La prédation indépendante de la densité affecte de manière égale les migrants et les résidents dans une population de wapitis partiellement migratrice en déclin

OIKOS

Research

Density-independent predation affects migrants and residents equally in a declining partially migratory elk population

Mark Hebblewhite, Daniel R. Eacker, Scott Eggeman, Holger Bohm and Evelyn H. Merrill

M. Hebblewhite (http://orcid.org/0000-0001-5382-1361) (mark.hebblewhite@umontana.edu), D. R. Eacker and S. Eggeman Wildlife Biology Program, Dept of Ecosystem and Conservation Sciences, W. A. Franke College of Forestry and Conservation, Univ. of Montana, 32 Campus Drive, Missoula, MT 59812, USA. – H. Bohm and E. H. Merrill, Dept of Biological Sciences, Univ. of Alberta, Edmonton, AB, Canada.

Oikos 127 : 1304-1318,2018, doi: 10.1111/oik.05304

Résumé

La migration devrait profiter aux individus en leur permettant d'accéder à une nourriture de meilleure qualité et en réduisant les taux de prédation par rapport à leurs congénères non migrateurs. Les études précédentes sur les ongulés partiellement migrateurs (avec des individus migrateurs et résidents) se sont concentrées sur les facteurs ascendants régulant les segments résidents et migrateurs, mais la prédation différentielle entre les stratégies pourrait également être un mécanisme de régulation dépendant de la densité. Notre étude a testé la dépendance à la densité dans la mortalité, ainsi que les mécanismes de régulation **ascendante** ou **descendante** dans les segments résidents et migrateurs de la population de wapitis Ya Ha Tinda **partiellement** migratrice. Nous avons testé la dépendance à la densité dans les taux de survie des femelles adultes et des juvéniles, puis nous avons distingué les hypothèses de régulation par les prédateurs et par la nourriture en testant la dépendance à la densité parmi les causes de mortalité des femelles adultes. Il convient de noter que la population a diminué de près de 70% par rapport aux estimations précédemment publiées de la capacité de charge sur 10 ans, ce qui a fourni des conditions idéales pour tester la dépendance à la densité. Contrairement aux prévisions, nous n'avons trouvé que de faibles preuves de la dépendance à la densité dans la survie des adultes et des juvéniles. Nous avons également constaté peu de différences entre les wapitis migrateurs et résidents en termes de survie des adultes ou des juvéniles, bien que les différences de survie des juvéniles soient biologiquement significatives. La prédation par les humains et les grizzlis était dépendante de la densité, mais similaire entre les stratégies migratoires. La prédation par les loups était la principale cause connue de mortalité, mais elle est restée constante avec une baisse de la densité des wapitis, tant pour les wapitis migrants que pour les wapitis résidents, ce qui indique que la prédation par les loups était **indépendante** de la densité. Au lieu d'être

fortement régulée par l'alimentation ou la prédation, nous avons constaté que la survie des femelles adultes était déterminée par la prédation indépendante de la densité et par des facteurs climatiques. Les quelques différences entre les stratégies migratoires suggèrent des avantages équivalents en termes de condition physique pour les migrants et les résidents. Cette population est limitée par une prédation indépendante de la densité, ce qui entraîne un déclin des deux stratégies migratoires. Nos résultats remettent en question la théorie classique prédateur-proie et appellent à une meilleure intégration entre la théorie prédateur-proie et la théorie de la migration.

Mots-clés : prédateur-proie, loup, ours grizzly

INTRODUCTION

On pense que la migration des ongulés améliore la condition physique des individus en leur donnant un meilleur accès à du fourrage de haute qualité et en réduisant le risque de prédation (Fryxell et al. 1988). La **migration partielle**, où une partie d'une population migre tandis qu'une autre partie reste dans une aire de répartition saisonnière, est courante chez un large éventail de taxons, des oiseaux aux poissons en passant par les ongulés (Chapman et al. 2011). Dans les climats saisonniers, la migration partielle est courante chez les ongulés, où la croissance de plantes de haute qualité est hétérogène à travers le paysage, ce qui entraîne des différences dans les avantages démographiques de la migration (Fryxell et al. 1988, Hebblewhite et al 2008). La théorie de la migration partielle (Kaitala et al. 1993) prédit que la migration partielle est maintenue dans une population (par opposition à une population composée uniquement de migrants ou de résidents) lorsque des mécanismes dépendants de la densité **équilibrent** la condition physique des individus résidents et migrants au sein d'une population. Par exemple, les individus migrants et résidents peuvent être soumis à différentes formes de dépendance à la densité liées au risque de prédation ou à la recherche de nourriture, qui régulent de manière différente la taille de la population et la fréquence des migrants et des résidents dans une population (Lundberg 1988, Taylor et Norris 2007). Peu d'études ont examiné les preuves d'une dépendance différentielle à la densité dans un facteur quelconque chez les populations partiellement migratrices, malgré de nombreuses demandes en ce sens (Bolger et al. 2008, Gaillard 2013).

Nous suivons Sinclair (1989) en définissant tout facteur de mortalité **dépendant** de la densité comme un **facteur régulateur**, et tout facteur de mortalité variant **indépendamment** de la densité (c'est-à-dire les conditions météorologiques) comme un **facteur limitant**. Le mécanisme classique de dépendance à la densité chez les ongulés est une diminution de la survie et de la reproduction à mesure que la densité approche la capacité de charge nutritionnelle (K) en raison de la concurrence alimentaire (Sinclair 1989, Bonenfant et al. 2009). Dans le contexte d'une population partiellement migratrice, la dépendance à la densité ascendante devrait se manifester différemment pour les migrateurs et les résidents (Lundberg 1988, Fryxell et Sinclair 1988). Les migrateurs bénéficient d'un meilleur accès au fourrage que les résidents et devraient donc connaître une dépendance à la densité ascendante plus faible que ces derniers (Hebblewhite et al. 2008). **En effet**, les migrants et les résidents subiraient la même dépendance à la densité sur leur aire de répartition hivernale commune, mais en migrant pendant l'été, les migrants ont accès à une meilleure nourriture que les résidents (Hebblewhite et al. 2008). **En revanche**, les résidents subiraient une dépendance à la densité plus forte en raison de ressources alimentaires plus pauvres. Conformément à ce raisonnement, les cerfs élaphes *Cervus elaphus* en Norvège ont migré davantage à des densités

plus élevées pour éviter la concurrence alimentaire ascendante (Mysterud et al. 2011). **Ainsi**, les résidents connaîtraient de plus grandes améliorations en matière de survie ou de reproduction lorsque les densités diminuent que les migrateurs si la dépendance à la densité était déterminée par des facteurs ascendants (Sinclair 1989, Sinclair et Arcese 1995).

Cependant, l'intensité de la dépendance ascendante à la densité dépendra de la proximité d'une population par rapport à la capacité de charge nutritionnelle (K ; Caughley 1979, Bonenfant et al. 2009). Les populations bien en dessous de K peuvent ne montrer aucun signe de régulation alimentaire. **De plus**, la **trajectoire** de la population influencera également la manifestation de la dépendance à la densité. Par exemple, la dépendance à la densité ascendante est le plus souvent observée lorsqu'une population approche ou dépasse K (Bonenfant et al. 2009). **Cependant**, l'inverse n'est pas nécessairement vrai si des facteurs autres que la nourriture sont à l'origine du déclin des populations. Dans ce cas, si des facteurs autres que la nourriture régulent une population, alors, à mesure que la population décline, on ne s'attendrait pas nécessairement à observer une augmentation de la survie ou de la reproduction dépendante de la densité et induite par le bas (Sinclair 1989). **En fait**, si aucune amélioration de la survie et de la reproduction n'est observée lorsque la population diminue à partir de K, cela suggère fortement que d'autres facteurs que la nourriture, régulent la population, tels que la prédation (Sinclair 1989, Wittmer et al. 2005).

La prédation est peut-être l'autre cause majeure de la dépendance à la densité chez les ongulés (Sinclair 1989). La prédation par le loup *Canis lupus* est capable de réguler l'orignal *Alces alces*, le caribou des bois *Rangifer tarandus* et le wapiti *Cervus canadensis* à de faibles densités dans de nombreux systèmes (Messier 1994, Wittmer et al. 2005, Garrott et al. 2008). La **théorie classique** prédateur-proie nous apprend que les **réponses fonctionnelles de type II** (le taux auquel les prédateurs tuent leurs proies) peuvent conduire à des taux de prédation dépendants de la densité (le produit de la réponse fonctionnelle et du nombre de prédateurs ; Holling 1959, Messier 1994). La prédation peut également influencer de manière différentielle la démographie des migrants et des résidents par le biais d'une prédation différentielle dépendante de la densité (Fryxell et Sinclair 1988). Par exemple, Fryxell et al. (1988) ont documenté une mortalité due aux prédateurs de 10% pour les gnous résidents *Connochaetes taurinus* dans l'écosystème Serengeti-Mara, contre 1% pour les migrants tués par les prédateurs, ce qui se traduit par 90% de migrants dans ce système (mais toujours 10% de résidents). **Ainsi**, les populations migrantes à large rayon d'action étaient régulées par la nourriture, tandis que les résidents étaient régulés à une densité beaucoup plus faible par la prédation (Fryxell et al. 1988, Mduma et al. 1999). Mais dans d'autres systèmes partiellement migrateurs, les différences démographiques entre les migrants et les résidents dues à la prédation ont été plus subtiles. Hebblewhite et Merrill (2011) ont rapporté des taux de mortalité équivalents pour les wapitis migrateurs et résidents dans une population partiellement migratrice. Il a été démontré que le risque de prédation différentiel sur les poissons et les oiseaux chanteurs migrateurs et résidents régule la taille de la population et le ratio entre migrateurs et résidents dans une population (Chapman et al. 2011). **De plus**, le taux de prédation n'est pas nécessairement dépendant de la densité.

Des **réponses numériques** différentes ou la présence de **proies alternatives** peuvent entraîner des taux de prédation indépendants de la densité, voire inversement dépendants de la densité (c'est-à-dire dépendentaires) (Messier 1994. 1995, Vucetich et al. 2011). **En outre**,

des facteurs de mortalité différentiels indépendants de la densité, tels que la mortalité due aux conditions météorologiques, peuvent également affecter différemment les individus migrateurs et résidents. **Quoi qu'il en soit**, il est important de comprendre le potentiel de dépendance différentielle à la densité, ou d'indépendance à la densité (c'est-à-dire de limitation), de la prédation entre les populations migratrices et résidentes pour comprendre les mécanismes qui régulent la migration partielle (Bolger et al. 2008, Wilmers et Levi 2013, Gaillard 2013).

Faire la **distinction** entre la régulation alimentaire ascendante et la régulation prédatrice descendante a toujours été l'un des défis les plus difficiles auxquels sont confrontés les écologistes (Sinclair 1989), et cela est encore plus difficile dans le cas des populations partiellement migratrices (Bolger et al. 2008). **En général**, lorsque la prédation maintient la densité des ongulés à un faible niveau (par exemple, l'hypothèse de prédation de Messier (1994) dans sa Figure 1), la compétition alimentaire est faible (Wilmers et al. 2007). Dans un contexte de migration partielle, **cependant**, les migrateurs ont toujours accès à une meilleure nourriture (Hebblewhite et al. 2008), de sorte qu'ils devraient être moins dépendants de la densité que les résidents (Fryxell et al. 1988). **Néanmoins**, les avantages dépendraient de l'exposition différentielle au risque de prédation entre les migrateurs et les résidents. Par exemple, des taux de prédation élevés sur les migrateurs pourraient égaliser les avantages entre les stratégies des migrateurs et des résidents (Hebblewhite et Merrill 2011). Les taux de prédation sur les résidents et les migrateurs peuvent également varier en fonction de la densité, ce qui fournit un mécanisme permettant de stabiliser la fréquence de la migration à un équilibre de densité plus faible (Bolger et al. 2008, Wilmers et Levi 2013). Bien qu'il existe de nombreux modèles de populations partiellement migratrices (Kaitala et al. 1993, Lundberg 1988, Wilmers et Levi 2013), et tous les modèles montrent que le degré de dépendance différentielle à la densité régit le rapport entre les migrants et les résidents dans une population (ainsi que la taille de la population), il y a eu peu d'études empiriques, en particulier dans les systèmes à faible densité d'ongulés et régulés par les prédateurs (Bolger et al. 2008).

Nous avons **d'abord** testé la mortalité dépendante de la densité par rapport à la mortalité indépendante de la densité, puis nous avons testé les prédictions des hypothèses de régulation par la nourriture par rapport à la régulation par les prédateurs (Sinclair 1989, Messier 1994) dans une population de cerfs wapitis partiellement migratrice à Ya Ha Tinda, dans le centre-ouest de l'Alberta, au Canada. Il est important de noter que cette population a diminué de plus de 66% entre 2002 et 2012 par rapport à sa capacité de charge alimentaire (Hebblewhite et al. 2006), ce qui est largement attribué à la prédation (Hebblewhite et al. 2006, Hebblewhite et Merrill 2011), ce qui offre une situation idéale pour tester la régulation dépendante de la densité ainsi que les mécanismes liés à l'alimentation et à la prédation. Parallèlement au déclin des wapitis, la population de leur principal prédateur non humain, le loup gris, a également diminué (Eggeman et al. 2016). Les hypothèses relatives à l'alimentation et à la prédation prédisent toutes deux une augmentation des taux de survie et de reproduction à des densités plus faibles. Nous avons testé la prédiction de la régulation dépendante de la densité (Sinclair 1989) selon laquelle la survie des femelles adultes et des juvéniles augmentait avec la baisse de la densité des wapitis. **À l'inverse**, si les taux de survie n'augmentaient pas à la suite du déclin, cela rejetterait l'alimentation ou la prédation comme mécanisme(s) de dépendance à la densité, au profit de facteurs indépendants de la densité qui déterminent la dynamique des populations. La prédation pourrait encore être le facteur de mortalité le plus important, mais

si la mortalité due à la prédation ne diminue pas avec la baisse du nombre de wapitis (et donc du nombre de loups), on dirait que la prédation est limitante, ou indépendante de la densité. Nous avons également tiré parti des différences entre les effets attendus de l'alimentation et de la prédation sur les migrants et les résidents. Nous avons **prédit** que les résidents (qui subissent les effets les plus forts de la compétition pour la nourriture à forte densité et ne bénéficient pas d'une meilleure alimentation en migrant, Hebblewhite et al. 2008, Mysterud et al. 2011) devraient connaître une augmentation de leur survie plus importante que les migrants à mesure que notre population diminuait.

Deuxièmement, nous avons cherché à déterminer si la régulation alimentaire ascendante ou la régulation prédatrice descendante était le ou les mécanismes responsables de la dépendance à la densité en examinant les taux de mortalité par cause spécifique. Boutin (1992) a fait valoir que la manière la plus directe de tester la régulation causée par les prédateurs était de tester les changements dépendants de la densité dans la mortalité par cause spécifique. **Ainsi**, si les loups étaient la principale cause de la prédation dépendante de la densité, nous avons **prédit** que la mortalité due aux loups devrait être dépendante de la densité (Boutin 1992). **En revanche**, l'hypothèse ascendante **prédit** que les décès dus à la famine devraient augmenter lorsque la densité de wapitis est plus élevée (Sinclair 1989, Sinclair et Arcese 1995, Bonenfant et al. 2009). Nous notons que l'alimentation et la prédation pourraient agir simultanément et ne sont pas nécessairement alternatives (Messier 1994). Dans notre système, comme les résidents étaient exposés à un risque de prédation plus élevé tout au long de l'année parce qu'ils restaient dans leur aire hivernale commune pendant l'été (Hebblewhite et Merrill 2009), nous avons prédit que les résidents devraient connaître des taux de prédation plus élevés dépendant de la densité de la part des loups (ou d'autres prédateurs). **De plus**, la théorie du cycle biologique prédit que la survie des wapitis juvéniles devrait montrer des réponses dépendantes de la densité plus fortes en général que la survie des femelles adultes (Gaillard et al. 1998). Une **hypothèse alternative** à la dépendance à la densité, liée à la nourriture, à la prédation ou à la limitation des prédateurs, est que des facteurs limitants indépendants de la densité, tels que les variations saisonnières du climat, peuvent l'emporter sur les facteurs dépendants de la densité (Garrott et al. 2003). Nous avons donc cherché à déterminer si la survie des adultes ou des juvéniles chez les wapitis migrateurs et résidents était influencée par les mesures saisonnières du climat.

METHODES

Zone d'étude

La zone d'étude a été définie par les déplacements du troupeau de cerfs wapitis Ya Ha Tinda (qui signifie « prairie de montagne » en langue Stoney Sioux) depuis les Rocheuses Canadiennes dans et à proximité du parc national Banff (BNP ; 51°30'N, 115°30'O), en Alberta, au Canada, sur une superficie de 6 000 km (Hebblewhite et al. 2006). L'aire d'hivernage se trouve dans l'écorégion montagneuse centrée sur les prairies de fétuque (*Festuca* spp.) de l'aire d'hivernage de la Ha Tinda. La zone d'étude est de type montagnard tempéré, avec une moyenne de 319 mm de précipitations pendant l'été (mai-septembre), dont la plupart tombent en mai et juin, mais avec des années de sécheresse occasionnelles où les précipitations estivales sont inférieures à 100 mm. Elle reçoit en moyenne 157 cm de neige. Les températures moyennes sont de 9°C en mai-septembre et de -4,1°C en hiver (source : station météorologique Ya Ha Tinda d'Environnement Canada).

Aux fins de la présente étude, il est essentiel de comprendre la position de la population par rapport à la **capacité de charge nutritionnelle** (Caughley 1979). Bien qu'il n'y ait pas eu d'estimation de la capacité de charge nutritionnelle, nous avons utilisé une approche standard de régression de l'écologie des populations dans une étude précédente pour estimer la taille de la population à laquelle la croissance démographique à long terme s'est stabilisée à 1 285 wapitis (Hebblewhite et al. 2006). Cette estimation de K inclut la prédation par des prédateurs non humains (la chasse a été prise en compte), mais suggère au moins que notre population était proche de K au début de l'étude en 2002 avant de décliner. Les prédateurs des wapitis adultes et juvéniles dans le système comprennent les loups, les coyotes *Canus latrans*, les grizzlis *Ursus arctos*, les couguars *Puma concolor*, les gloutons *Gulo gulo* et la chasse humaine des adultes (à la fois la chasse légale sous licence de 2002 à 2004 et la chasse des Premières Nations tout au long de la période) ; les ours noirs *Ursus americanus* étaient rares dans notre système (non publié). Les ongulés secondaires comprennent le cerf de Virginie et le cerf mulet (*Odocoileus virginianas* et *O. hemoinus*), l'orignal, le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) et la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*). Voir Hebblewhite et al. (2006) et Eggeman et al. (2016) pour plus de détails sur la zone d'étude.

Capture, surveillance et migration des wapitis

Les wapitis ont été capturés dans leur aire d'hivernage entre janvier et mars 2002-2011 à l'aide d'un enclos de 0,3 ha, d'un filet aérien ou d'un harpon terrestre (protocole IACUC de l'Université du Montana : 059-08MHECS-120908, permis de recherche de Parcs Canada, permis de recherche et de collecte de l'Alberta 40549). Des analyses antérieures ont confirmé que la méthode de capture n'avait aucune incidence sur la probabilité d'être un individu résident ou migrateur (Eggeman et al. 2016, documents supplémentaires). Une fois immobilisés, les wapitis ont été marqués à l'oreille (All-flex Super Maxi) à des fins d'identification, équipés d'un collier VHF ou GPS et, lorsque cela était possible, une canine vestigiale a été retirée pour déterminer leur âge. Des colliers émetteurs ont été posés sur les femelles adultes et les femelles d'un an, avec une durée de vie prévue de 5 à 7 ans pour les colliers VHF et de 1 à 2 ans pour les colliers GPS. Les wapitis capturés au cours de la première année biologique de l'étude, en 2001 (par exemple, du 1er février 2002 au 31 mai 2002), n'avaient pas de statut migratoire connu pour l'été précédent (par exemple, du 1er février 2001 au 31 mai 2002) ; nous avons donc estimé les taux de survie à partir du 1er juin 2002 uniquement. Au cours des années biologiques (du 1er juin au 31 mai) 2002-2004 et 2010-2011, nous avons relocalisé les wapitis par télémétrie aérienne et terrestre tous les 7 à 11 jours afin de surveiller la mortalité (Hebblewhite et al. 2006). Entre 2005 et 2009, la surveillance intensive estivale des wapitis migrateurs a été réduite à une seule opération de télémétrie estivale annuelle, vers le 1er juillet.

Le statut migratoire des femelles adultes au cours de chaque année biologique a été défini à l'aide d'une combinaison de la méthode de Bunnefeld et al. (2011), d'une classification basée sur des règles et d'une inspection visuelle (sensu Mysterud et al. 2011 ; voir Eggeman et al. 2016 pour une description détaillée). Les wapitis migrateurs ont parcouru en moyenne 31,9 km (SD = 6,2), quittant leur aire d'hivernage le 6 juin et y retournant le 22 septembre, les migrations printanières durant 7,1 jours et les migrations automnales 5,6 jours (Eggeman 2012). Il convient de noter que les wapitis ont changé de stratégie à un rythme d'environ 15% par an pendant cette période, de sorte que l'année biologique a été l'unité d'échantillonnage utilisée pour évaluer les effets du statut migratoire sur la survie. À l'instar de Mysterud et al.

(2011), nous avons également utilisé l'inspection visuelle du NSD et appliqué une règle minimale selon laquelle les migrants devaient se déplacer à plus de 10 km de leur aire d'hivernage pendant plus de 30 jours pour être définis comme migrants. Nous avons utilisé cette combinaison de NSD, de règles et de cartographie visuelle pour classer chaque wapiti au cours de chaque année biologique comme **1**) migrant, **2**) résident, **3**) migrant intermédiaire (mixte) ou **4**) disperseur (voir Eggeman et al. 2016 pour plus de détails). Pour les analyses de survie, les migrants intermédiaires ont été classés comme migrants et les disperseurs ont été censurés.

Survie des femelles adultes …
Mortalité spécifique des femelles adultes …
Survie des faons …

RESULTATS

La population de wapitis estimée à l'hiver 2002 était de 1 402 individus, ce qui correspondait aux estimations précédemment publiées de la capacité d'accueil (Hebblewhite et al. 2006). En 2012, elle était estimée à 415 individus, soit une **baisse** de 69% (Annexe 1, Figure Al du matériel supplémentaire), ce qui offrait des conditions idéales pour tester la réponse dépendante de la densité chez les femelles adultes et les juvéniles.

Survie des femelles adultes

Nous avons équipé 220 femelles adultes de colliers émetteurs entre l'hiver 2001-2002 et mars 2011. Nous avons retiré deux individus de notre ensemble de données dont le statut migratoire était inconnu (c'est-à-dire morts avant la saison migratoire) pour obtenir un échantillon final de 218 femelles adultes. Comme chaque biche a été suivi pendant plusieurs années biologiques et était capable de changer de stratégie migratoire (Eggeman et al. 2016), nous avons obtenu l'équivalent de 626 années-biches, chaque biche étant classée comme migrateur pendant 36% de ces années et comme résident pendant 64%.

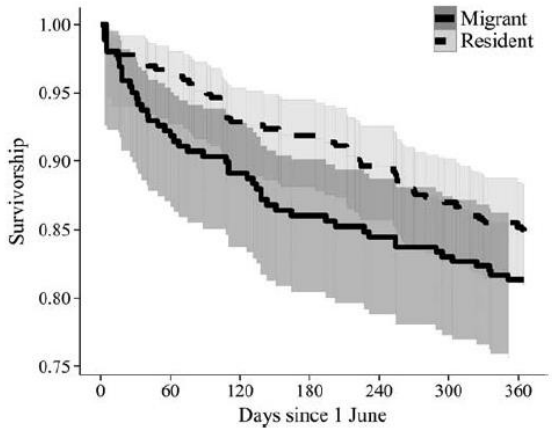

Figure 1. Courbes de survie annuelles de Kaplan-Meier pour les biches adultes migrantes et résidentes de l'espèce *Cervus elaphus* appartenant au troupeau Ya Ha Tinda dans le parc national Banff et ses environs, en Alberta (Canada), entre 2002 et 2011

Le **taux de survie** annuel KM pour l'ensemble des biches adultes était de 0,83 (IC à 95% = 0,80-0,87, Fig. 1, Annexe 1, Tableau A1 du matériel supplémentaire). Le **taux de survie** des résidents (S = 0,85, IC à 95% = 0,81-0,88) était **supérieur** de 4% à celui des wapitis migrateurs (S = 0,81, IC à 95% = 0,76-0,86), mais sans différence statistique significative (p = 0,34, Fig. 1). La survie des biches résidentes n'était significativement plus élevée (p = 0,001) que celle des biches migratrices (S = 0,60, IC à 95% = 0,32-0,79 ; matériel supplémentaire, Annexe 1, Tableau A1) pendant une seule année, en 2009 (S = 0,96, IC à 95% = 0,87-0,99). La plus grande différence saisonnière en matière de survie entre les wapitis migrants et résidents s'est produite pendant **l'été** ($S_{résidentes}$ = 0,93, 95% CI = 0,90-0,96 ; $S_{migrantes}$=0.89, 25% CI=0,85-0,94), mais les rapports de risque ne différaient toujours pas (p = 0,14), pas plus que les taux de survie des migrants et des résidents au début (p = 0,59) ou à la fin de l'hiver (p = 0,36) (Fig. 1, matériel supplémentaire, Annexe 1, Tableau A1). **Ainsi**, nos résultats ont montré peu de différences dans la survie des femelles adultes entre les migrants et les résidents.

Tableau 1. Principaux modèles de risques proportionnels d'Andersen-Gill Cox pour les périodes de survie annuelle, estivale et au début de l'hiver des wapitis femelles adultes dans le parc national de Banff et ses environs, en Alberta (Canada), de 2002 à 2011. Sont indiqués le nombre de paramètres (*K*), la déviance (Dev), les poids du modèle AIC (ωi), les rapports de risque avec des intervalles de confiance à 95% et les valeurs p pour un rapport de risque significativement différent de 1. Les paramètres pris en compte étaient l'abondance des wapitis en hiver (c'est-à-dire la densité), le statut migratoire (Mig ; résidents = 0, migrants = 1), les précipitations mensuelles moyennes (en mm, Precip.) et les chutes de neige mensuelles moyennes en hiver (par exemple, neige précoce). Il convient de noter que les résultats pour la fin de l'hiver ne sont pas indiqués, car le modèle nul était le modèle le plus soutenu (annexe 1 du matériel supplémentaire)

Model parameter	*K*	Dev	ω_i	Hazard ratio	95% Hazard ratio	p
Annual						
(1 June–31 May)						
Precip	1	−676.6	0.32	0.63	0.33–1.18	0.15
Summer						
(1 June–30 Sept)						
Mig	1	−287.6	0.25	1.55	0.86–2.77	0.14
Early winter						
(1 Oct–31 Jan)						
Early snow	2	−133.6	033	2.99	1.12–7.95	0.03
Density				0.37	0.12–1.15	0.09

Le modèle de risques proportionnels de Cox le plus performant pour la survie annuelle des femelles adultes n'incluait que les effets des précipitations mensuelles totales (Tableau 1, Annexe 1 du matériel supplémentaire, Tableau A2). Il y avait une diminution de 7,5% (non standardisée) du risque de mortalité pour chaque augmentation de 1 mm des précipitations estivales moyennes, mais les coefficients du rapport de risque se chevauchaient 1 (HR = 0,63, IC à 95% = 0,33 à 1,18, p = 0,15). Nous **n'avons** trouvé **aucun** élément venant étayer notre hypothèse d'une augmentation de la survie des femelles adultes dépendante de la densité ($HR_{densité}$ = 1,01, IC à 95% = 0,69 à 1,48, p = 0,94), ni de différences entre les stratégies migratoires dans les effets de l'abondance sur la survie ($HR_{density*migrant}$ = 0,72, IC à 95% = 0,34 à 1,52, p = 0,39 ; Fig. 2).

Dans nos modèles saisonniers, la sélection des modèles a confirmé un effet du statut migratoire dans le modèle supérieur pour l'été, mais le deuxième modèle, très proche dans le classement (ΔAIC = 0,16), était simplement le modèle nul (Tableau 2). Nous présentons le modèle supérieur à des fins de discussion, mais soulignons les faibles effets du statut migratoire. Le modèle estival le plus performant a montré que les wapitis migrateurs

présentaient un risque de mortalité statistiquement faible, mais biologiquement significatif, supérieur de 55% à celui des résidents en été (Tableau 1, Annexe 1, Tableau A2, $HR_{migrant}$ = 1,55, IC à 95% = 0,86 à 2,77, p = 0,14), ce qui correspondait également à nos IF. Le **troisième** modèle estival (Annexe 1, Tableau A2 du matériel supplémentaire) n'a montré **aucun** effet de l'abondance sur la survie estivale (Fig. 2, $HR_{densité}$ = 0,92, IC à 95% = 0,54 à 1,59, p = 0,78) ni de différences entre les stratégies migratoires en termes de dépendance à la densité (Tableau 1, annexe 1 du matériel supplémentaire Tableau A2, $HR_{densité*migrant}$ = 1,06, 0,36 à 3,15, p = 0,92).

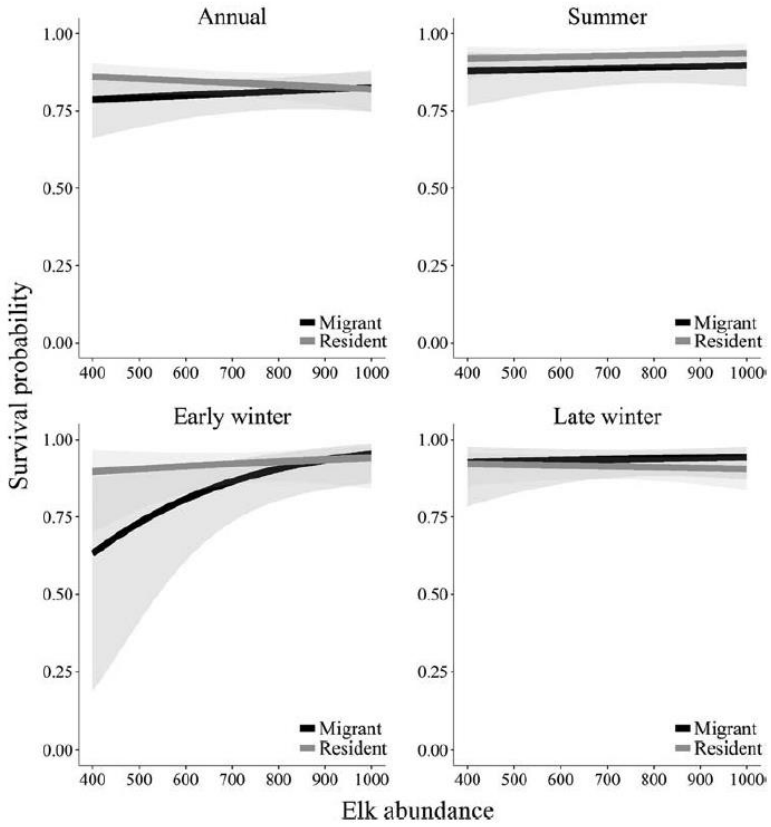

Figure 2. Probabilité de survie prévue pour les femelles élans adultes selon le modèle de Cox à risques proportionnels le plus performant, sur la base des observations de l'abondance des élans dans l'aire d'hivernage de Ya Ha Tinda pendant (**a**) toute l'année, (**b**) l'été (1er juin au 30 septembre), (**c**) au début de l'hiver (1er octobre-31 janvier) et (**d**) à la fin de l'hiver (1er février-30 mai) pour les biches adultes migrants et résidents dans et à proximité du parc national de Banff, en Alberta, au Canada, entre 2002 et 2011. Il convient de noter que la probabilité de survie a été estimée pour les migrants et les résidents en maintenant toutes les autres covariables de chaque modèle saisonnier (Tableau 2) constantes à leur moyenne

Au **début de l'hiver**, le modèle le plus performant incluait un effet d'augmentation du risque de mortalité avec des chutes de neige précoces plus importantes (Tableau 1, Annexe 1 du matériel supplémentaire, Tableau A2, $HR_{snowfall}$ = 2,99, IC à 95% = 1,12 à 7,95, p = 0,03) et un effet négatif mais faible de l'abondance des wapitis sur le risque de mortalité ($HR_{density}$ = 0,37, IC à 95 % = 0,12 à 1,15, p = 0,03). Les effets étaient similaires à ceux des deuxième et troisième modèles classés (matériel supplémentaire, Annexe 1, Tableau A2), qui montraient que les migrants avaient une survie globalement plus faible (Fig. 2, $HR_{migrant}$ = 0,70, IC à 95% = 0,41 à 1,01, p = 0,07) mais l'interaction entre l'abondance des wapitis et la stratégie de migration n'était pas significative (Annexe 1, Tableau A2 du matériel supplémentaire, HR densité*migrant = 0,25, IC à 95% = 0,03 à 2,04, p = 0,20).

Enfin, à la fin de l'hiver, le modèle nul sans covariables a été le plus soutenu par la sélection de modèles (matériel supplémentaire, Annexe 1, Tableau A2) et les rapports de risque à 95% chevauchaient 1,0 pour toutes les covariables (chutes de neige tardives : $HR_{snowfall}$ = 0,82, IC à 95% = 0,39 à 1,72, p = 0,60 ; densité des wapitis : $HR_{density}$ = 0,99, IC à 95% = 0,52 à 1,89, p = 0,98 ; statut migratoire : $HR_{density*migrant}$ = 0,70, IC à 95% = 0,33 à 1,51, p = 0,37).

L'âge des wapitis variait de 0 à 21 ans, avec une moyenne de 5,9 ans (n = 71, écart-type = 4,5). L'âge moyen des wapitis résidents (5,3 ans, écart-type = 4,3, n = 48) et des wapitis migrateurs (6,9 ans, écart-type = 4,5) ne différait pas (df = 69, p = 0,162). Nous signalons un effet important de l'âge sur le risque annuel de mortalité pour le sous-ensemble de données (HR = 2,37, IC à 95% = 1,42 à 3,96, p = 0,001), qui prédisait une augmentation de 12 % du risque de mortalité pour chaque année supplémentaire.

Tableau 2. Fonctions d'incidence cumulative (FIC) avec intervalles de confiance (IC) log-log à 95% pour six causes de mortalité pendant l'été (1er juin au 30 septembre), au début de l'hiver (1er octobre - 30 janvier) et à la fin de l'hiver (1er février - 30 mai), et nombre brut de décès (n) pour 106 décès confirmés de biches adultes dans le troupeau Ya Ha Tinda, dans et à proximité du parc national de Banff, en Alberta, au Canada, entre 2002 et 2011. Nous avons utilisé les tests de log-rank de Pepe-Mori pour vérifier si les CIF entre les biches adultes migrantes et résidentes étaient significativement différents en contrôlant chaque source de mortalité isolément (c'est-à-dire en ignorant toutes les autres causes de mortalité)

	Resident				Migrant				Pepi–Mori log-rank	
Period (fate)	n	CIF	95% CI lower	95% CI upper	n	CIF	95% CI lower	95% CI upper	χ^2	p
Summer										
grizzly	2	0.005	0.001	0.017	6	0.025	0.010	0.051	4.35	0.07
cougar	0	0.000	NA	NA	1	0.006	0.0005	0.028	1.61	0.32
wolf	3	0.012	0.005	0.023	5	0.022	0.007	0.052	1.83	0.22
hunter	3	0.008	0.002	0.024	0	0.000	NA	NA	1.82	0.08
other[a]	1	0.003	0.0003	0.014	1	0.004	0.0001	0.035	0.11	0.76
unknown	13	0.041	0.025	0.0639	10	0.052	0.025	0.083	0.14	0.71
Early winter										
grizzly	0	0.000	NA	NA	2	0.020	0.003	0.077	2.64	0.10
cougar	0	0.000	NA	NA	0	0.000	NA	NA	NA	NA
wolf	3	0.019	0.005	0.051	3	0.020	0.005	0.053	0.12	0.73
hunter	4	0.022	0.008	0.055	2	0.017	0.003	0.054	0.21	0.65
other	2	0.011	0.002	0.037	1	0.007	0.001	0.037	0.09	0.76
unknown	4	0.032	0.018	0.052	4	0.051	0.023	0.093	0.17	0.68
Late winter										
grizzly	0	0.000	NA	NA	0	0.000	NA	NA	NA	NA
cougar	4	0.008	0.002	0.024	1	0.006	0.001	0.029	0.31	0.58
wolf	7	0.026	0.012	0.048	0	0.000	NA	NA	3.52	0.06
hunter	2	0.008	0.002	0.028	0	0.000	NA	NA	1.00	0.32
other	6	0.014	0.006	0.029	2	0.015	0.008	0.025	0.19	0.66
unknown	7	0.033	0.016	0.061	5	0.025	0.009	0.054	0.36	0.55

[a]other = train or vehicle accident, etc.

Mortalité spécifique chez les femelles adultes

Nous avons enregistré un total de 106 décès parmi les 218 femelles adultes entre février 2002 et septembre 2011 (44 migrantes et 62 résidentes) pour lesquelles nous avons étudié la mortalité spécifique. Dans notre zone d'étude, principalement dépourvue de routes, nous avons inspecté les sites de mortalité en moyenne 17,3 jours (écart-type = 40,78) après leur détection initiale, ce qui a contribué à faire des mortalités inconnues la principale cause de décès (CIF = 0,06589, IC à 95% = 0,0455 à 0,0911, n = 43). Compte tenu de la fréquence élevée des mortalités inconnues, nous avons testé la censure informative des inconnues (c'est-à-dire si les inconnues avaient tendance à être similaires à une forme de mortalité connue) en suivant Murray et al. (2010), mais nous n'avons trouvé aucune corrélation forte entre les inconnues et un type de mortalité particulier, ce qui suggère que les inconnues étaient un mélange proportionnel de causes de mortalité connues. **De plus**, aucune tendance significative n'a été observée dans le temps de détection au cours de l'étude (régression

linéaire p = 0,51), ce qui suggère l'absence de biais temporel dans les formes de mortalité inconnues.

Dans l'ensemble, en ne tenant compte que des mortalités connues, la mortalité annuelle due à des causes connues était la plus élevée chez les loups (CIF = 0,03, IC à 95% = 0,02 à 0,06, n = 21), suivis par les autres (CIF = 0,0169, IC à 95% = 0,008 à 0,03, n = 13), les chasseurs humains (CIF = 0,0163, IC à 95% = 0,008 à 0,03, n = 11), les grizzlis (CIF = 0,0161, IC à 95% = 0,008 à 0,03, n = 10) et mortalité causée par les couguars (CIF = 0,008, IC à 95% = 0,0083 à 0,02, n = 6, Fig. 3). Bien que nous n'ayons constaté aucun cas de mortalité due à la famine dans notre étude, ceux-ci auraient pu être inclus dans la catégorie des causes de mortalité inconnues. Dans l'ensemble, la mortalité par cause spécifique différait entre les stratégies, les migrants étant principalement exposés à une mortalité plus élevée due aux grizzlis et les résidents à une mortalité plus élevée due à la chasse (Fig. 3, 4).

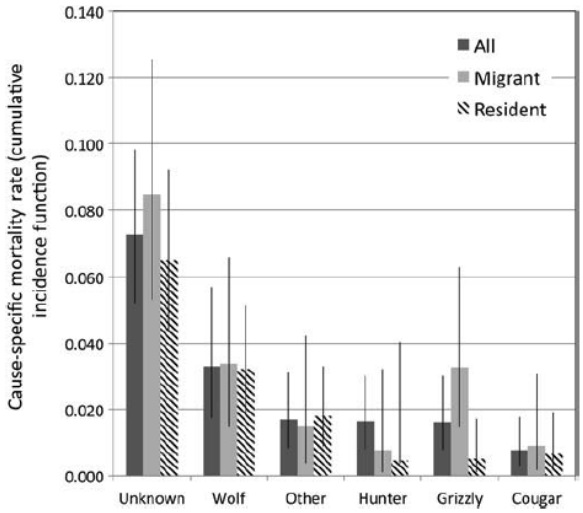

Figure 3. Mortalité par cause spécifique chez les biches adultes de la population de wapitis Ya Ha Tinda dans le parc national Banff et ses environs, en Alberta (Canada), entre 2002 et 2011. Les taux de mortalité sont estimés à l'aide de fonctions d'incidence cumulative (FIC) tenant compte des risques concurrents provenant de sources de mortalité simultanées, et sont présentés avec des intervalles de confiance à 95%

Nous avons ensuite examiné les **différences saisonnières** entre les stratégies des migrants et des résidents en matière de mortalité par cause spécifique. Les taux de mortalité causée par les loups n'étaient pas significativement différents (p = 0,22) en été pour les migrants (CIF = 0,02, IC à 95% = 0,007 à 0,05) par rapport aux résidents (CIF = 0,01, IC à 95% = 0,005 à 0,02), tandis que la mortalité causée par les loups chez les résidents dépassait celle des migrants au début de **l'hiver** (c'est-à-dire après le 180ème jour ; Fig. 4). **De même**, les taux de mortalité causée par les grizzlis étaient plus élevés (p = 0,07) chez les migrants (CIF = 0,02, IC à 95% = 0,01 à 0,05) que chez les résidents (CIF = 0,005, IC à 95% = 0,001 à 0,02) en été (Tableau 2), et la mortalité causée par les grizzlis a cessé à la mi-octobre pour tous les individus (Tableau 3, Figure 4). La mortalité causée par les chasseurs humains a atteint son maximum à la mi-décembre et les taux de mortalité annuels, mais la tendance apparente d'un effet plus marqué sur les résidents (CIF = 0,02, IC à 95% = 0,01 à 0,04) par rapport aux wapitis migrateurs (CIF = 0,008, IC à 95% = 0,001 à 0,03), n'était pas significativement différente (p = 0,15). Les taux globaux de mortalité causée par les couguars étaient faibles et similaires (p = 0,99) pour les élans migrateurs (CIF = 0,009, IC à 95% = 0,002 à 0,03) et les

élans résidents (CIF = 0,007, IC à 95% = 0,002 à 0,02), les cas de mortalité causée par les couguars étant concentrés vers la fin de la fin de l'hiver pour les résidents (Fig. 4).

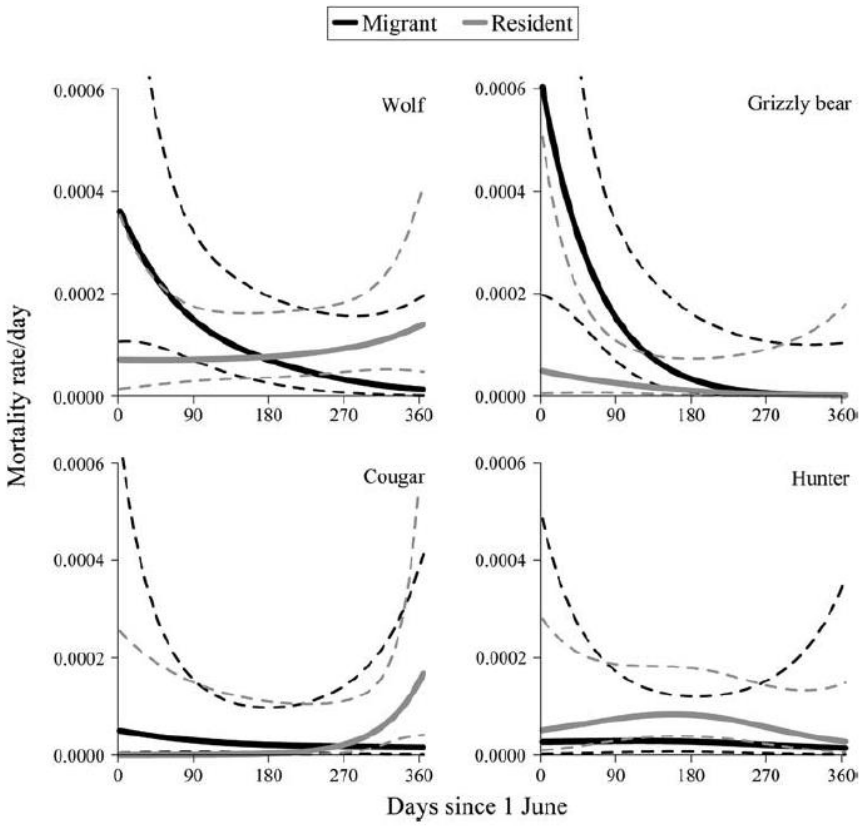

Figure 4. Taux de mortalité quotidien pour quatre causes de mortalité (loup, grizzli, couguar et chasseur humain) regroupées sur des années biologiques (du 1er juin au 31 mai) pour les wapitis femelles adultes migrants et résidents de la population de wapitis Ya Ha Tinda dans et à proximité du parc national Banff, en Alberta, au Canada, entre 2002 et 2011

Contrairement aux prédictions de l'hypothèse de dépendance à la densité, rien ne permettait de confirmer l'effet de l'abondance des wapitis sur le risque global de mortalité (Tableau 1, Fig. 5). La principale cause de mortalité, la prédation par les loups, **n'était pas non plus** dépendante de la densité (p = 0,95), tout comme la cinquième cause de mortalité, les couguars (p = 0,15), ce qui rejette l'hypothèse de la régulation par les prédateurs pour ces deux espèces. **En revanche**, les taux de prédation par les grizzlis et les humains étaient dépendants de la densité (Fig. 5), ce qui fournit certaines preuves d'une régulation par les prédateurs pour ces deux causes. Le risque annuel de mortalité par les grizzlis a augmenté de 33% pour chaque tranche supplémentaire de 100 wapitis dans l'aire d'hivernage (Fig. 5, HR = 4,92, IC à 95% = 1,21 à 20,06, p = 0,03). Le risque annuel de mortalité par les chasseurs a également augmenté d'environ 30 % pour 100 wapitis supplémentaires (Fig. 5, HR = 7,94, IC à 95% = 1,57, 40,20, p = 0,01).

La prédation **inconnue** (qui aurait pu inclure les mortalités liées à la famine) était inversement proportionnelle à la densité (HR = 0,31, IC à 95% = 0,16 à 0,60, p = 0,0005, Fig. 5), augmentant à des densités plus faibles. Ce schéma était contraire à celui prévu si les mortalités inconnues étaient réellement liées à la famine selon l'hypothèse de la dépendance à la densité basée sur la nourriture (Fig. 5). Si l'on regroupait tous les prédateurs non humains (grizzlis, couguars et loups combinés), on observait un soutien marginal à la dépendance à la densité

dans les taux de mortalité dus à la prédation, qui augmentaient à des densités plus élevées (HR = 1,89, IC à 95% = 0,96 à 3,71, p = 0,06). **Ainsi**, nous n'avons trouvé aucune preuve de l'hypothèse de la régulation alimentaire, mais seulement des preuves faibles de l'hypothèse de la régulation par les prédateurs, et ce uniquement pour les causes secondaires de mortalité, et non pour la cause principale, à savoir les loups.

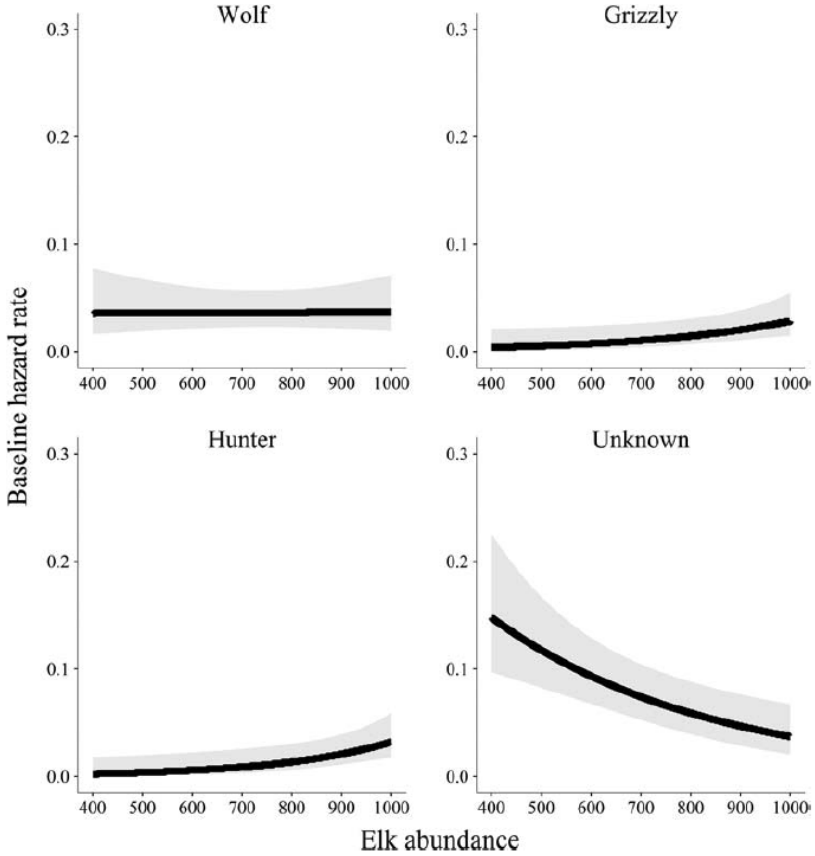

Figure 5. Fonctions de risque de base spécifiques à chaque cause pour les élans femelles adultes *Cervus elaphus* à partir de modèles de risques proportionnels de Cox sur la gamme d'abondance observée des élans, testant la mortalité dépendante de la densité pour (**a**) le loup, (**b**) le grizzli, (**c**) le chasseur humain et (**d**) les causes de mortalité inconnues en fonction de la densité des wapitis dans la population de Ya Ha Tinda dans et à proximité du parc national de Banff, en Alberta, au Canada, 2002-2011. Pour chaque cause de mortalité, toutes les autres causes de mortalité ont été fixées à zéro afin d'estimer l'effet de la densité et du statut migratoire sur la mortalité spécifique à chaque cause (voir le texte et Therneau et Grambsch 2000)

Survie des faons

Nous avons suivi la survie de 107 faons issus de 99 biches uniques, 55 migrantes et 52 résidentes, avec une moyenne de 26 faons (fourchette de 6 à 39) pour chacune des quatre années suivies. Les dates moyennes des observations en été (15 juillet) et en hiver (22 mars) n'ont pas varié entre les quatre années (non publié). Le meilleur modèle de survie des faons était une fonction du temps (été, hiver), de la période (début 2003/2004, fin 2010/2011) et du statut migratoire (migrateur, résident) (S{t+migcode+period}) (Annexe 1, Tableau A3 du matériel supplémentaire), mais il existait une **incertitude** importante dans le choix du modèle, cinq autres modèles présentant diverses combinaisons de temps (début/fin dans les cinq meilleurs modèles, importance variable pondérée = 0,97), de période (pondération AIC = 0,68) et de statut migratoire (pondération AIC = 0,55). **En fait**, le **modèle nul** avec un ΔAIC = 1,06 pouvait être considéré comme compétitif. Les estimations des paramètres pour tous les effets principaux chevauchaient zéro dans les cinq meilleurs modèles, à l'exception de la saison avec une survie plus faible en été β = -1,15, -1,930 à -0,379, p < 0,005).

Néanmoins, nous rapportons les estimations des paramètres et de la survie pour le modèle le mieux classé dans la Figure 6 et dans les documents supplémentaires. Il y avait des preuves modérées de surdispersion, avec c-hat = 1,54, mais le modèle n'a pas échoué au test GOF bootstrap (p = 0,4), et les modèles de survie **bayésiens** étaient similaires. Nous n'avons trouvé **aucune** différence dans la survie des faons entre les densités élevées et faibles, ni entre les deux stratégies migratoires (Figure 6, Annexe 1, Tableau A4 des documents supplémentaires). Essentiellement, la survie des faons était équivalente entre les deux périodes et entre les femelles migrantes et résidentes (Figure 6, Annexe 1, Tableau A5 du matériel supplémentaire). **Néanmoins**, la direction et l'ampleur de la différence étaient biologiquement significatives, les migrantes ayant une survie juvénile globalement inférieure d'environ 25% à celle des résidentes.

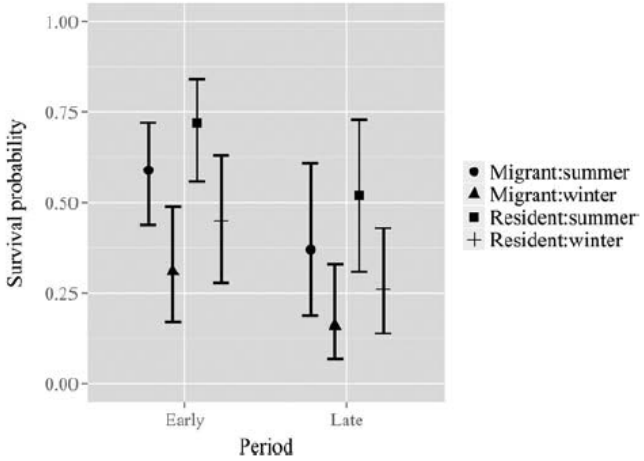

Figure 6. Survie des faons de cerf wapitis *Cervus elaphus* nés de femelles migrantes et résidentes, estimée à partir de modèles de marquage-observations (p > 0,95) dont le sort est connu, en été (45 jours, ~ 1er juin - 15 juillet) et en hiver (250 jours, du 16 juillet au 22 mars) au cours d'une période précoce à forte densité (2003, 2004) et d'une période tardive à faible densité (2009, 2010), avec des intervalles de confiance à 95%

DISCUSSION

Malgré les prévisions théoriques concernant la dépendance à la densité dans les taux de survie et la mortalité par cause spécifique, compte tenu de notre déclin d'environ 70% sur 10 ans (Boutin 1992, Messier 1994, Bonenfant et al. 2009), nous n'avons constaté qu'une faible dépendance à la densité dans la survie ou les principales causes de mortalité. **L'absence** de preuve d'une dépendance à la densité est d'autant plus surprenante que notre population a commencé à un niveau proche des estimations précédentes de la capacité de charge, K, soit environ 1 400 wapitis. Nous **n'avons** trouvé **aucune** preuve d'une augmentation de la mortalité liée à la famine à des densités plus élevées, même si la population a commencé à un niveau proche de la capacité de charge (Hebblewhite et al. 2006). Même si toutes les mortalités inconnues étaient dues à la famine, la relation entre la mortalité inconnue et l'abondance était inverse à celle prévue par la régulation alimentaire, ce qui rejette la régulation alimentaire. À la fin des années 1990, cette population a dépassé K pour atteindre 2 200 wapitis, alors que de graves préoccupations concernant le surpâturage ont été signalées dans l'aire d'hivernage, ce qui correspond aux prévisions potentielles de la régulation alimentaire. **Cependant**, la population a rapidement décliné (Hebblewhite et al. 2006) et nous pensons que cela était dû à une prédation élevée, mais indépendante de la densité. Tout comme pour l'absence de preuves de la régulation alimentaire, nous n'avons trouvé aucune preuve d'une forte régulation par les prédateurs. **Au contraire**, la prédation par les loups,

principale cause de mortalité connue, était indépendante de la densité, et seules des preuves de prédation dépendante de la densité par les chasseurs humains ou les grizzlis ont été trouvées, respectivement sur les résidents et les migrants.

De plus, le fait que ni la mortalité des adultes ni celle des juvéniles ne soit dépendante de la densité rejette également l'hypothèse de la régulation alimentaire. Les résidents n'ont pas connu de réponses plus dépendantes de la densité dans les taux de mortalité ou les taux vitaux spécifiques à une cause, comme le prévoyait l'hypothèse alimentaire ascendante, que les migrants, alors que la densité des wapitis diminuait. Du point de vue de la migration partielle, nous avons constaté peu de différences dans la survie des femelles adultes ou des juvéniles entre les stratégies des migrants et des résidents, ni de différence dans la dépendance à la densité, comme le prévoyait la théorie de la migration partielle (Lundberg 1988, Kaitala et al. 1993). **Au contraire**, nos résultats suggèrent que la prédation descendante a fortement limité, de manière indépendante de la densité, les wapitis résidents et migrants de manière plus ou moins égale dans notre population partiellement migratrice.

Nos **taux de survie** pour les adultes et les juvéniles sont parmi les plus bas rapportés dans des dizaines d'études (Raithel et al. 2007, Brodie et al. 2013). Dans une synthèse portant sur 2 746 femelles adultes réparties dans 45 populations (y compris les données de 2001 à 2005 provenant de notre zone d'étude, Hebblewhite et Merrill 2011), Brodie et al. (2013) ont montré que dans les populations de wapitis sans ou avec peu de loups et de pumas, le taux de survie des femelles adultes était de 0,934, soit supérieur à celui que nous avons observé (~ 0,83, IC = 0,80-0,87). Dans la synthèse de 46 études réalisée par Raithel et al. (2007), dont la majorité ne faisait pas l'objet d'une forte prédation, le taux de survie des femelles adultes était de 0,873, également supérieur à celui observé dans notre étude. La saisonnalité de la mortalité des femelles adultes dans notre étude confirme également l'importance de la prédation, car les taux de mortalité en été étaient similaires à ceux de l'hiver, contrairement à plus de 20 autres populations (Brodie et al. 2013) où la mortalité atteignait son pic à la fin de l'hiver.

Dans les systèmes où les prédateurs sont importants, comme le nôtre, la mortalité peut ne pas être prédominante en hiver, contrairement à ce que prédit la régulation alimentaire ascendante sur l'aire de répartition estivale/hivernale (Cook et al. 2004). Les taux de survie des juvéniles étaient également faibles par rapport aux synthèses récentes (Raithel et al. 2007, Griffin et al. 2011). Raithel et al. (2007) ont rapporté un taux de survie annuel des petits de 0,354 (0,06-0,72) sur 43 estimations provenant de 10 zones d'étude différentes. Nos estimations basées sur le marquage et la revue correspondent à des estimations de survie annuelle des faons d'environ 0,16-0,20 (Hebblewhite et Merrill 2011). **Bien sûr**, nos résultats ne suggèrent pas que la condition physique ne pourrait pas être un facteur important dans le risque de prédation (Ronget et al. 2017). **Cependant**, comme d'autres études récentes sur les systèmes loup-wapiti (Middleton et al. 2013), la forte pression de prédation à laquelle nos wapitis ont été confrontés laisse plutôt présager que les wapitis individuels devraient être en excellente condition physique en raison à la fois de la réduction de la concurrence alimentaire et des faibles taux de survie, qui réduisent les dépenses liées à la lactation pour les biches adultes. Ces **faibles** taux de survie, l'absence de mortalité liée à la famine et le déclin important de la population au cours de notre étude (Hebblewhite et al. 2006) corroborent

notre interprétation selon laquelle ce sont les forces descendantes, et non ascendantes, qui ont été les principaux facteurs limitant notre population (Sinclair 1989, Wittmer et al. 2005).

Compte tenu de la forte empreinte de la prédation et du déclin de la population, nous disposions de conditions idéales pour **tester** la **dépendance à la densité**. Les loups étaient la principale cause connue de mortalité des femelles adultes tout au long de l'année, tant pour les migrants que pour les résidents, et pourtant ils ne présentaient aucune dépendance à la densité discernable (Fig. 4), malgré un déclin concomitant d'au moins 50% de l'abondance des loups au cours de la même période (Eggeman et al. 2016). Les seules preuves de prédation dépendante de la densité provenaient de la chasse humaine en hiver et de la prédation par les grizzlis en été/début d'automne (Fig. 3, 4), et lorsque l'on regroupait tous les prédateurs non humains. La chasse humaine dépendante de la densité, qui a été signalée dans d'autres populations de wapitis (Varley et Boyce 2006), était plus fréquente chez les résidents en hiver. **Contrairement** à nos résultats, la prédation par les ursidés était généralement considérée comme largement indépendante de la densité, car les ursidés n'ont pas ou peu de réponse numérique à leurs proies. Nos taux de prédation par les grizzlis sur les adultes étaient plus élevés que ceux des études précédentes sur la mortalité des ongulés adultes (Boertje et al. 1988, Garrott et al. 2008), et plus fréquents chez les wapitis migrants se déplaçant vers l'ouest vers le parc national de Banff.

Bien que nous ne connaissions pas la mortalité spécifique des faons, les données préliminaires confirment que la prédation par les grizzlis est la principale cause de mortalité néonatale dans notre système (J. Berg, non publié). **Pourtant**, dans notre système, la prédation sur les juvéniles était indépendante de la densité et statistiquement équivalente entre les femelles migrantes et résidentes, bien que les migrantes aient paradoxalement connu un taux de survie plus faible (Figure 6). Middleton et al. (2013) ont également signalé un taux de survie plus faible chez les jeunes wapitis migrants dans l'est de Yellowstone. Nos résultats et ceux de Middleton et al. (2013) **contredisent** directement les prévisions selon lesquelles la migration serait une stratégie permettant de réduire le risque de prédation (Fryxell et al. 1988). **Au contraire**, les migrants semblent incapables d'échapper aux prédateurs dans ce système en raison de la diversité relativement élevée des prédateurs et de leur vaste aire de répartition (Hebblewhite et Merrill 2007). Au lieu de réagir à la densité, la survie des femelles adultes semblait être limitée par la saisonnalité et les conditions météorologiques, comme pour les autres populations de wapitis (Garrott et al. 2003), en particulier les précipitations mensuelles moyennes en été et l'accumulation de neige au début de l'hiver, mais, **fait intéressant**, **pas** à la fin de l'hiver. Les taux de prédation élevés, combinés à la rigueur de l'hiver et à la **sécheresse** pendant la saison de croissance, limitent clairement les migrants et résidents de manière indépendante de la densité. Il est important de noter que nous n'avons trouvé aucune preuve d'une tendance à l'augmentation ou à la diminution de la rigueur de l'hiver ou de la sécheresse pendant l'été (Eggeman et al. 2016), ce qui confirme que les effets climatiques limitaient simplement la population de manière stochastique.

La théorie prédateur-proie prédit que les prédateurs régulent les populations de proies à un équilibre de faible densité (Messier 1994). **Au contraire**, nos résultats ont montré que la mortalité causée par les prédateurs était indépendante de la densité, mais néanmoins importante, de sorte que la prédation était un **facteur limitant**, mais **pas** régulateur (Sinclair 1989).

Plusieurs explications possibles existent pour ces résultats. **Premièrement**, les modèles classiques prédateurs-proies sont dérivés de systèmes à **proie unique**, contrairement à notre système à **proies multiples** (Hebblewhite 2013). Messier (1995) a montré que dans les systèmes à **proies multiples** où les loups sont les principaux prédateurs, la réponse numérique des loups peut avoir une ordonnée à l'origine positive à de faibles densités de proies primaires en raison de la présence de **proies alternatives**. L'augmentation récente du nombre de proies alternatives telles que le cerf de Virginie dans notre système pourrait stimuler la réponse numérique des loups, entraînant une concurrence apparente entre les cerfs et les wapitis (Serrouya et al. 2015). **Ainsi**, dans les systèmes à **proies multiples**, la théorie prédit un modèle de taux de prédation plat ou inversement proportionnel à la densité en fonction de la densité des proies (Messier 1995), similaire à ce que nous avons observé (Fig. 4). **Une deuxième** explication est que la prédation ne dépend pas des proies, comme dans les modèles classiques de prédateurs-proies de type II de Holling.

De plus en plus d'éléments tendent à prouver que la dynamique entre les loups et les ongulés s'explique mieux par le rapport proies/prédateurs ou par des modèles dépendants des prédateurs qui incluent la compétition intraspécifique (Vucetich et al. 2002, 2011). **Par exemple**, dans la partie occidentale de la vallée de Bow, qui chevauche le parc national de Banff, Hebblewhite (2013) a constaté que la prédation par les loups dépendait du rapport. Bien que les modèles dépendants du rapport soient insatisfaisants d'un point de vue mécaniste (Vucetich et al. 2002), les modèles dépendants du rapport et ceux dépendants des prédateurs prédisent tous deux que le taux de prédation peut être inversement dépendant de la densité ou indépendant de la densité. L'un ou l'autre de ces modèles peut être fondamentalement déstabilisant, pouvant conduire à de faibles densités de proies (Vucetich et al. 2011, Hebblewhite 2013). Compte tenu de notre manque apparent de dépendance à la densité et de nos taux de prédation « stables » sur une large gamme d'abondance de wapitis, nos résultats sont cohérents avec la dynamique multi-proies ou la dépendance au rapport/prédateur plutôt qu'avec les prédictions de la dynamique classique prédateur unique-proie unique (Messier 1994).

Ces résultats suggèrent collectivement des déclins déstabilisés sans équilibre prévu à faible densité. Malgré ces prévisions, comme dans la vallée de Bow à Banff (Hebblewhite 2013) et à l'ouest de Yellowstone (Garrott et al. 2008), dans notre système, depuis 2014, les populations de wapitis se sont manifestement stabilisées (Hebblewhite, non publié). **Ainsi**, les études futures devraient continuer à tester les mécanismes de dépendance à la densité dans les modèles prédateur-proie.

Il existe toutefois deux alternatives à prendre en considération. **Premièrement**, le déclin simultané des loups et des wapitis dans notre système (l'abondance des loups et des wapitis était corrélée à r = 0,70, Eggeman et al. 2016) peut brouiller notre capacité à distinguer le top-down du bottom-up, car l'abondance des wapitis est peut-être tout autant liée à celle des loups. **Cependant**, comme nous avons constaté un effet globalement faible de l'abondance des wapitis sur nos modèles de survie, nous pourrions également conclure que l'abondance des loups n'a pas d'effet direct sur la survie des wapitis, ce qui est un résultat déroutant. **De plus**, l'abondance des loups est un mauvais indicateur du taux de prédation (Vucetich et al. 2011), et nous avons suivi les conseils de Boutin (1992) pour tester directement la prédation

dépendante de la densité à l'aide des taux de mortalité par cause spécifique. **Deuxièmement**, la faible puissance statistique pour détecter la dépendance à la densité peut expliquer notre incapacité à trouver une dépendance à la densité. Bien que certaines années (par exemple 2008, 2009) aient présenté des échantillons de petite taille (Annexe 1, Tableau A1 du matériel supplémentaire), nous avons en moyenne équipé d'un collier émetteur environ 40 femelles résidentes et 24 femelles migrantes chaque année.

Une analyse rétrospective de la puissance suggère que nous aurions pu avoir une puissance de 80% pour détecter une différence de 2,5% dans la survie des femelles adultes, ce qui corrobore notre interprétation selon laquelle nos résultats étaient réels. Nos résultats concernant les faons marqués et revus ont toutefois pu être davantage influencés par la taille des échantillons. **Cependant**, la théorie du cycle biologique prédit des changements plus spectaculaires dans la survie des faons (de l'ordre de 20 à 40% d'augmentation de la survie), que nous n'avons pas pu observer avec les 107 faons revus. Nous pensons donc que nos résultats corroborent faiblement l'hypothèse d'une dépendance à la densité dans ce système à forte prédation.

La survie équivalente entre les stratégies peut être le résultat d'un comportement migratoire dépendant des conditions de la population des wapitis. La plupart des études antérieures sur les ongulés, y compris la nôtre, supposaient un comportement migratoire fixe (Hebblewhite et Merrill 2011, Middleton et al. 2013). Récemment, **cependant**, Gaillard (2013) a averti qu'un suivi à long terme des individus était nécessaire pour déterminer les avantages des différentes stratégies migratoires en termes d'aptitude physique. Dans notre population, Eggeman et al. (2016) ont présenté des preuves que les biches individuelles changeaient de stratégie à environ 15% par an, en fonction de la densité. Lorsque la densité était élevée, les individus étaient plus susceptibles de passer d'une stratégie résidente à une stratégie migratoire, et vice versa lorsque la densité était plus faible (Eggeman et al. 2016). **Ainsi**, le passage d'une stratégie à l'autre en fonction de la densité pourrait annuler la dépendance à la densité dans les taux de survie, car les wapitis adoptent en temps réel la stratégie la plus favorable sur le plan démographique. Le choix de la stratégie migratoire d'une année à l'autre peut s'opérer selon une distribution libre idéale (Gaudry et al. 2015), qui prédit en effet des gains de fitness équivalents entre les stratégies migratoires, comme nous l'avons observé. Le changement dépendant de la densité, mais les taux de survie indépendants de la densité suggèrent que le comportement peut équilibrer le ratio de migrants et de résidents dans cette population, et les taux démographiques équivalents prédisent un ratio d'environ 50/50 entre migrants et résidents. **En effet**, Eggeman et al. (2016) ont signalé des changements dans le rapport M:R au cours de la période 2002-2012, avec une moyenne de 52% de migrants (y compris les migrants mixtes) contre 46% de résidents en 2010-2012. **Ainsi**, des taux de survie équivalents et faibles sont cohérents avec la fréquence des changements. La forte limitation descendante des migrants et résidents par les loups et autres prédateurs met en évidence les lacunes des théories actuelles. Nos résultats remettent en question la théorie classique prédateur-proie qui prédit une prédation dépendante de la densité, ainsi que les théories sur la régulation des stratégies des migrants et des résidents au sein des populations partiellement migratrices. Les systèmes comportant plusieurs prédateurs constituent un défi pour les écologistes qui doivent développer de meilleurs modèles intégrant la théorie prédateur-proie et la théorie de la migration.

References

Andersen, P. K. and Gill, R. D. 1982. Cox's regression model for counting processes: a large sample study. – Ann. Stat. 10: 1100–1120.

Arnold, T. W. 2010. Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. – J. Wildl. Manage. 74: 1175–1178.

Barton, K. 2016. MuMIn: multi-model inference. – R package ver. 1.15.6, < http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn > accessed 10 Aug 2016.

Boertje, R. D. et al. 1988. Predation on moose and caribou by radio-collared grizzly bears in east central Alaska. – Can. J. Zool. 66: 2492–2499.

Bolger, D. T. et al. 2008. The need for integrative approaches to understand and conserve migratory ungulates. – Ecol. Lett. 11: 63–77.

Bonenfant, C. et al. 2005. Can we use the young: female ratio to infer ungulate population dynamics? An empirical test using red deer *Cervus elaphus* as a model. – J. Appl. Ecol. 42: 361–370.

Bonenfant, C. et al. 2009. empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. – Adv. Ecol. Res. 41: 313–357.

Boutin, S. 1992. Predation and moose population-dynamics – a critique. – J. Wildl. Manage. 56: 116–127.

Brodie, J. et al. 2013. Relative influence of human harvest, carnivores and weather on adult female elk survival across western North America. – J. Appl. Ecol. 50: 295–305.

Bunnefeld, N. et al. 2011. A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. – J. Anim. Ecol. 80: 466–476.

Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edn. – Springer.

Caughley, G. 1979. What is this thing called carrying capacity? – In: Boyce, M. S. and Hayden-Wing, L. D. (eds), North American elk: ecology, behaviour and management, Univ. of Wyoming Press, Laramie, WY, pp. 2–8.

Chapman, B. B. et al. 2011. The ecology and evolution of partial migration. – Oikos 120: 1764–1775.

Cook, J. G. et al. 2004. Effects of summer–autumn nutrition and parturition date on reproduction and survival of elk. – Wildl. Monogr. 155: 1–61.

Eacker, D. R. et al. 2016. Annual elk calf survival in a multiple carnivore system. – J. Wildl. Manage. 80: 1345–1359.

Eggeman, S. 2012. Migratory behavior and survival of adult female elk in a partially migratory population. – Univ. of Montana, Missoula, MT.

Eggeman, S. L. et al. 2016. Behavioural flexibility in migratory behaviour in a long-lived large herbivore. – J. Anim. Ecol. 85: 785–797.

Festa-Bianchet, M. et al. 2003. Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. – J. Anim. Ecol. 72: 640–649.

Fieberg, J. and DelGiudice, G. D. 2009. What time is it? Choice of time origin and scale in extended proportional hazards models. – Ecology 90: 1687–1697.

Fryxell, J. M. and Sinclair, A. R. E. 1988. Causes and consequences of migration by large herbivores. – Trends Ecol. Evol. 3: 237–241.

Fryxell, J. M. et al. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? – Am. Nat. 131: 781–798.

Gaillard, J. M. 2013. Assessing fitness consequences of migratory tactics requires long-term individually based monitoring. – Ecology 94: 1261–1264.

Gaillard, J. M. et al. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. – Trends Ecol. Evol. 13: 170–170.

Garrott, R. A. et al. 2003. Climate-induced variation in vital rates of an unharvested large-herbivore population. – Can. J. Zool. 81: 33–45.

Hebblewhite, M. and Merrill, E. H. 2011. Demographic balancing of migrant and resident elk in a partially migratory population through forage–predation tradeoffs. – Oikos 120: 1860–1870.

Hebblewhite, M. et al. 2006. Is the migratory behavior of montane elk herds in peril? The case of Alberta's Ya Ha Tinda elk herd. – Wildl. Soc. Bull. 34: 1280–1294.

Hebblewhite, M. et al. 2008. A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. – Ecol. Monogr. 78: 141–166.

Hebblewhite, M., J. et al. 2018. Data from: Density-independent predation affects migrants and residents equally in a declining partially migratory elk population. – Dryad Digital Repository, <https://datadryad.org/resource/doi:10.5061/dryad.80hs7k1 >.

Heisey, D. M. and Patterson, B. R. 2006. A review of methods to estimate cause-specific mortality in presence of competing risks. – J. Wildl. Manage. 70: 1544–1555.

Holling, C. S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European sawfly. – Can. Entomol. 91: 293–320.

Hosmer, D. W. et al. 2008. Applied survival analysis: regression modeling of time-to-event data, 2nd edn. – Wiley.

Kaitala, A. et al. 1993. A theory of partial migration. – Am. Nat. 142: 59–81.

Lundberg, P. 1988. The evolution of partial migration in birds. – Trends. Ecol. Evol. 3: 172–175.

Lunn, M. and McNeil, N. 1995. Applying Cox regression to competing risks. – Biometrics 51: 524–532.

Mduma, S. et al. 1999. Food regulates the Serengeti wildebeest: a 40-year record. – J. Anim. Ecol. 68: 1101–1122.

Messier, F. 1994. Ungulate population-models with predation – a case study with the North American moose. – Ecology 75: 478–488.

Messier, F. 1995. On the functional and numeric responses of wolves to changing prey density. – In: Carbyn, L. N. et al. (eds), Ecology and conservation of wolves in a changing world. Can. Circumpolar Inst., pp. 187–198.

Middleton, A. D. et al. 2013. Animal migration amid shifting patterns of phenology and predation: lessons from a Yellowstone elk herd. – Ecology 94: 1245–1256.

Garrott, R. A. et al. 2008. The Madison headwaters elk herd: transitioning from bottom–up regulation to top–down limitation – In: Garrott, R-.A. et al. (eds), The ecology of large mammals in central Yellowstone: 16 years of integrated studies. Academic Press, pp. 489–518.
Gaudry, W. et al. 2015. Partial migration or just habitat selection? A case study of roe deer (*Capreolus capreolus*) seasonal movements in an Alpine population. – J. Mamm. 96: 502–510.
Gelman, A. 2008. Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. – Stat. Med. 27: 2865–2873.
Griffin, K. et al. 2011. Neonatal mortality of elk driven by climate, predator phenology and predator diversity. – J. Anim. Ecol. 80: 1246–1257.
Hamlin, K. L. et al. 2000. Evaluating the accuracy of ages obtained by two methods for Montana ungulates. – J. Wildl. Manage. 64: 441–449.
Hebblewhite, M. 2013. Consequences of ratio-dependent wolf predation on elk population dynamics. – Popul. Ecol. 55:511–522.
Hebblewhite, M. and Merrill, E. 2007. Multi-scale wolf predation risk for elk: does migration reduce the risk? – Oecologia 152: 377–387.
Sinclair, A. R. E. and Arcese, P. 1995. Population consequences of predation-sensitive foraging: the Serengeti wildebeest. – Ecology 76: 882–891.
Taylor, C. M. and Norris, D. R. 2007. Predicting conditions for migration: effects of density dependence and habitat quality. – Biol. Lett. 3: 280–283.
Therneau, T. 2015. A package for survival analysis in S. – R package ver. 2.38, < http://CRAN.R-project.org/package=survival > accessed 10 Aug 2016.
Therneau, T. M. and Grambsch, P. M. (eds) 2000. Modeling survival data: extending the Cox-model. – Springer.
Varley, N. and Boyce, M. S. 2006. Adaptive management for reintroductions: updating a wolf recovery model for Yellowstone National Park. – Ecol. Model. 193: 315–339.
Vucetich, J. A. et al. 2002. The effect of prey and predator densities on wolf predation. – Ecology 83: 3003–3013.
Murray, D. L. et al. 2010. Death from anthropogenic causes is partially compensatory in recovering wolf populations. – Biol. Conserv. 143: 2514–2524.
Mysterud, A. et al. 2011. Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – a role for density dependence? – Oikos 120: 1817–1825.
Raithel, J. D. et al. 2007. Impact of spatial and temporal variation in calf survival on the growth of elk populations. – J. Wildl. Manage. 71: 795–803.
Rebora, P. et al. 2014. Bshazard: nonparametric smoothing of the hazard function. – R package ver. 1.0, < http://CRAN.R-project.org/package=bashazard > accessed 10 Aug 2016.
Ronget, V. et al. 2017. The 'evo-demo' implications of condition-dependent mortality. – Trends Ecol. Evol. 32: 909–921.
Serrouya, R. et al. 2015. Using predator–prey theory to predict outcomes of broadscale experiments to reduce apparent competition. – Am. Nat. 185: 665–679.
Sinclair, A. R. E. 1989. Population regulation of animals. – In: Cherret, J. M. (ed.), Ecological concepts. Blackwell, pp. 197–241.
Vucetich, J. A. et al. 2011. Predicting prey population dynamics from kill rate, predation rate and predator–prey ratios in three wolf–ungulate systems. – J. Anim. Ecol. 80: 1236–1245.
White, G. C. and Burnham, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. – Bird Study Suppl. 46: 120–138.
Wilmers, C. C. and Levi, T. 2013. Do irrigation and predator control reduce the productivity of migratory ungulate herds? – Ecology 94: 1264–1270.
Wilmers, C. C. et al. 2007. A perfect storm: the combined effects on population fluctuations of autocorrelated environmental noise, age structure and density dependence. – Am. Nat. 169: 673–683.
Wittmer, H. U. et al. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. – Oecologia 144: 257–226.

Supplementary material (available online as Appendix oik-05304 at < www.oikosjournal.org/appendix/oik-05304 >). Appendix 1.