentation (1991-1998) de la population de cerfs mulets dans la Round Valley, en Californie

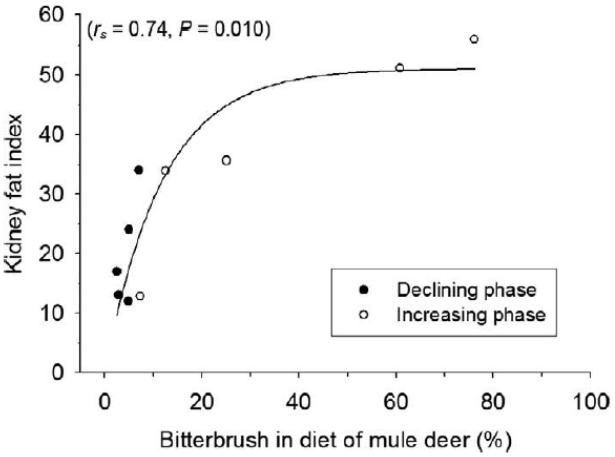


FIG. 5. Pourcentage de bitterbrush dans l'alimentation du cerf mulet (*Odocoileus hemionus*) au mois de mars par rapport à l'indice moyen de graisse rénale des cerfs mulets femelles collectés en mars pendant la phase de déclin (1985-1990) et la phase d'augmentation (1991-1998) de la population de cerfs mulets dans la Round Valley, en Californie. Les résultats de la phase de déclin proviennent de Kucera (1988)

Les **taux de fœtus** étaient 13% plus faibles pendant la période de déclin de la population que pendant la période d'augmentation (Tableau 2). Après correction de Bonferroni, les taux de fœtus étaient positivement corrélés au KFI des cerfs mulets femelles, ce qui était significatif pendant la phase d'augmentation (r_s = 0,94, P = 0,005), mais pas pendant la phase de déclin (r_s = 0,83, P = 0,05). Le poids moyen des fœtus ajusté en fonction de l'âge était également inférieur de 14% pendant la période de déclin par rapport à la période d'augmentation (Tableau 2). La relation entre KFI et le poids des fœtus n'était pas significative pendant la période de déclin (r_s = 0,20, P = 0,8), mais elle était fortement négative pendant la période d'augmentation (r_s = 0,89, P < 0,001). Cette relation négative était toutefois plus probablement due au taux fœtal plus élevé pendant la période d'augmentation de la population (r_s = -0,94, P < 0,001) que pendant la période de déclin (r_s = 0,52, P = 0,2 ; Tableau 2).

La **survie annuelle** moyenne des adultes différait de manière significative et était inférieure de 24% pendant la période de déclin par rapport à la période d'augmentation (Tableau 2). La **réduction** de la survie chez les femelles adultes était probablement la cause démographique

sous-jacente de l'effondrement de la population entre 1985 et 1990. **En revanche**, la survie des jeunes dans les zones d'été était statistiquement similaire entre les périodes de déclin et d'augmentation (Tableau 2). Après correction de Bonferroni, la méta-analyse a indiqué que les caractéristiques du cerf mulet différaient pendant les périodes d'augmentation et de déclin de la population ($\chi^2 = 38{,}8$, $P < 0{,}001$).

Taux d'augmentation fini (λ)

Lorsque les trajectoires démographiques des cerfs mulets ont été considérées séparément, dans tous les cas, λ était <1,0 lorsque le pourcentage moyen de buisson amer dans l'alimentation des cerfs mulets en mars était ≤10%. Bien que le KFI des cerfs mulets ait été positivement corrélé à 2, cette relation n'était pas significative ($r_s = 0{,}31$, $P = 0{,}36$). Il n'existait aucune relation significative ($r_s = 0{,}32$, $P = 0{,}38$) entre la température hivernale et λ pour la population de cerfs au fil des ans. Il existait une relation significative entre λ et la survie des jeunes pendant la période de déclin ($r_s = 0{,}90$, $P = 0{,}04$), mais pas lorsque la population était en augmentation ($r_s = -0{,}21$, $P = 0{,}65$).

DISCUSSION

Notre approche consistait à évaluer le rôle relatif des contraintes descendantes et ascendantes dans une population de cerfs mulets à l'aide d'un modèle conceptuel (Bowyer et al. 2005 ; Tableau 1) basé sur les caractéristiques du cycle biologique des ongulés (Eberhardt 1985 ; Gaillard et al. 2000) liées à leur état nutritionnel (Parker et al. 2009) afin de paramétrer les caractéristiques de la population de cerfs par rapport à *K*. Le modèle conceptuel a été développé en référence aux changements directionnels des caractéristiques importantes du cycle biologique qui sont attendus dans le cadre d'une régulation descendante ou ascendante, mais ne fait pas nécessairement d'hypothèses sur l'ampleur du changement pour une variable particulière. Dans cette interprétation, l'importance d'une variable unique est moins importante que la tendance générale et l'orientation d'un ensemble influent de caractéristiques du cycle biologique. Nous avons donc utilisé une approche fondée sur la prépondérance des preuves (sensu Bowyer et al. 2003), dans laquelle les informations provenant d'une seule variable sont insuffisantes pour tirer des conclusions, mais lorsque plusieurs variables sont prises en compte conjointement, une tendance forte et claire peut émerger.

Bien que certaines des caractéristiques individuelles de la population présentées dans le Tableau 2 ne diffèrent pas entre les périodes de déclin et d'augmentation, toutes les différences allaient dans le sens prévu en fonction de **l'état physique** des cerfs. Les caractéristiques étaient cohérentes avec une contrainte ascendante régulant la population de cerfs mulets par le biais des effets environnementaux sur la disponibilité du fourrage par rapport à la densité de population ; **cependant**, la contrainte descendante (c'est-à-dire la prédation) a eu un **effet modeste** mais négatif (une réduction de 5 à 11% par an) sur la croissance de la population alors que celle-ci se remettait de l'effondrement (Figure 1 ; Tableau 2).

Ces résultats concordent avec l'hypothèse selon laquelle la variation de la disponibilité des ressources (ascendante) imprègne le système et a un effet omniprésent, qui peut être modifié par des effets descendants (Hunter et Price 1992). **En effet**, les forces descendantes et

ascendantes peuvent agir simultanément sur les populations et ne doivent donc pas être considérées comme une dichotomie stricte (Bowyer et al. 2005 ; Boyce et Anderson 1999), un résultat qui ne correspond pas aux prévisions de l'hypothèse de Hairston, Smith et Slobodkin.

Nos résultats illustrent l'importance d'obtenir des informations à long terme sur l'état physique et les taux vitaux de la population de proies, ce qui a également été souligné par d'autres (Barboza et al. 2009 ; Bishop et al. 2009 ; Parker et al. 2009). Si l'on ne tenait compte que de la taille ou de la densité de la population de cerfs mulets (et, dans les années suivantes, du nombre de pumas), on pourrait conclure que les pumas ont régulé les cerfs mulets pendant la phase de déclin et n'ont pas réussi à le faire pendant la phase d'augmentation (Figures 1 et 2), une hypothèse qui contredit nos conclusions. Les études évaluant le degré de contrainte descendante et ascendante n'ont généralement pas inclus de données sur **l'état physique** des proies, une omission qui peut brouiller l'interprétation des résultats. **En outre**, une étude moins approfondie aurait pu conclure que la contrainte était soit ascendante, soit descendante, selon la phase de la trajectoire démographique échantillonnée (Fig. 1).

Le déclin de la population de cerfs mulets n'était probablement pas le résultat d'un hiver rigoureux dans cet écosystème du Grand Bassin ; nous n'avons documenté que les effets positifs de la neige accumulée sur les cerfs mulets grâce à une croissance accrue du fourrage (Figure 4), qui a à son tour amélioré leur condition physique. Pendant la période d'augmentation, nous avons observé des effets limités de la neige accumulée sur la consommation de fourrage ou λ, probablement parce que les cerfs étaient libérés de sévères restrictions alimentaires (Tableau 2). La présence de l'armoise amère dans l'alimentation des cerfs était positivement corrélée à l'indice KFI pendant la période de déclin, mais pas pendant la période d'augmentation de la population. **Par conséquent**, les facteurs indépendants de la densité (par exemple, les conditions météorologiques rigoureuses) n'étaient probablement pas responsables du déclin de la population par le biais de leurs effets sur le bilan énergétique des cerfs, et n'étaient pas liés aux caractéristiques de la population pendant la période d'augmentation. **De plus**, rien n'indiquait que des maladies étaient responsables du déclin du nombre de cerfs mulets ou du ralentissement de leur taux de rétablissement.

Si la prédation était une source supplémentaire de mortalité pendant le déclin, l'état des cerfs n'aurait pas dû être fortement corrélé à leur approvisionnement alimentaire (Bowyer et al. 2005 ; Kie et al. 2003 ; McCullough 1979). **En effet**, nous ne nous serions pas attendus à ce que la mortalité soit additive (c'est-à-dire un forçage descendant) lorsque les niveaux de bitterbrush dans l'alimentation des cerfs étaient faibles (<10%), que les cerfs étaient en relativement mauvaise condition physique et que les taux de reproduction étaient faibles, toutes caractéristiques d'une population en déclin et régulée sur le plan nutritionnel. Une contrainte principalement descendante aurait dû se traduire par une bonne condition physique des cerfs, car ceux-ci auraient été mieux protégés contre les légères fluctuations de leur approvisionnement alimentaire, en particulier pendant la période de déclin, et moins influencés par celles-ci. La proportion de bitterbrush dans l'alimentation des cerfs, la disponibilité par tête de bitterbrush, les KFI, les taux de fœtus, le poids des fœtus, la survie des jeunes et la survie des femelles adultes étaient tous **plus faibles** pendant la **période de déclin** que pendant la période d'augmentation pour les cerfs mulets (Tableau 2). Ces résultats

indiquent clairement que les cerfs mulets de Round Valley se trouvaient à ou près du *K* des conditions hivernales qui ont précipité le déclin de la population et que la mortalité pendant cette période, quelle qu'en soit la cause immédiate, était en grande partie **compensatoire**.

La **sécheresse prolongée** pendant la période de déclin a probablement réduit le *K* des cerfs mulets. **Cependant**, cette population de cerfs était déjà en déclin avant le début de la sécheresse, qui a commencé en 1987 (Fig. 1). **De même**, McCullough (2001) a démontré que de forts processus dépendants de la densité ont continué à agir sur une population de cerfs au cours d'une sécheresse de six ans. Bien que nous ne puissions pas déterminer de manière concluante ce qui a causé l'effondrement initial du nombre de cerfs mulets, un dépassement de *K* suivi d'une sécheresse sévère est une explication plausible. Les populations de grands herbivores présentent une forte dépendance à la densité (Kie et al. 2003 ; McCullough 1999 ; Stewart et al. 2005), et les **irruptions** de population avec **dépassement** de *K* sont bien documentées (Forsyth et Caley 2006 ; Klein 1968 ; McCullough 1979).

Plusieurs raisonnements indiquent qu'un forçage descendant était à l'œuvre pendant la période où le nombre de cerfs mulets augmentait. Bien qu'une cause proximale de mortalité ne soit pas une preuve suffisante pour interpréter les conséquences de la mortalité (Bartmann et al. 1992 ; Bleich et al. 2006), les pumas étaient la principale source de mortalité hivernale des cerfs mulets pendant la période d'augmentation (Figure 3). Nous avons obtenu peu de preuves indiquant que la nourriture était limitée pendant la période d'augmentation du nombre de cerfs mulets (Tableau 2). Les effets indirects du risque de prédation (Berger 2010) étaient probablement minimes, car les cerfs choisissaient un habitat qui réduisait le risque de prédation tout en améliorant les avantages en termes de fourrage (Pierce et al. 2004). Christianson et Creel (2010) ont rapporté une situation similaire pour les wapitis d'Amérique du Nord (*Cervus elaphus*) chassés par les loups gris (*Canis lupus*). **De plus**, le stress et les réponses physiologiques associées au risque de prédation auraient dû être plus importants après l'effondrement de la population, lorsque l'abondance des pumas était inférieure à celle des cerfs (Creel et al. 2007). Contrairement à cette hypothèse, les taux de fœtus et l'état nutritionnel étaient plus élevés pendant la période d'augmentation que pendant la phase de déclin (Tableau 1).

En juin 1995, un incendie a ravagé 22 km² (24%) de l'aire d'hivernage dominée par l'armoise et l'épine amère. La perte d'habitat hivernal associée à l'incendie de 1995 n'a pas eu d'effet notable sur les variables liées à la condition physique ou aux caractéristiques du cycle biologique du cerf mulet, car la population de cerfs était relativement faible (Figure 1) et la disponibilité de fourrage restait élevée (Tableau 2). **Par conséquent**, la prédation par les pumas a probablement été une source supplémentaire de mortalité pendant la période d'augmentation. **De plus**, le λ pour le cerf mulet n'était que de 1,10 pendant la période d'augmentation, alors que le cerf mulet peut atteindre λ = 1,15-1,21 lorsqu'il n'est pas limité par la nourriture ou la prédation (Kie et Czech 2000). La pression exercée par les pumas et autres carnivores a probablement ralenti, mais n'a pas empêché, le rétablissement des cerfs mulets dans cet écosystème du Grand Bassin. La question de savoir si la population de cerfs reviendra finalement aux 6 000 animaux présents dans l'aire d'hivernage dans les années 1980, et comment les changements dans les ressources disponibles modifieront *K*, fera l'objet de recherches futures.

Nous avons rencontré plusieurs difficultés au cours de nos recherches. Nous avons combiné nos résultats avec ceux rapportés par Kucera (1988, 1991, 1997) afin d'obtenir un nombre d'années suffisant pour englober les trajectoires de cette population de cerfs mulets. **En conséquence**, nous n'avons souvent eu accès qu'à des valeurs moyennes sans mesures de variance associées, ce qui a nécessité l'utilisation de statistiques non paramétriques pour la plupart des analyses. Notre approche nous a également obligés à reproduire aussi fidèlement que possible les méthodes de Kucera (1988) afin de permettre des comparaisons significatives. Ces méthodologies ont conduit à certaines incohérences dans nos résultats. Par exemple, le KFI est moins sensible aux changements de condition physique lorsque les cervidés ont des réserves de graisse élevées (Cook et al. 2007), ce qui explique pourquoi le KFI a présenté une courbe curvilinéaire avec l'augmentation de la proportion de bitterbrush dans l'alimentation (Figure 5) et n'a pas varié de manière significative entre les périodes de trajectoires démographiques différentes (Tableau 2).

Le fait de n'échantillonner que les fœtus les plus gros nous a peut-être amenés à sous-estimer le poids total des fœtus des femelles ayant des jumeaux. Les taux de fœtus étaient plus élevés pendant la période d'augmentation que pendant la période de déclin et, par conséquent, les jumeaux étaient plus nombreux (Tableau 2). Les fœtus uniques pèsent souvent plus lourd que les individus issus d'une paire de jumeaux (Kucera 1991), ce qui a probablement introduit un biais dans nos données ; le poids total des fœtus aurait pu produire une différence plus importante entre les phases de déclin et d'augmentation de la population. Un autre facteur réduisant la différence de poids des fœtus et la survie associée des jeunes entre les périodes de déclin et d'augmentation de la population pourrait être un effet maternel résiduel (Monteith et al. 2009). **En effet**, la survie des jeunes n'a que légèrement augmenté pendant la phase d'augmentation (Tableau 2). Les effets maternels intergénérationnels causés par de graves limitations nutritionnelles pendant le déclin ont pu entraîner des retards dans la réponse de la population et ainsi masquer les schémas attendus liés aux contraintes descendantes ou ascendantes liées à la taille corporelle des animaux (Monteith et al. 2009).

Grange et Duncan (2006) ont rapporté que les populations de zèbres des plaines (*Equus quagga*) étaient plus résistantes à la sécheresse que les populations d'autres ruminants brouteurs tels que le gnou bleu (*Connochaetes taurinus*) et le buffle (*Syncerus caffer*). Ces auteurs ont conclu que les zèbres étaient plus susceptibles d'être influencés par les contraintes descendantes exercées par les lions africains (*Panthera leo*), tandis que les populations de gnous et de buffles étaient principalement limitées par leur approvisionnement alimentaire. **De plus**, Wilmers et al. (2007) ont conclu que les prédateurs traqueurs, tels que les pumas, étaient plus efficaces pour réduire les fluctuations de leurs proies que les chasseurs cursoriaux, tels que les loups et les coyotes. **Cependant**, même un prédateur traqueur efficace tel que le puma (Knopff et al. 2010 ; Pierce et al. 2000*a*, 2000*b*) n'a fait que **ralentir** le rétablissement de la population de cerfs mulets dans la vallée de Round Valley. La **résistance** de la population de proies à la pénurie alimentaire, ainsi que le type de prédateur et son mode de chasse, sont susceptibles d'influencer l'ampleur des contraintes ascendantes et descendantes.

Nos résultats démontrent que les contraintes descendantes exercées par plusieurs prédateurs peuvent limiter la croissance des populations, mais ne régulent pas toujours les populations de proies. Les pumas et autres grands carnivores de notre zone d'étude ont ralenti, mais n'ont

pas régulé, la croissance d'une population de cerfs mulets. Il convient d'accorder une plus grande attention aux conditions spécifiques qui conduisent à l'équilibre ou au déséquilibre entre les populations de grands mammifères prédateurs et leurs proies (Hunter et Price 1992), et à la question de savoir si ces facteurs conduisent à des irruptions et à des dépassements de *K* avec des effets subséquents sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Cette approche est susceptible d'être d'une importance cruciale pour la conservation des grands mammifères dans un climat en mutation, où des changements directionnels ou des variations spectaculaires de *K* pourraient devenir la norme.

Literature Cited

Aaltonen, K., A. A. Bryant, J. A. Hostetler, and M. K. Oli. 2009. Reintroducing endangered Vancouver Island marmots: survival and cause-specific mortality rates of captive-born versus wild-born individuals. Biological Conservation 142:2181–2190.

Arnqvist, G., and D. Wooster. 1995. Metaanalysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. Trends in Ecology & Evolution 10:236–240.

Barboza, P. S., K. L. Parker, and I. D. Hume. 2009. Integrative wildlife nutrition. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

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

Berger, J. 2010. Fear-mediated food webs. Pp. 241–253 in Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature (J. Terborgh and J. A. Estes, eds.). Island Press, Washington, D.C.

Berger, J., P. B. Stacey, L. Bellis, and M. P. Johnson. 2001. A mammalian predator–prey imbalance: grizzly bear and wolf extinction affect avian Neotropical migrants. Ecological Applications 11:947–960.

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

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

Bleich, V. C., and B. M. Pierce. 1999. Expandable and economical radio collars for juvenile mule deer. California Fish and Game 85:56–62.

Bleich, V. C., B. M. Pierce, J. Jones, and R. T. Bowyer. 2006. Survival and cause-specific mortality among young mule deer. California Fish and Game 92:24–38.

Bowyer, R. T., V. C. Bleich, X. Manteca, J. C. Whiting, and K. M. Stewart. 2007. Sociality, mate choice, and timing of mating in American bison (*Bison bison*): effects of large males. Ethology 113:1048–1060.

Bowyer, R. T., G. M. Blundell, M. Ben-David, S. C. Jewett, T. A. Dean, and L. K. Duffy. 2003. Effects of the *Exxon Valdez* oil spill on river otters: injury and recovery of a sentinel species. Wildlife Monographs 153:1–53.

Bowyer, R. T., M. C. Nicholson, E. M. Molvar, and J. B. Faro. 1999. Moose on Kalgin Island: are density-dependent processes related to harvest? Alces 35:73–89.

Bowyer, R. T., D. K. Person, and B. M. Pierce. 2005. Detecting top-down versus bottom-up regulation of ungulates by large carnivores: implications for conservation of biodiversity. Pp. 342–361 in Large carnivores and the conservation of biodiversity (J. C. Ray, K. H. Redford, R. S. Steneck, and J. Berger, eds.). Island Press, Washington, D.C.

Bowyer, R. T., V. Van Ballenberghe, and J. G. Kie. 1998. Timing and synchrony of parturition in Alaskan moose: long-term versus proximal effects of climate. Journal of Mammalogy 79:1332–1334.

Boyce, M. S. 1989. The Jackson elk herd: intensive wildlife management in North America. Cambridge University Press, New York.

Boyce, M. S., and E. M. Anderson. 1999. Evaluating the role of carnivores in the Greater Yellowstone Ecosystem. Pp. 265–284 in Carnivores in ecosystems: the Yellowstone experience (T. W. Clark, A. P. Curlee, S. C. Minta, and P. M. Kareiva, eds.). Yale University Press, New Haven, Connecticut.

Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. Wiley, New York.

Caughley, G., and C. J. Krebs. 1983. Are big mammals simply little mammals writ large? Oecologia 59:7–17.

Chapman, D. G. 1951. Some properties of the hypergeometric distribution with applications to zoological sample censuses. University of California Publications in Statistics 1:131–160.

Christianson, D., and S. Creel. 2010. A nutritionally mediated risk effect of wolves on elk. Ecology 91:1184–1191.

Conover, W. J. 1980. Practical nonparametric statistics. 2nd ed. John & Wiley Sons, Inc., New York.

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.

Creel, S., D. Christianson, S. Liley, and J. A. Winnie, Jr. 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. Science 315:960.

Dale, B. W., L. G. Adams, and R. T. Bowyer. 1994. Functional response of wolves preying on barren-ground caribou in a multiple-prey ecosystem. Journal of Animal Ecology 63:644–652.

Davis, J. L., et al. 1996. A device to safely remove immobilized mountain lions from trees and cliffs. Wildlife Society Bulletin 24:537–539.

Eberhardt, L. L. 1985. Assessing the dynamics of wild populations. Journal of Wildlife Management 49:997–1012.

Estes, J. A., et al. 2011. Trophic downgrading of planet Earth. Science 333:301–306.

Forsyth, D. M., and P. Caley. 2006. Testing the irruptive paradigm of large-herbivore dynamics. Ecology 87:297–303.

Fowler, C. W. 1981. Density dependence as related to life-history strategy. Ecology 62:602–610.

Frank, D. A. 2008. Evidence for top predator control of a grazing ecosystem. Oikos 117:1718–1724.

Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toigo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. Annual Review of Ecology and Systematics 31:367–393.

Gasaway, W. C., R. D. Boertje, D. V. Grangaard, D. G. Kelleyhouse, R. O. Stephenson, and D. G. Larsen. 1992. The role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. Wildlife Monographs 120:1–59.

Grange, S., and P. Duncan. 2006. Bottom-up and top-down processes in African ungulate communities: resources and predation acting on the relative abundance of zebra and grazing bovids. Ecography 29:899–907.

Hairston, N. G., F. E. Smith, and L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. American Naturalist 94:421–425.

Heisey, D. M., and T. K. Fuller. 1985. Evaluation of survival and cause-specific mortality rates using telemetry data. Journal of Wildlife Management 49:668–674.

Hunter, M. D., and P. W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. Ecology 73:724–732.

Jacobs, S. M., and R. J. Naiman. 2008. Large African herbivores decrease herbaceous plant biomass while increasing plant species richness in a semi-arid savanna toposequence. Journal of Arid Environments 72:889–901.

Jędrzejewska, B., and W. Jędrzejewski. 2005. Large carnivores and ungulates in European temperate forest ecosystems: bottom-up and top-down control. Pp. 230–246 in Large carnivores and the conservation of biodiversity (J. C. Ray, K. H. Redford, R. S. Steneck, and J. Berger, eds.). Island Press, Washington, D.C.

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. Pp. 296–340 in Mammal community dynamics: management and conservation in the coniferous forests of western North America (C. Zabel and R. G. Anthony, eds.). Cambridge University Press, New York.

Kie, J. G., and B. Czech. 2000. Mule and black-tailed deer. Pp. 629–657 in Ecology and management of large mammals in North America (S. Demarais and P. R. Krausman, eds.). Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

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

Knopff, K. H., A. A. Knopff, A. Kortello, and M. S. Boyce. 2010. Cougar kill rate and prey composition in a multiprey system. Journal of Wildlife Management 74:1435–1447.

Krausman, P. R., J. J. Hervert, 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. Ph.D. dissertation, University of California, Berkeley.

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.
MCCULLOUGH, D. R. 1979. The George Reserve deer herd: population ecology of a *K*-selected species. University Michigan Press, Ann Arbor.
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.
MCNAUGHTON, S. J. 1977. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. American Naturalist 111:515–525.
MOBÆK, R., A. MYSTERUD, L. E. LOE, Ø. HOLAND, AND G. AUSTRHEIM. 2009. Density dependent and temporal variability in habitat selection by a large herbivore; an experimental approach. Oikos 118:209–218.
MOLVAR, E. M., R. T. BOWYER, AND V. VAN BALLENBERGHE. 1993. Moose herbivory, browse quality, and nutrient cycling in an Alaskan treeline community. Oecologia 94:472–479.
MONTEITH, K. L., ET AL. 2011. Timing of seasonal migration in mule deer: effects of climate, plant phenology, and life-history characteristics. Ecosphere 2(4):art 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.
NETER, J., W. WASSERMAN, AND M. H. KUTNER. 1990. Applied linear statistical models. R. D. Irwin, Homewood, Illinois.
NICHOLSON, M. C., R. T. BOWYER, AND J. G. KIE. 2006. Forage selection by mule deer: does niche breadth increase with population density? Journal of Zoology (London) 269:39–49.
OSENBERG, C. W., O. SARNELLE, S. D. COOPER, AND R. D. HOLT. 1999. Resolving ecological questions through meta-analysis: goals, metrics, and models. Ecology 80:1105–1117.
PARKER, K. L., P. S. BARBOZA, AND M. P. GILLINGHAM. 2009. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. Functional Ecology 23:57–69.
PERSON, D. K., R. T. BOWYER, AND V. VAN BALLENBERGHE. 2001. Density dependence of ungulates and functional responses of wolves: effects on predator–prey ratios. Alces 37:253–273.
PIERCE, B. M., V. C. BLEICH, AND R. T. BOWYER. 2000a. 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, AND R. T. BOWYER. 2000b. Social organization of mountain lions: does a land-tenure system regulate population size? Ecology 81:1533–1543.
PIERCE, B. M., V. C. BLEICH, C.-L. B. CHETKIEWICZ, AND J. D. WEHAUSEN. 1998. Timing of feeding bouts of mountain lions. Journal of Mammalogy 79:222–226.
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.
POLLOCK, K. H., S. R. WINTERSTEIN, C. M. BUNCK, AND P. D. CURTIS. 1989. Survival analysis in telemetry studies: the staggered entry design. Journal of Wildlife Management 53:7–15.
POWER, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. Ecology 73:733–746.
rate and predator–prey ratios in three wolf–ungulate systems. Journal of Animal Ecology 80:1236–1245.
VUCETICH, J. A., R. O. PETERSON, AND C. L. SCHAEFER. 2002. The effect of prey and predator densities on wolf predation. Ecology 83:3003–3013.
WHITE, T. C. R. 2007. Resolving the limitation–regulation debate. Ecology Research 22:354–357.
RICE, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. Evolution 43:223–225.
RINEY, T. 1955. Evaluating condition of free-ranging red deer (*Cervus elaphus*) with special reference to New Zealand. New Zealand Journal of Science and Technology, B. General Research 36:429–463.
RIPPLE, W. J., AND R. L. BESCHTA. 2006. Linking a cougar decline, trophic cascade, and catastrophic regime shift in Zion National Park. Biological Conservation 133:397–408.
RIPPLE, W. J., AND R. L. BESCHTA. 2008. Trophic cascades involving cougar, mule deer, and black oaks in Yosemite National Park. Biological Conservation 141:1249–1256.
SIKES, R. S., W. L. GANNON, AND THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS. 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. Journal of Mammalogy 92:235–253.
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 of London, B. Biological Sciences 357:1221–1231.
SOKAL, R. R., AND F. J. ROHLF. 1981. Biometry 2nd ed. W. H. Freeman, New York.
SPARKS, D. R., AND J. C. MALECHEK. 1968. Estimating percentage dry weight in diets using a microscope technique. Journal of Range Management 21:264–265.
STEWART, K. M., R. T. BOWYER, B. L. DICK, B. K. JOHNSON, AND J. G. KIE. 2005. Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. Oecologia 143:85–93.
STEWART, K. M., R. T. BOWYER, B. L. DICK, AND J. G. KIE. 2011. Effects of density-dependence on diet composition of North American elk *Cervus elpahus* and mule deer *Odocoileus hemionus*: an experimental manipulation. Wildlife Biology 17:417–430.
STEWART, K. M., R. T. BOWYER, J. G. KIE, B. L. DICK, AND R. W. RUESS. 2009. Population density of North American elk: effects on plant diversity. Oecologia 161:303–312.
STRONG, D. R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. Ecology 73:747–754.
TERBORGH, J., AND J. A. ESTES (eds.). 2010. Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature. Island Press, Washington, D.C.
TERBORGH, J., ET AL. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. Science 294:1923–1926.
TERBORGH, J., K. FEELEY, M. SILMAN, P. NUNEZ, AND B. BALUKJIAN. 2006. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. Journal of Ecology 94:253–263.
THOMPSON, D. J., AND J. A. JENKS. 2010. Dispersal movements of subadult cougars from the Black Hills: the notions of range expansion and recolonization. Ecosphere 1(4):art 8.
TORRES, G. S., T. M. MANSFIELD, J. E. FOLEY, T. LUPO, AND A. BRINKHAUS. 1996. Mountain lion and human activity in California: testing speculations. Wildlife Society Bulletin 24:451–460.
VAN BALLENBERGHE, V., AND W. B. BALLARD. 1994. Limitations and regulation of moose populations: the role of predation. Canadian Journal of Zoology 72:2071–2077.
VILLEPIQUE, J. T., B. M. PIERCE, V. C. BLEICH, AND R. T. BOWYER. 2011. Diets 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.
VUCETICH, J. A., M. HEBBLEWHITE, D. W. SMITH, AND R. O. PETERSON. 2011. Predicting prey population dynamics from kill rate, predation
WILMERS, C. C., E. POST, AND A. HASTINGS. 2007. The anatomy of predator–prey dynamics in a changing climate. Journal of Animal Ecology 76:1037–1044.

Submitted 19 January 2012. Accepted 11 February 2012.

Associate Editor was Winston P. Smith.