Impact des variations spatiales et temporelles de la survie des faons sur la croissance des populations de cerfs wapitis

Research Article

Impact of Spatial and Temporal Variation in Calf Survival on the Growth of Elk Populations

JAROD D. RAITHEL,[1] *Wildlife Biology Program, Department of Ecosystem and Conservation Sciences, The University of Montana, Missoula, MT 59812, USA*
MATTHEW J. KAUFFMAN,[2] *Division of Biological Sciences, The University of Montana, Missoula, MT 59812, USA*
DANIEL H. PLETSCHER, *Wildlife Biology Program, Department of Ecosystem and Conservation Sciences, The University of Montana, Missoula, MT 59812, USA*

Résumé

L'impact réel d'un taux vital sur la croissance démographique (λ) est déterminé à la fois par l'influence relative du taux vital sur λ (élasticité) et par son ampleur de variabilité. Nous avons estimé les taux moyens de survie et de reproduction chez le cerf wapiti (*Cervus elaphus*) ainsi que la variation spatiale et temporelle de ces taux à partir de 37 sources situées principalement dans la région des Rocheuses et le nord-ouest des États-Unis. Nous avons supprimé la variance d'échantillonnage des estimations de la variance du processus à la fois au sein des ensembles de données sur les taux vitaux et entre ceux-ci à l'aide de la méthode de réduction de la variance mise au point par White (2000). Les **élasticités** déterministes calculées à partir d'un modèle matriciel de population paramétré avec ces taux vitaux moyens ont classé la survie des femelles adultes (e_{Scow} = 0,869) bien au-dessus de celle des faons (e_{Scalf} = 0,131). **Cependant**, la **variance** du processus dans la survie des faons ($\hat{\sigma}^2_{Scalf}$ = 0,039) était plus de 11 fois supérieure à la variance du processus dans la survie des femelles ($\hat{\sigma}^2_{Scow}$ = 0,003) dans l'ensemble des ensembles de données et 10 fois supérieure en moyenne ($\hat{\sigma}^2_{Scalf}$ = 0,020 ; $\hat{\sigma}^2_{Scow}$ = 0,002) dans les études. Nous avons mené une analyse de simulation des étapes de la vie afin d'intégrer à la fois les modèles d'élasticité des taux vitaux et les estimations empiriques de la variabilité afin d'identifier les taux vitaux les plus influents dans la dynamique des populations de wapitis. L'ampleur considérable de la variation de la survie des faons expliquait 75% de la variation des taux de croissance de la population générés à partir de 1 000 réplications de la matrice, contre seulement 16% de la variation de λ expliquée par la variation de la survie des femelles. La variation de la survie des faons a un impact considérable sur la croissance de la population de wapitis et remet en question l'utilité de l'analyse classique de l'élasticité seule pour orienter leur gestion. Ces résultats suggèrent également que la majorité de la variabilité interannuelle que les gestionnaires de la faune sauvage documentent dans les recensements de wapitis à la fin de l'hiver et au printemps est attribuable à la variation de la survie des faons au cours de l'année précédente et moins influencée par la variation de la récolte des femelles au cours de l'automne précédent. Pour atteindre les objectifs en matière de taille de la population de wapitis, les gestionnaires devraient tenir compte de la variation inhérente à la survie des petits et de sa sensibilité apparente à la gestion, en plus de la chasse des femelles. (JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT 71(3) : 795-803 ; 2007).

MOTS CLÉS : *Cervus elaphus*, élasticité, wapiti, analyse de simulation du cycle de vie, modèles de population matriciels, croissance démographique, sensibilité, survie, variance, taux vitaux.

INTRODUCTION

Le paradigme actuel en matière d'analyse de sensibilité, qui consiste à utiliser des élasticités analytiques pour identifier et cibler le taux vital qui exerce la plus grande influence sur le taux de croissance démographique, λ, a considérablement amélioré l'efficacité de la gestion des populations d'animaux sauvages (Crouse et al. 1987, Heppell et al. 1994, Buenau et Gerber 2004). **Cependant**, l'impact global d'un taux vital sur la croissance démographique dépend à la fois de son influence sur λ (élasticité) et de l'ampleur de son changement (variabilité ; Wisdom et Mills 1997 ; Gaillard et al. 1998, 2000 ; Wisdom et al. 2000 ; Mills et al. 1999, 2001). Chez les grands herbivores, la survie des adultes est systématiquement identifiée comme le taux vital présentant la plus grande élasticité ; en revanche, λ est relativement insensible à la survie des petits (Escos et al. 1994 ; Walsh et al. 1995 ; Gaillard et al. 1998, 2000 ; Eberhardt 2002 ; Garrott et al. 2003). Chez le cerf wapiti (*Cervus elaphus*), la survie des adultes a été identifiée il y a 25 ans comme le taux vital spécifique au stade qui a la plus grande influence sur le taux de croissance de la population (Nelson et Peek 1982). **Cependant**, c'est la variabilité naturelle des taux vitaux, et non leur élasticité, qui détermine fondamentalement la variation spatiale et temporelle de λ.

Certains **taux vitaux** sont relativement constants dans le temps et l'espace, tandis que d'autres sont intrinsèquement très variables (Gaillard et Yoccoz 2003, Owen-Smith et Mason 2005). Gaillard et al. (1998, 2000) ont passé en revue de nombreuses études à long terme sur les grands herbivores et ont conclu que la survie annuelle des jeunes varie considérablement par rapport à la survie des adultes d'âge mûr selon les espèces, les environnements et les causes spécifiques de mortalité. Ces études (ainsi que celle d'Unsworth et al. 1999) **suggèrent** que la survie des juvéniles pourrait être le principal facteur déterminant de la dynamique des populations de grands herbivores. Il est de plus en plus reconnu que des taux vitaux relativement peu élastiques peuvent avoir un impact important s'ils sont très variables (Mills et al. 1999, Wisdom et al. 2000, Coulson et al. 2005). Chez le wapiti, la survie des petits présente une grande variabilité temporelle et spatiale par rapport aux taux relativement constants de survie des femelles adultes. Dans l'ouest de l'Amérique du Nord, les taux annuels de survie des wapitis rapportés variaient de 0,060 à 0,720 chez les petits (Singer et al. 1997, Smith et al. 1997, Raithel 2005 ; Tableau 1 pour la liste complète des références) et de 0,640 à 0,999 chez les femelles (Unsworth et al. 1993, Kunkel et Pletscher 1999, Ballard et al. 2000, Raithel 2005 ; Tableau 1). La plus grande variation temporelle de la survie dans les études variait de 0,135 à 0,624 chez les faons (Singer et al. 1997) et de 0,64 à 0,89 chez les femelles (Kunkel et Pletscher 1999).

Nous avons évalué l'impact de la variabilité observée des taux vitaux des wapitis sur le taux de croissance de la population à l'aide de l'analyse de simulation des étapes de la vie (LSA). L'analyse de simulation des étapes de la vie intègre à la fois les taux vitaux moyens rétrospectifs et leur variabilité inhérente dans un cadre basé sur la simulation, en partant du principe que la variation observée dans le passé est indicative de la façon dont les taux vitaux pourraient varier à l'avenir (Wisdom et Mills 1997, Wisdom et al. 2000, Mills et al. 2001). L'analyse de simulation des **étapes** de la vie présente l'avantage de permettre le calcul d'un coefficient de détermination spécifique aux taux vitaux (r^2) en effectuant une régression asymptotique sur chaque taux vital, tandis que les autres taux varient simultanément. La valeur r^2 associée à chaque taux vital représente la proportion de la variation des taux de

croissance simulés de la population (générés pour chaque réplique de la matrice attribuable à la variation potentielle de ce taux vital (Mills et Lindberg 2002).

Nos principaux objectifs étaient les suivants : **1**) estimer les taux vitaux moyens des wapitis et la variation potentielle de chaque taux dans des types d'habitats, des densités de population de wapitis, des rapports entre les sexes, des structures d'âge, des compositions et densités de prédateurs, des conditions climatiques et des régimes de gestion très différents ; **2**) calculer la sensibilité de λ aux changements de chaque taux vital à l'aide d'élasticités ; **3**) déterminer l'ampleur de la variation de λ expliquée par la variation de chaque taux vital à l'aide de l'analyse LSA ; et **4**) interpréter comment ces résultats pourraient être appliqués à la gestion des wapitis afin d'atteindre efficacement des objectifs spécifiques en matière de population.

Tableau 1. Statistiques sommaires sur les taux de survie et de gestation des wapitis par classe d'âge utilisées pour paramétrer le modèle matriciel pour l'analyse d'élasticité ($\bar{x}$ taux vitaux) et l'analyse de simulation des étapes de la vie (taux vitaux moyens et variance du processus) recueillies à partir de 37 études menées principalement dans les Rocheuses et le nord-ouest des États-Unis entre 1935 et 2005

Vital rate	Total data sources	Total point estimates[a]	Total geographic locations	Total animal yr[b]	Grand $\bar{x}$	Min.	Max.	Total variance S^{2c}	Total process variance $\hat{\sigma}^{2d}$	% of total variance attributable to process	References[e]
Calf survival rate	10	43	13	1,353	**0.354**	0.060	0.720	0.04341	**0.03854**	88.8	16, 22, 25, 26, 29, 32, 34, 35, 36, 37
F survival rate	12	46	13	1,838	**0.873**	0.640	0.999	0.00629	**0.00336**	53.4	17, 18, 19, 20, 21, 24, 27, 28, 29, 30, 33, 34
Yearling survival					0.883				0.00420		
Prime-age survival					0.894				0.00336		
Old-age survival					0.868				0.00336		
Senescent survival					0.724				0.00588		
Yearling pregnancy rate	17	29	15	>1,167	**0.198**	0.000	0.500	0.01902	**0.01508**	79.3	1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 23, 29, 31
Yearling fecundity					0.099						
Prime-age pregnancy rate	12	25	14	2,499	**0.928**	0.781	0.988	0.00236	**0.00126**	53.4	2, 7, 8, 11, 12, 13, 14, 23, 29, 31, 32, 34
Prime-age fecundity					0.464						
Old-age pregnancy rate	7	8	6	254	**0.864**	0.750	0.950	0.00578	**0.00250**	43.3	2, 5, 8, 11, 12, 29, 32
Old-age fecundity					0.432						
Senescent pregnancy rate	6	8	4	115	**0.530**	0.370	0.692	0.01643	**0.00647**	39.4	2, 8, 11, 12, 23, 31
Senescent fecundity					0.265						

[a] Individual point estimates are annual vital rates.
[b] Total animal yr represents the cumulative sample size across studies.
[c] S^2 denotes the total variance (both process and sampling variance).
[d] $\hat{\sigma}^2$ denotes solely process variance present in each vital-rate data set.
[e] 1. Murie (1951); 2. Cheatum and Gaab (1952); 3. Kittams (1953); 4. Buechner and Swanson (1955); 5. Hancock (1957); 6. Blouch and Moran (1965); 7–9. Greer (1965, 1966, 1968); 10. Cole (1969); 11. Flook (1970); 12. Knight (1970); 13. Trainer (1971); 14. Moran (1973); 15. Follis and Spillett (1974); 16. Schlegel (1976); 17. Freddy (1987); 18. Leptich and Zager (1991); 19. Bureau (1992); 20. Unsworth et al. (1993); 21. Stussy et al. (1994); 22. Myers et al. (1996); 23. Noyes et al. (1996); 24. Cole et al. (1997); 25. Singer et al. (1997); 26. Smith et al. (1997); 27. Kunkel and Pletscher (1999); 28. Ballard et al. (2000); 29. Hamlin and Ross (2002); 30. Lubow et al. (2002); 31. Noyes et al. (2002); 32. Zager et al. (2002); 33. Garrott et al. (2003); 34. Raithel (2005); 35. D. Vales, Muckleshoot Indian Tribe, unpublished data; 36. S. M. Barber, University of Minnesota, Saint Paul, personal communication; P. J. White, National Park Service, personal communication; and L. D. Mech, United States Geological Survey, personal communication; 37. S. L. Findholt and B. K. Johnson, Oregon Department of Fish and Wildlife, personal communication.

MATERIEL et METHODES

Construction du modèle matriciel généralisé

Nous avons modélisé le cycle de vie des wapitis à l'aide de cinq classes d'âge : les faons (0 an), les yearlings (1 an), les adultes d'âge mûr (2 à 9 ans), les adultes âgés (10 à 14 ans) et les adultes sénescents (≥15 ans ; Fig. 1). Nous avons défini les limites des classes d'âge afin de refléter les différences connues en matière de survie et de fécondité spécifiques à chaque âge, dans les limites des ensembles de données disponibles. Nous avons inclus à la fois une classe d'adultes âgés et une classe d'adultes séniles, car le déclin de la survie des wapitis (Houston 1982, Kunkel et Pletscher 1999, Garrott et al. 2003) peut survenir avant la sénescence reproductive (Cheatum et Gaab 1952, Greer 1966, Flook 1970), comme chez d'autres grands herbivores (Gaillard et al. 2000).

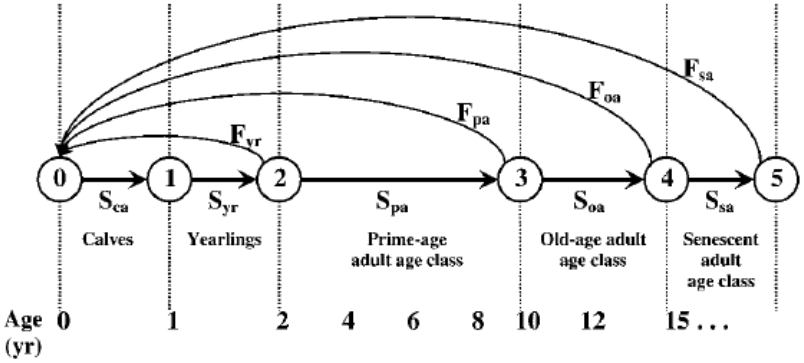


Figure 1. Modèle du cycle de vie des wapitis comprenant 5 classes d'âge : faons (0 an), yearlings (1 an), adultes d'âge mûr (2 à 9 ans), adultes âgés (10 à 14 ans) et adultes sénescents (≥15 ans). Les taux vitaux sont la survie des faons (S_{ca}), la survie des yearlings (S_{yr}), la survie des adultes dans la force de l'âge (S_{pa}), la survie des adultes âgés (S_{oa}), la survie des adultes sénescents (S_{sa}), la fécondité des yearlings (F_{yr}), la fécondité des adultes dans la force de l'âge (F_{pa}), la fécondité des adultes âgés (F_{oa}) et la fécondité des adultes sénescents (F_{sa}). La représentation graphique suit Gaillard et al. (2000)

Nous avons construit une matrice structurée par âge, basée sur les femelles et les pulsations prénatales (Caswell 2000), avec un intervalle de projection d'un an (matrice 15 × 15 ; Raithel 2005). Nous avons attribué des valeurs de survie et de fécondité spécifiques à l'âge égales à tous les wapitis de chaque classe d'âge. À la suite de Peek et al. (2002), nous avons utilisé un recensement prénatal, car les estimations annuelles de l'abondance des wapitis et de la composition des troupeaux sont généralement indexées pendant l'hiver ou au début du printemps, avant la naissance des nouveaux veaux. **Par conséquent**, les éléments non nuls de la matrice dans la ligne supérieure sont le produit de la fécondité des classes d'âge matures et de la survie des faons. Les femelles peuvent devenir reproductrices dès leur deuxième année (à l'âge d'un an) ; ainsi, les femelles âgées ≥2 ans sont autorisées à se reproduire dans le modèle. Pour estimer la production de jeunes femelles dans les calculs de fécondité, nous avons supposé un rapport de sexe de 50/50 à la naissance, ce qui est typique pour les wapitis lorsque les échantillons sont importants ou que les données sont recueillies sur plusieurs années (Johnson 1951, Schlegel 1976). Nous avons également supposé que la survie des faons ne différait pas entre les sexes (Singer et al. 1997, Hamlin et Ross 2002, Raithel 2005) et avons inclus les taux de survie issus d'études qui regroupaient les sexes dans les estimations de la survie des veaux.

La **fécondité** est le produit du taux de gestation, du taux de survie intra-utérine et du nombre de faons nés par femelle gestante. Nous avons fixé le nombre de faons nés à 1 dans les calculs matriciels, car les naissances multiples se produisent avec une fréquence <1% chez le cerf wapiti des Rocheuses (*C. e. nelsoni* ; Kittams 1953, Flook 1970). **L'état de gestation** est généralement évalué à la fin de l'automne ou au début de l'hiver en examinant les femelles abattues (Cheatum et Gaab 1952 ; Greer 1966 ; Noyes et al. 1996, 2002) et à la fin de l'hiver ou au printemps par la présence de la protéine B spécifique de la gestation (PSPB) dans le sang (Zager et al. 2002). Il existe peu de données empiriques quantifiant la mortalité intra-utérine dans les troupeaux de wapitis exempts de brucellose (*Brucella abortus*), mais on pense qu'elle est rare, sauf lorsque les femelles maternelles sont soumises à de sévères restrictions nutritionnelles pendant l'hiver ou le printemps (Thorne et al. 1976).

En raison de la rareté des estimations empiriques de la survie intra-utérine, nous avons fixé ce taux à un, suivant Nelson et Peek (1982) ; **ainsi**, nous avons estimé la fécondité dans notre

modèle basé sur les femelles comme étant le taux de gestation multiplié par 0,5 pour tenir compte des veaux mâles.

Sources de données et estimation des taux vitaux

Nous avons caractérisé la gamme naturelle de variabilité des taux vitaux des wapitis attribuable à différents habitats, densités de population, compositions et densités de prédateurs, climats et régimes de gestion, principalement dans les Rocheuses et le nord-ouest des États-Unis. **Cependant**, nous avons également inclus des études menées dans le nord de l'Arizona (Ballard et al. 2000) et dans le Michigan, aux États-Unis (Blouch et Moran 1965, Moran 1973). Nous avons recherché toutes les études qui estimaient les taux vitaux des wapitis et avons obtenu des données à partir de publications, de rapports d'étape techniques et de présentations, ainsi que par le biais de communications personnelles (n = 37 sources au total). **Pour la survie**, nous n'avons inclus que les sources qui estimaient les taux annuels à partir du marquage radio et du suivi des wapitis individuels. Nous avons exclu les sources qui déduisaient la survie des faons à partir des ratios annuels faons/femelles, car cette mesure est un **composite** de la fécondité et de la survie des faons et peut être **faussée** par les changements dans la **structure d'âge** des femelles (Bonenfant et al. 2005). Nous n'avons pas tenu compte de l'hétérogénéité des différentes méthodes d'estimation de la survie (par exemple, proportion d'animaux survivant pendant une période donnée, estimateur de survie de Kaplan-Meier et modèles de capture-recapture). Nous n'avons inclus que les sources qui estimaient les taux de gestation annuels des biches âgées des Rocheuses, à partir d'examens utérins ou de mesures du PSPB. Nous n'avons pas tenu compte des différents moments de la gestation auxquels l'état de gestation a été évalué ; **cependant**, la majorité de ces données provenaient d'examens utérins effectués à la fin de l'automne ou pendant les saisons de chasse hivernales.

Pour la survie des faons et les quatre taux de fécondité spécifiques à l'âge (jeunes, adultes, âgés et séniles), nous avons utilisé la moyenne générale des estimations ponctuelles spécifiques à l'âge ; ces taux représentaient donc des moyennes pour des populations et des habitats de wapitis très différents. Nous n'avons pas pondéré les moyennes en fonction de la taille de l'échantillon par année d'étude, car elles ne différaient pas beaucoup des moyennes non pondérées. Peu d'études ont estimé la survie des femelles wapitis par âge ou par stade (à l'exception de Kunkel et Pletscher 1999 et Garrott et al. 2003) ; **au contraire**, les études ont souvent rendu compte de la survie des « wapitis femelles adultes » ou simplement de la survie des « wapitis femelles ». **Par conséquent**, afin de décomposer les estimations ponctuelles de la survie des femelles et d'estimer les taux de survie spécifiques à chaque classe d'âge, nous avons supposé un calendrier de survie généralisé et une structure d'âge dans ces échantillons, sur la base de Houston (1982).

Nous avons dérivé la structure de survie à partir du tableau de mortalité exclusivement féminin de Houston (1982) pour les wapitis du nord de Yellowstone, dans lequel la survie moyenne des femelles en âge de procréer ($\hat{S}_{pa}$ = 2-9 ans) était la plus élevée, et les femelles d'un an ($\hat{S}_{yr}$ = 1 an), femelles âgées ($\hat{S}_{oa}$ = 10-14 ans) et femelles sénescentes ($\hat{S}_{sa}$ = 15-20 ans) survivaient en moyenne à des taux inférieurs de 1,21%, 2,94% et 19,02% respectivement à celui des femelles en âge de procréer (Houston 1982). Nous avons donc d'abord défini ces taux de survie comme étant proportionnels à $\hat{S}_{pa}$:

$$\begin{aligned}\hat{S}_{yr} &= \hat{S}_{pa} \times 0.9879;\\ \hat{S}_{oa} &= \hat{S}_{pa} \times 0.9706;\\ \hat{S}_{sa} &= \hat{S}_{pa} \times 0.8098.\end{aligned} \qquad (1)$$

Nous avons ensuite supposé une structure d'âge qui serait représentative de la structure d'âge inconnue des « wapitis femelles » équipées d'un collier émetteur dans les études démographiques. Comme point de départ, nous avons supposé une structure d'âge de 13% de femelles d'un an, 72% d'âge mûr, 10% de femelles âgées et 5% de femelles sénescentes, sur la base de la moyenne des distributions d'âge des femelles de 1951 et 1962-1967 décrites par Houston (1982). En supposant cette structure d'âge et le tableau de survie de l'équation 1, nous avons décomposé le taux de survie des femelles rapporté en survie spécifique à l'âge comme suit :

$$\begin{aligned}\bar{\bar{\hat{S}}}_{cow} = &(0.13 \times \hat{S}_{yr}) + (0.72 \times \hat{S}_{pa}) + (0.10 \times \hat{S}_{oa})\\ &+ (0.05 \times \hat{S}_{sa}) \qquad (2)\end{aligned}$$

où $\bar{\bar{S}}$cow désigne la moyenne générale des estimations ponctuelles de la survie des femelles wapitis. Nous avons ensuite utilisé les estimations de survie spécifiques à l'âge dérivées de l'équation 2 pour paramétrer un modèle de matrice de transition 15 × 15 et calculé la distribution d'âge stable. Nous avons substitué cette distribution stable par âge à la structure par âge de Houston et avons réestimé de manière itérative les taux de survie spécifiques à l'âge jusqu'à ce que la structure par âge et les taux de survie résultants se stabilisent. Étant donné que la décomposition de la survie des femelles wapitis de cette manière suppose un calendrier de survie cohérent et une structure par âge stable, tout écart par rapport à ces relations supposées au sein des populations étudiées représente une source d'erreur dans nos calculs.

Suppression de la variance d'échantillonnage de la variance de processus

Presque toutes les études incluses dans notre ensemble de données ont estimé et présenté les taux vitaux moyens et ont rapporté la variabilité de ces taux sous forme de variance totale, qui comprend à la fois la variance de processus et la variance d'échantillonnage (Link et Nichols 1994, Gould et Nichols 1998). La variance du processus est la variance spatiale ou temporelle des taux vitaux attribuable au cycle de vie, à l'habitat ou à la dynamique des populations d'une espèce, tandis que la variance d'échantillonnage est la variance supplémentaire résultant de l'incertitude des paramètres. Dans l'analyse de sensibilité (et dans toute analyse de sensibilité), nous nous intéressons à la manière dont la variance du processus dans les taux vitaux contribue à elle seule à la variation dans λ. Il était nécessaire de séparer l'échantillonnage de la variance du processus afin d'estimer la véritable variabilité biologique inhérente à chaque taux vital.

Nous avons utilisé la méthode d'actualisation de la variance développée par White (2000), car la variance d'échantillonnage est peu susceptible d'être égale d'une année à l'autre, et encore moins d'une étude à l'autre. Cette méthode pondère les différentes variances des différentes années, en fonction de la variance d'échantillonnage observée au cours de l'année et de la variance environnementale estimée (Morris et Doak 2002). Pour mettre en œuvre la méthode de réduction de la variance de White, nous avons résolu l'équation suivante :

$$1 = \frac{1}{n-1}\sum_{t=1}^{n}\left[\frac{\left(\overline{X}_i(t) - \overline{\overline{X}}\right)^2}{V_e(X_i) + V\left(X_i(t)\right)}\right] \qquad (3)$$

où X_i est le taux vital des individus de la classe d'âge i (taux de survie ou taux de gestation), $\overline{\overline{X}}$ est la moyenne générale du taux vital i, $V[X_i(t)]$ est la variance observée du taux vital i au cours de l'année t, et V_e est la variance environnementale (c'est-à-dire la variance du processus) inconnue. Nous avons utilisé MATLAB (version étudiante 6.5 ; Math-works, Inc, Natick, MA) pour mettre en œuvre le code white.m écrit par Morris et Doak (2002). Nous avons modifié cet algorithme afin d'effectuer une recherche parmi 100 000 valeurs plausibles de V_e pour trouver la meilleure estimation de la variance du processus.

Nous avons estimé la variance du processus associée à la survie des biches, mais nous n'avons pas pu estimer directement la variance du processus spécifique à l'âge compte tenu de la structure des données disponibles. Nous avons fixé la variance du processus de survie des femelles d'âge mûr et âgées à la variance du processus calculée à partir de l'ensemble des données sur la survie des femelles ; il s'agissait d'une approche prudente, car elle risquait de gonfler la variance du processus dans ces taux vitaux déclarés invariables. Gaillard et al. (1998) ont rapporté que, chez les grandes espèces herbivores, le coefficient de variation était plus élevé pour la survie des jeunes d'un an (1,43 fois plus élevé) et la survie des animaux sénescent (1,89 fois plus élevé) que pour la survie des femelles adultes dans la force de l'âge. Nous avons donc estimé les variances du processus de survie des femelles d'un an et des femelles sénescentes comme étant respectivement 1,25 et 1,75 fois plus élevées que la variance du processus de survie des femelles.

Analyse d'élasticité et LSA

Les élasticités analytiques quantifient le changement proportionnel dans λ résultant d'un changement proportionnel infinitésimal, un à la fois, dans un élément de la matrice démographique, tandis que tous les autres éléments sont maintenus constants (de Kroon et al. 1986, 2000 ; Caswell 2000). Nous avons calculé les **élasticités analytiques** pour les taux vitaux de niveau inférieur à partir de la matrice démographique des taux vitaux moyens. Nous avons modifié le code MATLAB limitsens.m (Morris et Doak 2002) pour effectuer l'analyse LSA. Nous avons calculé λ pour une **distribution d'âge stable** et les élasticités pour chaque taux vital dans 1 000 matrices répliquées générées en sélectionnant indépendamment les taux vitaux à partir de distributions de probabilité bêta (β) (Morris et Doak 2002). La moyenne et la forme des distributions spécifiques aux taux vitaux ont été définies par la moyenne et la variance du processus estimées pour chaque taux vital. Dans le cadre de l'analyse LSA, nous avons calculé les élasticités moyennes et leur intervalle de confiance à 95% pour chaque taux vital dans les répliques de la matrice, la valeur maximale λ pouvant être atteinte et le plus grand changement proportionnel dans λ résultant de l'estimation la plus élevée enregistrée pour chaque taux vital dans toutes les études. Afin de permettre une comparaison avec l'analyse classique de l'élasticité, nous avons régressé chaque taux vital par rapport à λ afin d'estimer la proportion de la variance totale dans λ attribuable à la variance de chaque taux vital.

Examen des effets des changements signalés dans les taux vitaux sur le taux de croissance démographique

Nous avons réexaminé quatre études de cas (Cole et al. 1997, Singer et al. 1997, Smith et Anderson 1998, Ballard et al. 2000), issues de sources publiées et évaluées par des pairs, qui documentaient les variations des taux vitaux des wapitis associées aux mesures de gestion et aux conditions environnementales, afin d'évaluer l'impact potentiel de l'ampleur de ces changements signalés sur λ. Pour ce faire, nous avons modifié les taux de survie des faons et des biches dans le modèle matriciel moyen généralisé en fonction des valeurs rapportées dans ces études et avons calculé la différence en λ résultant de la modification du taux vital spécifique, tout en maintenant les autres taux vitaux à leurs valeurs moyennes. Notre objectif n'était pas de fournir des prévisions quantitatives sur la manière dont une mesure de gestion ou un événement climatique affecterait la croissance démographique, mais d'illustrer, à l'aide d'exemples empiriques, l'influence potentielle de ces sources de variabilité des taux vitaux sur le taux de croissance démographique.

RESULTATS

Estimations du taux vital et de la variance du processus

La moyenne générale de la survie annuelle des faons ($\bar{\bar{S}}_{ca}$ = 0,354, intervalle = 0,060-0,720) était considérablement inférieure à celle des femelles ($\bar{\bar{S}}_{cow}$ = 0,873, intervalle = 0,610-0,999) ; les deux ensembles de données comprenaient un nombre similaire de sources, d'estimations ponctuelles, de lieux et plus de 1 350 années-animaux (Tableau 1). Nous avons divisé la survie des femelles par âge en trois catégories : les femelles d'un an ($\bar{\bar{S}}_{yr}$ = 0,883), les femelles en âge de reproduction ($\bar{\bar{S}}_{pa}$ (= 0,894), vieillesse ($\bar{\bar{S}}_{oa}$ = 0,868) et sénescence ($\bar{\bar{S}}_{sa}$ = 0,724), avec une répartition stable par âge de 12,3%, 61,6%, 17,7% et 8,4%, respectivement. Le taux moyen de gestation à l'âge mûr ($\bar{\bar{P}}_{pa}$ = 0,928, intervalle = 0,781- 0,988) était supérieur à celui des femelles âgées d'un an ($\bar{\bar{P}}_{yr}$ = 0,198, intervalle = 0,000-0,500), des femelles âgées ($\bar{\bar{P}}_{oa}$ = 0,864, intervalle = 0,750-0,950) et des femelles sénescentes ($\bar{\bar{P}}_{sa}$ = 0,530, intervalle = 0,370-0,692 ; Tableau 1).

Dans l'ensemble, nous avons constaté une disparité considérable dans la variance du processus des taux vitaux individuels. La variance du processus de survie des faons (0,039) était environ 11 fois supérieure à la variance du processus de survie des femelles (0,003) dans l'ensemble des données sur les taux de survie (Tableau 1). **De même**, la variance intra-étude de la survie des faons était en moyenne de 0,020 (intervalle = 0-0,043) et était environ 10 fois supérieure à la variance intra-étude de la survie des femelles, qui était en moyenne de 0,002 (intervalle = 0-0,007 ; Figure 2). La variance du processus dans les taux de gestation chez les femelles d'un an (0,015), âgées (0,003) et sénescentes (0,006) était respectivement environ 12, 2 et 5 fois supérieure à la variance dans le taux de grossesse chez les femelles en âge de procréer (0,001 ; Tableau 1). La variance du processus dans la survie des femelles était environ 3 fois supérieure à la variance dans le taux de gestation chez les femelles en âge de procréer.

Analyse de sensibilité

La survie des femelles en âge de procréer présentait l'élasticité la plus élevée (0,623) parmi les taux vitaux dans la matrice de transition des taux moyens, suivie par la survie des femelles d'un an (0,131), la survie des faons (0,131), la fécondité des femelles en âge de procréer (0,097) et la survie des femelles âgées (0,092) ; les autres taux vitaux avaient des élasticités

inférieures à 0,03 (Figure 3a). L'élasticité de la survie des femelles (0,869) cumulée pour toutes les classes d'âge (jeunes, en âge de procréer, âgées et sénescentes) était nettement supérieure à l'élasticité de la survie des faons (0,131) et à l'élasticité de la fécondité cumulée pour toutes les classes d'âge (0,131). Les élasticités moyennes des 1 000 réplications de la matrice ont classé les taux vitaux dans le même ordre, à l'exception du classement de la survie des personnes âgées, qui est supérieur à la fécondité des personnes d'âge mûr, et de la fécondité des personnes âgées d'un an, qui est légèrement supérieure à la fécondité des personnes sénescentes (Fig. 3a).

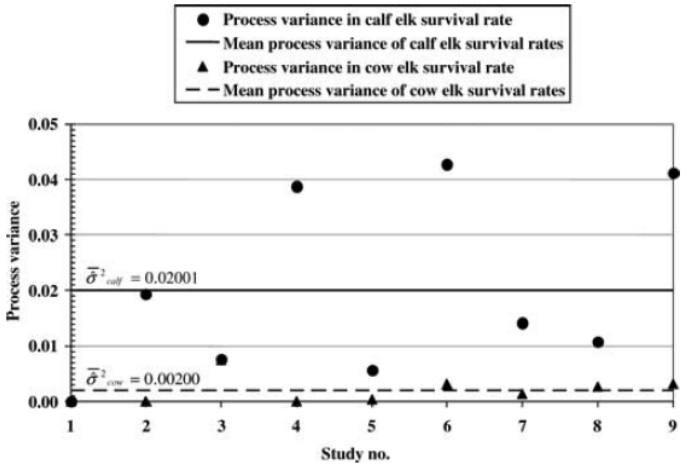


Figure 2. Variance intra-étude ($\hat{\sigma}^2$) issue de 9 études de survie basées sur la radiotélémétrie chez des élans mâles (faons) et femelles (biches) et variance moyenne des taux de survie des faons et des biches dans l'ensemble des études ($\bar{\sigma}^2$) menées dans l'ouest des États-Unis entre 1973 et 2005. Le nombre moyen d'années ou de sites était respectivement de 3,9 et 4,7 dans les études sur la survie des faons et des femelles. Les références aux études sont celles décrites dans le Tableau 1 : 1) 16 et 18 ; 2) 19 et 22 ; 3) 20 et 26 ; 4) 21 et 25 ; 5) 24 et 32 ; 6) 27 et 32 ; 7) 28 et 32 ; 8) 29 et 35 ; 9) 34 et 34.

Les taux vitaux générés à partir de 1 000 réplications de la matrice simulées dans la LSA représentaient la variance du processus présente dans les ensembles de données sur les taux vitaux spécifiques à l'âge (Figure 4). La moyenne λ des réplications de la matrice était de 0,980 ± 0,002 (SE) et variait de 0,726 à 1,217. La variation de la survie des faons (Fig. 4) expliquait la grande majorité de la variation de λ (r^2 = 0,748 ; Fig. 3b, 5). La survie des femelles en âge de procréer (r^2 = 0,164) expliquait une variation considérablement moindre (Fig. 3b). **Ainsi**, le principal résultat de l'analyse LSA est que l'ampleur de la variation de la survie des faons, malgré son élasticité relativement faible, a considérablement influencé le taux de croissance de la population. La valeur maximale λ pouvant être atteinte lorsque nous avons fixé la survie annuelle des faons à son taux le plus élevé (0,720 ; Smith et al. 1997) et que nous avons maintenu tous les autres taux vitaux à leur moyenne était de 1,108, ce qui représentait un changement proportionnel maximal λ de 11,2%. La valeur maximale λ pouvant être atteinte lorsque nous avons fixé la survie annuelle des femelles en âge de procréer à son taux le plus élevé (0,999 ; Unsworth et al. 1993) et maintenu tous les autres taux vitaux à leur moyenne était de 1,069, ce qui représentait un changement proportionnel maximal λ de 7,3%.

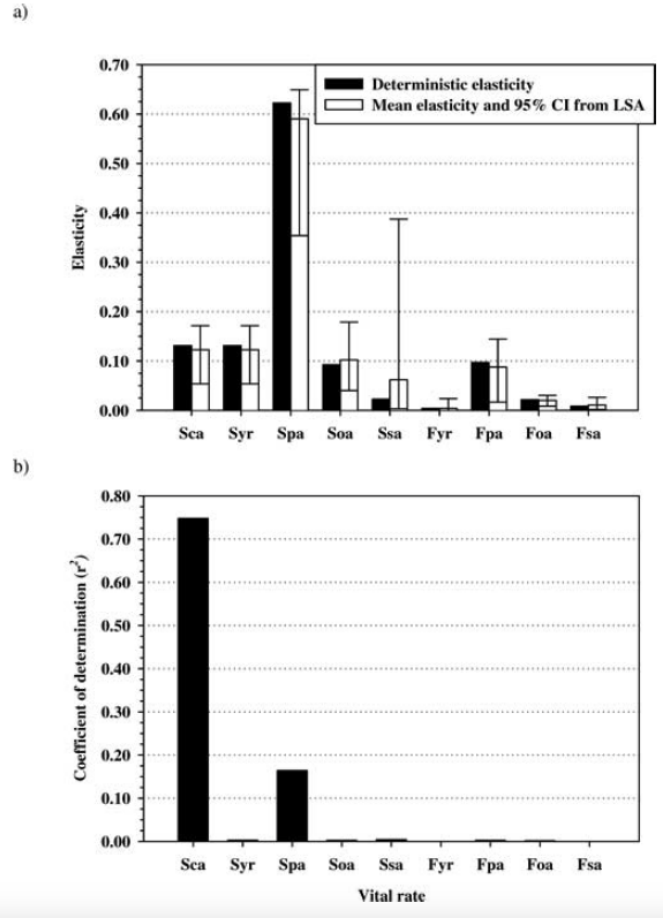


Figure 3. Élasticités déterministes de chaque taux vital des wapitis calculées à partir du modèle matriciel moyen et des élasticités moyennes, ainsi que leurs intervalles de confiance à 95% à partir des répliques matricielles dans l'analyse de simulation des étapes de la vie (LSA ; **a**). Variation du taux de croissance de la population expliquée par la variation de chaque taux vital (r^2) dans la LSA (**b**). Les notations des taux vitaux sont les suivantes : survie des veaux (S_{ca}), survie des yearlings (S_{yr}), survie des adultes d'âge mûr (S_{pa}), survie des adultes âgés (S_{oa}), survie des adultes sénescents (S_{sa}), fécondité des yearlings (F_{yr}), fécondité des adultes d'âge mûr (F_{pa}), fécondité des adultes âgés (F_{oa}) et fécondité des adultes sénescents (F_{sa})

Examen des effets des variations des taux vitaux rapportés sur le taux de croissance démographique

Nous avons identifié deux études (Cole et al. 1997, Ballard et al. 2000) qui ont rapporté des variations dans la survie annuelle des femelles adultes associées à différentes approches de gestion des prélèvements. La survie des femelles, qui était supérieure de 0,066 dans les zones de chasse à accès limité aux véhicules par rapport aux zones à accès complet aux véhicules (Cole et al. 1997), a entraîné une augmentation de 0,063 de λ lorsque nous avons inclus ces taux de survie des femelles dans le modèle matriciel moyen (inclus dans les classes d'âge d'un an, d'âge mûr et de vieillesse ; Fig. 6). **De même**, la survie des femelles était supérieure de 0,072 dans un troupeau non chassé par rapport à un troupeau chassé (Ballard et al. 2000), ce qui a augmenté λ de 0,068 (Fig. 6). Le taux de croissance de la population a été influencé par ces changements relativement faibles dans la survie des femelles en raison de la forte élasticité de ce taux vital ($e_{S_{cow}}$ = 0,869 lorsqu'il est additionné pour toutes les classes d'âge).

Smith et Anderson (1998) ont signalé une variation de la survie des faons associée à un changement contrôlé de la qualité de l'habitat hivernal. Le taux de survie hivernale des faons qui ont migré hors de la National Elk Refuge (NER) et qui n'ont pas reçu de complément alimentaire était de 0,714, contre 0,886 pour ceux qui ont été nourris dans la NER. Cette

augmentation de la survie des faons s'est traduite par une variation positive λ de 0,035 lorsqu'elle a été intégrée dans notre modèle matriciel (Fig. 6). Bien que le complément alimentaire puisse être une technique de gestion indésirable dans de nombreux scénarios, il a représenté un exemple de la façon dont une augmentation immédiate de la qualité de l'habitat hivernal pourrait influencer et quand elle agit uniquement sur la survie des faons. Singer et al. (1997) ont rapporté que la survie des faons avait augmenté de 0,489 après une année marquée par de multiples effets climatiques et environnementaux stochastiques. L'ampleur de la réponse en termes de survie des faons a généré une forte augmentation de λ de 0,187 (Fig. 6). Nous reconnaissons qu'il est difficile de déterminer dans quelle mesure la variation des taux de survie des faons est attribuable aux facteurs primaires identifiés par les auteurs, à d'autres facteurs extrinsèques ou à des interactions entre les facteurs (par exemple, densité × climat ; Portier et al. 1998). Les changements modélisés dans λ peuvent également différer des populations fortement contrôlées par la dépendance à la densité, car notre modèle suppose une croissance démographique indépendante de la densité. **Cependant**, ces deux études suggèrent que la survie des faons, compte tenu de sa variabilité inhérente et malgré son élasticité relativement faible, peut influencer λ autant, voire plus, que la survie des femelles adultes, le taux vital présentant la plus grande élasticité.

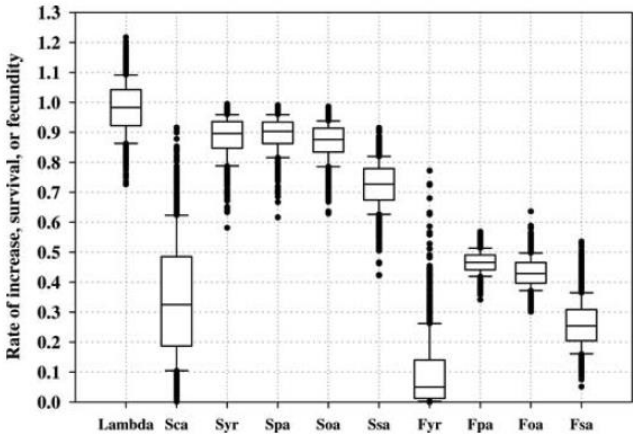


Figure 4. Boîtes à moustaches représentant la médiane, les percentiles (10e, 25e, 75e, 90e) et les valeurs aberrantes pour les taux de croissance de la population de wapitis (λ) et les taux vitaux spécifiques à chaque classe d'âge dans 1 000 réplications simulées du modèle matriciel de population générées dans Life-Stage Simulation Analysis. Les notations des taux vitaux sont la survie des veaux (Sca), la survie des yearlings (Syr), survie des adultes d'âge mûr (Spa), survie des adultes âgés (Soa), survie des adultes sénescents (Ssa), fécondité des jeunes d'un an (Fyr), fécondité des adultes d'âge mûr (Fpa), fécondité des adultes âgés (Foa) et fécondité des adultes sénescents (Fsa)

DISCUSSION

Nous avons appliqué le cadre quantitatif de l'analyse des variables latentes (LSA) pour coupler les mesures d'élasticité avec les estimations empiriques de la variabilité des taux vitaux et évaluer l'impact réel des taux vitaux individuels des wapitis sur la variabilité des taux de croissance démographique. La majeure partie de la variation observée dans la croissance démographique des wapitis, tant au sein des populations au fil du temps qu'entre les populations, est probablement due principalement à la variation de la **survie des faons** et non à la variation de la survie des femelles ou des taux de fécondité (Figures 3b et 5). La survie des faons a un impact global plus important sur le taux de croissance de la population que celle des femelles en raison des **variances disproportionnées** de ces taux vitaux (Tableau 1). Compte tenu des valeurs **d'élasticité** dérivées de notre modèle matriciel moyen (Figure 3a), l'ampleur du changement dans la survie des faons devrait être plus de six fois

supérieure à celle du changement dans la survie des femelles pour avoir une influence équivalente sur λ. Ce résultat est non seulement possible, mais aussi très probable, étant donné que la variance du processus de survie des faons était, en moyenne, d'un ordre de grandeur supérieur à la variance du processus de survie des femelles (Fig. 2). Gaillard et al. (1998, 2000) ont montré que ce schéma de survie invariable des adultes associé à une survie très variable des faons est constant dans la plupart des taxons d'ongulés, ce qui suggère que la survie des faons régit la dynamique des populations. Nos travaux démontrent que la survie des wapitis juvéniles peut expliquer jusqu'à quatre fois plus la variation de λ que la variation dans la survie des adultes (Fig. 5). **En revanche**, il a été démontré que la variation dans la survie des adultes était en grande partie responsable des fluctuations de population des ongulés africains dans le parc national Kruger, ce qui implique que le modèle de survie constante des adultes ne peut pas être généralisé aux populations d'ongulés dans les régions tropicales (Owen-Smith et Mason 2005).

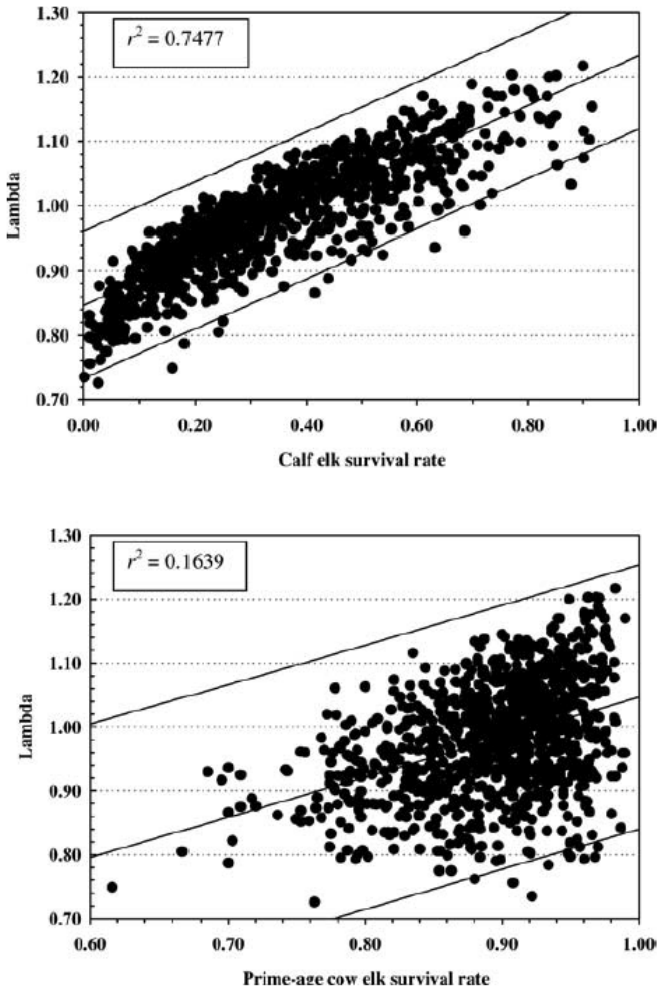


Figure 5. Taux d'augmentation fini (λ) régressé sur les taux de survie des veaux et des femelles (vaches) d'âge mûr pour 1 000 réplications simulées du modèle matriciel de population générées dans Life-Stage Simulation Analysis (LSA), englobées par des intervalles de prédiction de 99%. Le coefficient de détermination est également présenté pour chaque régression. Le coefficient de détermination représente la variation des taux de croissance démographique expliquée par la variation de chaque taux vital dans le LSA

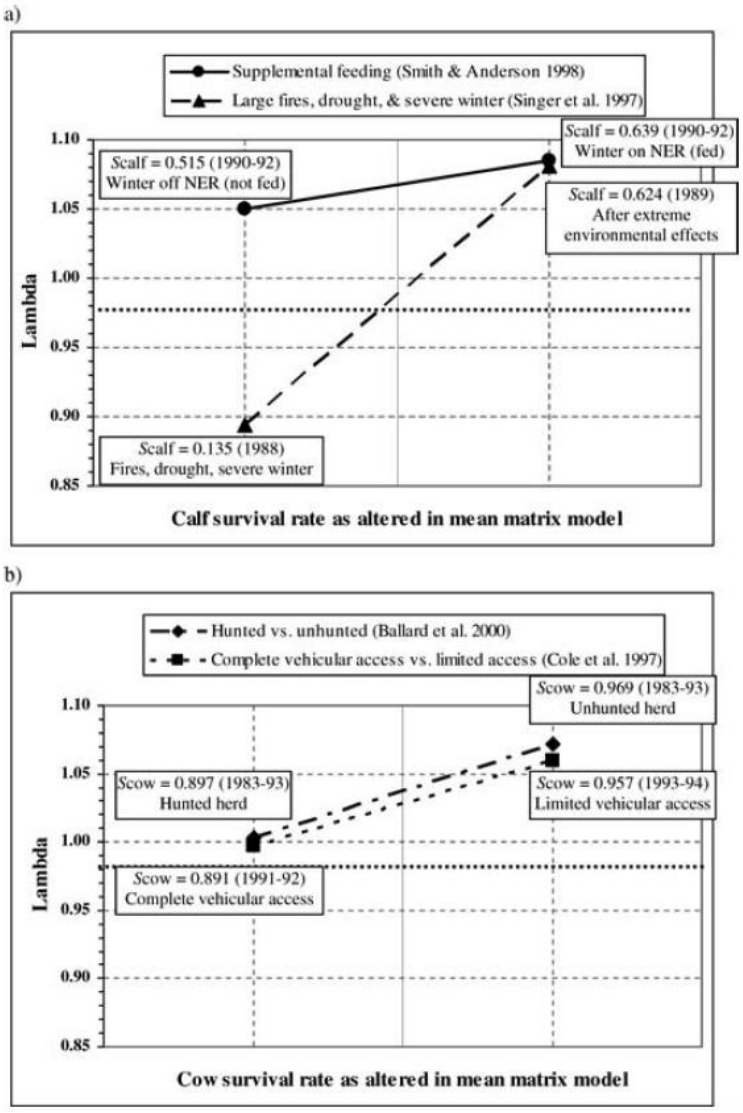


Figure 6. Variation du taux de croissance de la population d'élans (λ) estimée à partir de l'évolution des taux de survie des faons (**a**) ou des femelles adultes (biches ; **b**) telle que rapportée dans quatre études de cas publiées menées dans l'ouest des États-Unis entre 1983 et 1994 (les autres taux vitaux ont été maintenus à leurs valeurs $\bar{x}$; Tableau 1). Les valeurs des taux vitaux modifiées dans le modèle matriciel moyen sont indiquées. La valeur k associée au modèle matriciel moyen est indiquée (0,980) et les échelles des variables dépendantes sont égales ; par conséquent, les différentes pentes représentent la variation de λ résultant des diverses influences sur le taux vital spécifique des wapitis

Le modèle de **survie** des **femelles adultes** de wapitis, caractérisé par une **élasticité élevée** associée à une faible variance du processus, est cohérent avec la relation inverse entre l'élasticité et la variance temporelle des traits du cycle biologique démontrée par Fister (1998) pour un large éventail de taxons. Étant donné que la variabilité environnementale influence négativement le taux de croissance stochastique de la population, la sélection naturelle devrait minimiser la variation des taux vitaux qui présentent une élasticité élevée (Pfister 1998). Les femelles adultes sont capables d'influencer leur taux de survie en faisant des compromis en matière de reproduction ou de comportement (Albon et al. 1983), ce qui peut atténuer la variation temporelle de la survie des femelles. Gaillard et Yoccoz (2003) ont montré que la survie des adultes chez les ongulés semble être canalisée contre une telle variabilité temporelle.

Cependant, étant donné qu'un large éventail de facteurs de stress anthropiques influencent les populations fauniques modernes, une forte variabilité (dans l'espace ou dans le temps) d'un taux vital ne devrait pas être utilisée pour en déduire qu'elle a une influence négligeable

sur λ. **En effet**, les populations peuvent décliner rapidement lorsque les effets anthropiques ont un impact négatif sur un taux vital sélectionné pour avoir une élasticité élevée et exprimer une faible variation, comme ce fut le cas pour les wapitis au début du XX^{ème} siècle (sous une forte pression de chasse) et, plus récemment, pour la tortue caouanne (*Caretta caretta* ; Crouse et al. 1987) et la chouette tachetée du Nord (*Strix occidentalis* caurina ; Noon et Biles 1990). Les taux de gestation des adultes et des jeunes d'un an ont eu très peu d'influence sur λ, compte tenu de leur élasticité et de leur variabilité. Le déclin du recrutement des wapitis peut être en partie attribuable à la baisse des taux de gestation (Cook et al. 2004, Raithel 2005) ; **cependant**, la réduction de la densité des wapitis et l'amélioration de la qualité de leur habitat n'auront probablement un impact significatif sur λ que si elles améliorent la survie des petits. Une augmentation des taux de gestation sans augmentation concomitante de la survie des faons ne devrait pas inverser le déclin des populations de wapitis dans le nord-ouest des États-Unis.

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Les variations annuelles observées dans les recensements des wapitis à la fin de l'hiver et au printemps résultent probablement principalement des variations de la survie des faons au cours de l'année précédente et, dans une moindre mesure, des variations de la récolte réelle de femelles à l'automne précédent. La variation de λ attribuable à la variabilité de la survie des faons résultant d'événements stochastiques (tels que des hivers rigoureux [Singer et al. 1997, Smith et Anderson 1998], les conditions printanières défavorables [Taper et Gogan 2002, Raithel 2005] et les perturbations à grande échelle [Singer et al. 1997]) peuvent être aussi importantes, voire plus importantes, que la variation de λ résultant des effets de la chasse sur la survie des femelles. Il peut être particulièrement important de reconnaître le lien entre le climat, la survie des faons et la croissance de la population pour évaluer les risques dans les plans de gestion adaptative de la chasse. **Par exemple**, après un hiver rigoureux ou un printemps très froid et sec, deux événements susceptibles d'avoir un impact considérable sur la survie des faons, il pourrait être nécessaire d'ajuster à la baisse les quotas de chasse afin d'atteindre les objectifs de taille de la population pour l'année suivante. Dans les scénarios où l'objectif est d'augmenter la taille de la population de wapitis et où la survie des femelles est déjà proche de son maximum biologique, la gestion visant à augmenter la survie des petits peut être l'objectif le plus efficace pour influencer la croissance de la population. Lorsque l'objectif de gestion est de réduire la taille de la population et que la chasse des femelles est inefficace en raison de la présence de refuges privés qui n'autorisent pas la chasse publique à l'élan (Burcham et al. 1999), la diminution de la survie des petits peut être une stratégie alternative pour réduire λ. Nous notons également que la stratégie de gestion la plus efficace sera déterminée non seulement par l'influence de la survie des faons sur λ et l'ampleur du changement dans la survie des faons dû à la mesure de gestion, mais aussi par le coût de la technique de gestion (voir Nichols et Hines 2002 pour une description mathématique de cette idée).

LITERATURE CITED

Albon, S. D., B. Mitchell, and B. W. Staines. 1983. Fertility and body weight in female red deer: a density-dependent relationship. Journal of Animal Ecology 52:969–980.

Ballard, W. B., H. A. Whitlaw, B. F. Wakeling, R. L. Brown, J. C. Devos, Jr., and M. C. Wallace. 2000. Survival of female elk in northern Arizona. Journal of Wildlife Management 64:500–504.

Blouch, R. I., and R. J. Moran. 1965. 1964 elk hunt. Michigan Department of Conservation Research and Development report number 30, Lansing, USA.

Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, F. Klein, and J.-L. Hamann. 2005. Can we use the young:female ratio to infer ungulate population dynamics? An empirical test using red deer *Cervus elaphus* as a model. Journal of Animal Ecology 42:361–370.

Buechner, H. K., and C. V. Swanson. 1955. Increased natality resulting from lowered population density among elk in southeastern Washington. Transactions North American Wildlife Conference 20:560–567.

Buenau, K. E., and L. R. Gerber. 2004. Developing recovery and monitoring strategies for the endemic Mount Graham red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus grahamensis*) in Arizona. Animal Conservation 7: 17–22.

Burcham, M., D. W. Edge, and C. L. Marcum. 1999. Elk use of private land refuges. Wildlife Society Bulletin 27:833–839.

Bureau, M. J. 1992. Mortality and seasonal distribution of elk in an area recently recolonized by wolves. Thesis, University of Montana, Missoula, USA.

Caswell, H. 2000. Matrix population models. Construction, analysis and interpretation. Second edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

Cheatum, E. L., and J. E. Gaab. 1952. Productivity of north Yellowstone elk as indicated by ovary analysis. Proceedings Western Association State Game and Fish Commission 32:174–177.

Cole, E. K., M. D. Pope, and R. G. Anthony. 1997. Effects of road management on movement and survival of Roosevelt elk. Journal of Wildlife Management 61:1115–1126.

Cole, G. F. 1969. The elk of Grand Teton and Southern Yellowstone National Parks. U.S. National Park Service Research Report GRTE-N-1, Washington, D.C., USA.

Cook, J. G., B. K. Johnson, R. C. Cook, R. A. Riggs, T. Delcurto, L. D. Bryant, and L. L. Irwin. 2004. Effects of summer–autumn nutrition and parturition date on reproduction and survival of elk. Wildlife Monographs 155.

Coulson, T., J.-M. Gaillard, and M. Festa-Bianchet. 2005. Decomposing the variation in population growth into contributions from multiple demographic rates. Journal of Animal Ecology 74:789–801.

Crouse, D. T., L. B. Crowder, and H. Caswell. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. Ecology 68:1412–1423.

de Kroon, H., A. Plaisier, J. Van Groenendael, and H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. Ecology 67:1427–1431.

de Kroon, H., J. Van Groenendael, and J. Ehrlen. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. Ecology 81:607–618.

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

Escos, J., C. L. Alados, and J. M. Emlen. 1994. Application of the stage-projection model with density-dependent fecundity to the population dynamics of Spanish Ibex. Canadian Journal of Zoology 72:731–737.

Flook, D. R. 1970. A study of sex differential in the survival of wapiti. Canada Wildlife Service Report Serial Number 11. Queens Printer, Ottawa, Ontario, Canada.

Follis, T. B., and J. J. Spillet. 1974. Winter pregnancy rates and subsequent cow:calf ratios in elk. Journal of Wildlife Management 38:789–791.

Freddy, D. J. 1987. Effect of elk harvest systems on elk breeding biology. Colorado Division of Wildlife Restoration Report 01-03-047, Fort Collins, USA.

Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, and N. G. Yoccoz. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. Trends in Ecology and Evolution 13:58–63.

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

Gaillard, J.-M., and N. G. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization. Ecology 84:3294–3306.

Garrott, R. A., L. L. Eberhardt, P. J. White, and J. Rotella. 2003. Climate-induced variation in vital rates of an unharvested large-herbivore population. Canadian Journal of Zoology 81:33–45.

Gould, W. R., and J. D. Nichols. 1998. Estimation of temporal variability of survival in animal populations. Ecology 79:2531–2538.

Greer, K. R. 1965. Collections from the Gallatin elk post season, 1964–1965. Montana Department of Fish and Game Job Completion Report, Project Number W-83-R-8, Helena, USA.

Greer, K. R. 1966. Fertility rates of the northern Yellowstone elk populations. Proceedings Western Association State Game and Fish Commission 46:123–128.

Greer, K. R. 1968. Yellowstone elk study, 1967–1968. Montana Department of Fish and Game Job Completion Report, Federal Aid in Wildlife Restoration Project W-83-R-11, Helena, USA.

Hamlin, K. L., and M. S. Ross. 2002. Elk population dynamics and breeding biology: effects of hunting season changes, Gravelly-Snowcrest Mountains, Montana. Montana Department of Fish, Wildlife & Parks Final Project Report, Helena, USA.

Hancock, N. V. 1957. A preliminary report of elk reproduction in Utah

with special reference to precociousness in yearling females. Proceedings Western Association State Game and Fish Commission 37:195–197.
Heppell, S. S., J. R. Walters, and L. R. Crowder. 1994. Evaluating management alternatives for red-cockaded woodpeckers: a modeling approach. Journal of Wildlife Management 58:479–487.
Houston, D. B. 1982. The Northern Yellowstone elk: ecology and management. Macmillan, New York, New York, USA.
Johnson, D. E. 1951. Biology of the elk calf, *Cervus canadensis nelsoni*. Journal of Wildlife Management 15:396–410.
Kittams, W. H. 1953. Reproduction of Yellowstone elk. Journal of Wildlife Management 17:177–184.
Knight, R. R. 1970. The Sun River elk herd. Wildlife Monographs 23.
Kunkel, K. E., and D. H. Pletscher. 1999. Species-specific population dynamics of cervids in a multipredator system. Journal of Wildlife Management 63:1082–1093.
Leptich, D. J., and P. Zager. 1991. Road access management effects on elk mortality and population dynamics. Pages 126–131 *in* A. G. Christensen, L. J. Lyon, and T. N. Lonner, compilers. Proceedings Elk Vulnerability Symposium, Montana State University, Bozeman, USA.
Link, W. A., and J. D. Nichols. 1994. On the importance of sampling variance to investigations of temporal variation in animal population size. Oikos 69:539–544.
Lubow, B. C., F. J. Singer, T. L. Johnson, and D. C. Bowden. 2002. Dynamics of interacting elk populations within and adjacent to Rocky Mountain National Park. Journal of Wildlife Management 66:757–775.
Mills, L. S., D. F. Doak, and M. J. Wisdom. 1999. Reliability of conservation actions based on elasticity analysis of matrix models. Conservation Biology 13:815–829.
Mills, L. S., D. F. Doak, and M. J. Wisdom. 2001. Elasticity analysis for conservation decision making: reply to Ehrlen et al. Conservation Biology 15:283.
Mills, L. S., and M. Lindberg. 2002. Sensitivity analysis to evaluate the consequences of conservation actions. Pages 338–366 *in* S. R. Beissinger and D. R. McCullough, editors. Population viability analysis. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
Moran, R. J. 1973. The Rocky Mountain elk in Michigan. Michigan Department of Natural Resources Wildlife Division and Development report 267, Lansing, USA.
Morris, W. F., and D. F. Doak. 2002. Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
Murie, O. L. 1951. The elk of North America. Stackpole, Harrisburg, Pennsylvania, USA.
Myers, W. L., B. Lyndaker, P. E. Fowler, and W. Moore. 1996. Investigations of calf elk mortalities in southeast Washington. Progress report, 1992–1996. Washington Department of Wildlife, Olympia, USA.
Nelson, L. J., and J. M. Peek. 1982. Effect of survival and fecundity on rate of increase of elk. Journal of Wildlife Management 46:535–540.
Nichols, J. D., and J. E. Hines. 2002. Approaches for the direct estimation of λ, and demographic contributions to λ, using capture–recapture data. Journal of Applied Statistics 29:539–568.
Noon, B. R., and C. M. Biles. 1990. Mathematical demography of spotted owls in the Pacific Northwest. Journal of Wildlife Management 54:18–27.
Noyes, J. H., B. K. Johnson, L. D. Bryant, S. L. Findholt, and J. W. Thomas. 1996. Effects of bull age on pregnancy rates and conception dates of cow elk. Journal of Wildlife Management 60:508–517.
Noyes, J. H., B. K. Johnson, B. L. Dick, and J. G. Kie. 2002. Effects of male age and female nutritional condition on elk reproduction. Journal of Wildlife Management 66:1301–1307.
Owen-Smith, N., and D. R. Mason. 2005. Comparative changes in adult vs. juvenile survival affecting population trends of African ungulates. Journal of Animal Ecology 74:762–773.
Peek, J. M., M. S. Boyce, E. O. Garton, J. J. Hard, and L. S. Mills. 2002. Risks involved in current management of elk in Washington. Technical report submitted to Washington Department of Fish and Wildlife, Olympia, USA.
Pfister, C. A. 1998. Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications. Proceedings National Academy of Science 95:213–218.
Portier, C., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, J. T. Jorgenson, and N. G. Yoccoz. 1998. Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). Journal of Zoology 245:271–278.
Raithel, J. D. 2005. Impact of calf survival on elk population dynamics in west-central Montana. Thesis, University of Montana, Missoula, USA.
Schlegel, M. 1976. Factors affecting calf elk survival in north central Idaho. Progress report. Proceedings Western Association State Fish and Game Commission 56:342–355.
Singer, F. J., A. Harting, K. K. Symonds, and M. B. Coughenour. 1997. Density dependence, compensation, and environmental effects of elk calf mortality in Yellowstone National Park. Journal of Wildlife Management 61:12–25.
Smith, B. L., and S. H. Anderson. 1998. Juvenile survival and population regulation of the Jackson elk herd. Journal of Wildlife Management 62: 1036–1045.
Smith, B. L., R. L. Robbins, and S. H. Anderson. 1997. Early development of supplementally fed, free-ranging elk. Journal of Wildlife Management 61:26–38.
Stussy, R. J., D. E. Edge, and T. A. O'Neil. 1994. Survival of resident and translocated female elk in the Cascade Mountains of Oregon. Wildlife Society Bulletin 22:242–247.
Taper, M. L., and P. J. P. Gogan. 2002. The Northern Yellowstone elk: density dependence and climatic conditions. Journal of Wildlife Management 66:106–122.
Thorne, E. T., R. E. Dean, and W. G. Hepworth. 1976. Nutrition during gestation in relation to successful reproduction in elk. Journal of Wildlife Management 40:330–335.
Trainer, C. E. 1971. The relationship of physical condition and fertility of female Roosevelt elk (*Cervus canadensis roosevelti*) in Oregon. Thesis, Oregon State University, Corvallis, USA.
Unsworth, J. W., L. Kuck, M. D. Scott, and E. O. Garton. 1993. Elk mortality in the Clearwater drainage of north-central Idaho. Journal of Wildlife Management 57:495–502.
Unsworth, J. W., D. F. Pac, G. C. White, and R. M. Bartmann. 1999. Mule deer survival in Colorado, Idaho, and Montana. Journal of Wildlife Management 63:315–326.
Walsh, N. E., B. Griffith, and T. R. McCabe. 1995. Evaluating growth of the Porcupine Caribou Herd using a stochastic model. Journal of Wildlife Management 59:262–272.
White, G. C. 2000. Population viability analysis: data requirements and essential analyses. Pages 288–331 *in* L. Boitani and T. K. Fuller, editors. Research techniques in animal ecology: controversies and consequences. Columbia University Press, New York, New York, USA.
Wisdom, M. J., and L. S. Mills. 1997. Using sensitivity analysis to guide population recovery: prairie-chickens as an example. Journal of Wildlife Management 61:302–312.
Wisdom, M. J., L. S. Mills, and D. F. Doak. 2000. Life stage simulation analysis: estimating vital rate effects on population growth for conservation. Ecology 81:628–641.
Zager, P., C. White, and M. W. Gratson. 2002. Elk ecology. Study IV. Factors influencing elk calf recruitment. Job numbers 1–3. Pregnancy rates and condition of cow elk. Calf mortality causes and rates. Predation effects on elk calf recruitment. Idaho Department of Fish and Game Federal Aid in Wildlife Restoration Job Progress Report W-160-R-29, Boise, USA.

Associate Editor: Forsyth.