Équilibre démographique entre les wapitis migrants et résidents dans une population partiellement migratrice grâce à des compromis entre alimentation et prédation

Oikos 120: 1860–1870, 2011
doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19436.x
© 2011 The Authors. Oikos © 2011 Nordic Society Oikos
Subject Editor: Tim Benton. Accepted 5 September 2011

Demographic balancing of migrant and resident elk in a partially migratory population through forage–predation tradeoffs

Mark Hebblewhite and Evelyn H. Merrill

M. Hebblewhite (mark.hebblewhite@umontana.edu), Wildlife Biology Program, College of Forestry and Conservation, Univ. of Montana, Missoula, MT 59812, USA. – E. H. Merrill, Dept of Biological Sciences, Univ. of Alberta, Edmonton, AB, T6G 2E9, Canada.

Résumé

La **migration partielle** est très répandue chez les ongulés, mais peu d'études ont évalué les mécanismes démographiques qui permettent le maintien de ces **stratégies alternatives** au sein des populations. Au cours des deux dernières décennies, le nombre d'individus résidents du troupeau de cerfs wapitis Ya Ha Tinda, près du parc national de Banff, a augmenté proportionnellement malgré un déclin global de la population. Nous avons comparé les **taux démographiques** des wapitis **migrants** et **résidents** afin de tester les mécanismes démographiques de la migration partielle. Nous avons déterminé le taux de survie des femelles adultes pour 132 wapitis, le taux de gestation pour 150 femelles et le taux de survie des petits pour 79 faons. Les taux vitaux de la population ont été combinés dans des modèles de matrice de Leslie afin d'estimer la valeur démographique, que nous avons définie comme le taux de croissance démographique spécifique à la stratégie migratoire. Nous avons également testé les différences entre les facteurs influençant le risque de mortalité entre les stratégies migratoires pour les femelles adultes à l'aide d'une régression des risques proportionnels de Cox et de covariables variables dans le temps telles que l'exposition à la biomasse fourragère, le risque de prédation par les loups et la taille du groupe. Malgré des taux de gestation et des poids des faons en hiver plus élevés associés à une meilleure qualité du fourrage, la survie des femelles adultes et des faons migrants était **inférieure** à celle des wapitis résidents. Les wapitis résidents ont troqué une nourriture de haute qualité contre une réduction du risque de prédation en choisissant des zones proches de l'activité humaine et en vivant dans des **groupes 20% plus grands** que les migrants. **Ainsi**, les **résidents** ont connu un taux de survie plus élevé chez les femelles adultes et les faons, mais un taux de gestation et un poids des faons plus faibles. La mortalité spécifique des migrants était principalement due aux loups et aux grizzlis, tandis que la mortalité des résidents était principalement due à la chasse humaine. Les différences démographiques se sont traduites par un taux de croissance de la population résidente légèrement plus élevé (2 à 3%), mais non significatif, par rapport aux migrants, ce qui suggère un **équilibre** démographique entre les stratégies des résidents au cours de notre étude. Malgré l'équivalence statistique, nos résultats sont également cohérents avec un lent déclin à long terme des migrants en raison d'une forte prédation due à une mortalité plus élevée causée par les loups chez les migrants.

Ces résultats soulignent que les migrants et les résidents feront des compromis différents entre le fourrage et le risque, ce qui pourrait affecter l'équilibre démographique des populations partiellement migratrices, ce qui pourrait expliquer le récent déclin du comportement migratoire de nombreuses populations d'ongulés à travers le monde.

INTRODUCTION

On pense que la migration a **évolué** comme une stratégie visant à maximiser la condition physique face aux variations temporelles et spatiales des ressources (Swingland et Greenwood 1983, Boyce 1991). **En migrant**, les animaux suivent les ressources alimentaires fluctuantes sur de vastes zones (Swingland et Greenwood 1983) et peuvent échapper à la régulation par les prédateurs (Fryxell et al. 1988). La **migration partielle**, où certains individus migrent et d'autres renoncent à migrer (Chapman et al. 2011), peut offrir une aptitude physique égale dans certaines circonstances (Lundberg 1988). Une grande partie de nos connaissances sur la migration partielle provient d'études sur les passereaux (MacArthur 1959, Lundberg 1988, Boyle 2011, Nilsson et al. 2011). **Cependant**, la migration partielle est également courante chez les ongulés, notamment le cerf wapitis et le cerf élaphe *Cervus elaphus* (Woods 1991, Mysterud et al. 2011), l'orignal *Alces alces* (Ball et al. 2001, Andersen 1991), le cerf mulet *Odoicoleus hemionas* (Nicholson et al. 1997), le chevreuil *Capreolus capreolus* (Cagnacci et al. 2011), le cerf de Virginie *Odoicoleus virginianus* (Forbes et Theberge 1995) et le gnou *Conochaetes taurinus* (Fryxell et al. 1988). Cela pose quelque peu problème chez les ongulés, car la plupart des publications sur la migration des ongulés montrent que celle-ci présente des avantages considérables (Bergerud et al. 1984, Fryxell et al. 1988). On peut donc se demander pourquoi de nombreuses populations d'ongulés sont partiellement migratrices ?

Dans toute population, on pense que la migration partielle est maintenue par une forme d'équilibre démographique entre les deux stratégies migratoires selon plusieurs mécanismes différents (Lundberg 1988, Kaitala et al. 1993). **Premièrement**, les animaux peuvent passer de **manière adaptative** d'une stratégie migratoire à une stratégie sédentaire lorsque la densité de population, la fréquence de chaque stratégie ou l'abondance des ressources changent (Lack 1968). **Deuxièmement**, les animaux peuvent adopter une stratégie migratoire ou sédentaire dépendante de leur état, en fonction de leur âge ou de leur condition physique (Adriaensen et Dhondt 1990, Perez-Tris et Telleria 2002). Ces deux premiers mécanismes sont des mécanismes individuels dans lesquels une stratégie peut finir par tirer le « meilleur parti d'une mauvaise situation » (Adriaensen et Dhondt 1990). Le **troisième** mécanisme pourrait être l'équilibre démographique au niveau de la population, où les individus sont migrants ou résidents, mais où les proportions sont fixées au niveau de la population par un équilibre de fitness dépendant de la densité entre les stratégies (Lundberg 1988). Chez les ongulés, la grande fidélité aux stratégies migratoires, avec peu d'indications d'une dépendance à l'état ou à l'âge (Nicholson et al. 1997, Van Dyke et al. 1998), indique le maintien d'une migration partielle chez les ongulés, en accord avec l'équilibre démographique au niveau de la population. **Contrairement** aux oiseaux chanteurs (Swingland et Greenwood 1983), peu d'études ont trouvé une base génétique fixe solide pour la migration chez les ongulés (Bolger et al. 2008 ; mais voir McDevitt et al. 2009). Lorsque la migration s'est avérée améliorer l'accès au fourrage ou réduire le risque de prédation (Fryxell et al. 1988, Mysterud et al. 2002), la migration partielle chez les ongulés serait maintenue lorsque les résidents minimisent les coûts démographiques relatifs liés à l'abandon de la migration, même si seule une faible fréquence de résidents est maintenue dans la population (Fryxell et al. 1988). **En revanche**,

on pourrait s'attendre à une perte de migration lorsque les résidents pourraient faire des compromis entre le risque et le fourrage afin de réduire le risque et d'obtenir un fourrage abondant dans les zones d'hivernage tout au long de l'année (Hebblewhite et Merrill 2009), ou bien en faisant des compromis entre la survie des adultes et la reproduction (Pulliam 1989). Compte tenu du déclin **généralisé** du comportement migratoire chez les populations d'ongulés dans le monde entier (Berger 2004, Bolger et al. 2008), il est de plus en plus nécessaire de comprendre les mécanismes démographiques de ce déclin et de déterminer s'il résulte d'un changement de l'équilibre démographique vers des stratégies résidentes.

L'objectif de cette étude était d'évaluer la démographie comparative des stratégies migratoires et résidentes d'un troupeau d'ongulés partiellement migrateurs afin d'évaluer les mécanismes de changement dans le rapport entre migrants et résidents. Nous nous sommes concentrés sur une population de wapitis partiellement migrateurs qui hiverne à proximité du parc national de Banff (BNP) dans les Rocheuses Canadiennes. Au cours des 20 dernières années, la proportion de résidents dans la population **a augmenté**, ce qui suggère que les tendances démographiques ont favorisé les résidents (Hebblewhite et al. 2006). Nous avons précédemment montré que la migration vers les zones d'été de haute altitude dans le PNB augmentait l'accès à une fourrage de haute qualité et réduisait l'exposition au risque de prédation (Hebblewhite et al. 2008, Hebblewhite et Merrill 2008). **En revanche**, les wapitis résidents bénéficiaient d'une nourriture de moindre qualité et étaient exposés à un risque de prédation plus élevé, qu'ils évitaient en utilisant des refuges à petite échelle créés par les loups qui fuyaient les humains (Hebblewhite et al. 2005, Hebblewhite et Merrill 2008, 2009). Si la stratégie de sélection des ressources des wapitis résidents semblait compenser l'abandon des avantages alimentaires de la migration, on ignorait si cela se traduisait par des différences démographiques entraînant des changements dans la migration au niveau de la population.

Nous avons donc comparé la **démographie** des deux stratégies migratoires afin de tester l'hypothèse selon laquelle les avantages démographiques de la sélection des ressources pour les refuges par les wapitis résidents **compensaient** la qualité alimentaire inférieure, égalisant ainsi la condition physique des wapitis résidents et migrants, et maintenant ainsi une migration partielle dans cette population. Nous ne nous attendions pas à un changement facultatif entre les stratégies (Hebblewhite 2006), ni à une base génétique solide pour la migration en raison du récent goulot d'étranglement génétique et de l'histoire de la réintroduction des wapitis (Hicks et al. 2007).

Pour tester cette hypothèse, nous avons comparé les taux vitaux et le taux de croissance de la population (λ) entre les stratégies migratrices et résidentes, et évalué les effets de l'exposition au risque de prédation, du fourrage, de leur interaction et de la taille du groupe d'élans sur la survie des adultes (Frair et al. 2007). Nous avons prédit que la survie serait réduite par l'exposition au risque de prédation et augmentée par l'exposition à une fourrage de haute qualité tout au long de l'année, et que ces différences seraient cohérentes avec les différences de sélection des ressources entre les stratégies migratoires (Hebblewhite et Merrill 2009). Les taux vitaux ont été combinés dans des modèles matriciels de Leslie afin de comparer l'aptitude démographique relative entre les stratégies des femelles adultes, que nous avons définie comme le taux de croissance démographique spécifique à la stratégie, lambda & (Caswell 2001). Nous avons utilisé le rapport entre les λ migrants et les λ résidents pour

estimer le différentiel de croissance relative entre les stratégies, équivalent au taux de variation du rapport migrants/résidents (M:R) dans la population (Kaitala et al. 1993).

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

La zone d'étude se situe sur les versants orientaux de l'écosystème accidenté des Rocheuses Canadiennes, dans le parc national de Banff (BNP) et à proximité de celui-ci, en Alberta, au Canada. L'étude a été menée de février 2002 à juin 2005 dans une zone de 7 000 km² délimitée par les déplacements de la population de wapitis Ya Ha Tinda (YHT). Les wapitis sont les ongulés les plus abondants et les proies dominantes des loups, qui sont à leur tour les principaux prédateurs des wapitis (Hebblewhite et al. 2004). Les autres espèces proies, par ordre d'abondance relative approximative, comprennent le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*), le cerf mulet (*Odocoileus hemionas*), le cerf de Virginie (*O. virginanus*), la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*), l'orignal (*Alces alces*) et, jusqu'à récemment (Hebblewhite et al. 2010), un troupeau résiduel de 5 à 8 caribous des montagnes (*Rangifer tarandus*).

Les autres prédateurs comprennent les grizzlis *Ursus arctos*, les ours noirs *Ursus americanus*, les couguars *Felis concolour*, les gloutons *Gulo gulo* et les coyotes *Canis latrans*. La quasi-totalité de la population de wapitis (95%) hiverne dans l'aire d'hivernage YHT. Pendant l'été, les migrateurs se déplacent vers des aires d'été situées à 20-60 km de distance, tandis que les résidents restent sur l'HT toute l'année. Historiquement, la proportion de migrants dans cette population avoisinait les 100%, mais elle a récemment diminué pour atteindre près de 50%, parallèlement à une baisse du nombre d'individus, qui est passé de 2 200 à 1 000 (Hebblewhite et al. 2006). Alors que les prélèvements importants de mâles ont toujours caractérisé la gestion des wapitis, une saison de chasse à court terme visant ≤ 30 femelles a eu lieu de 1999 à 2003 (AB Fish and Wildlife, données non publiées), en partie pendant notre étude. Pour plus de détails sur la zone d'étude, voir Hebblewhite et al. (2006).

Capture et surveillance des wapitis

Nous avons capturé 352 wapitis pendant l'hiver (du 15 janvier au 31 mars) entre 2002 et 2004 dans l'aire d'hivernage HT (protocole de soins aux animaux n° 353112 de l'Université de l'Alberta) à l'aide de deux enclos piégés appâtés avec du foin de luzerne ; 11 wapitis ont été capturés à l'aide d'un filet hélicoptère, et tous les wapitis ont été manipulés sans immobilisation chimique. Parmi ces 352 wapitis, nous avons équipé 120 femelles (âgées d'au moins un an) de colliers émetteurs VHF ou GPS (colliers LOTEK 2200 et 3300) sans connaître leur comportement migratoire. Au total, nous avons déployé 32 colliers GPS et 120 colliers VHF, certains wapitis portant les deux types de colliers successivement. Les femelles ont été réparties en quatre classes d'âge en fonction de l'éruption dentaire, du poids corporel et de l'historique de capture (c'est-à-dire celles capturées lorsqu'elles étaient faons) : faons, jeunes de moins d'un an (<1,5 à 2,5 ans), subadultes (<2,5 ans) et adultes (>2,5 ans). La masse corporelle des wapitis a été enregistrée à l'aide d'une balance pour bétail. Nous avons surveillé les wapitis équipés de colliers GPS et VHF depuis les airs ou depuis le sol à une fréquence moyenne et médiane de respectivement une fois tous les 9,0 jours (SE = 11,13) et 6,0 jours, jusqu'à leur mort, leur émigration ou la fin de l'étude. Les positions des colliers GPS collectées toutes les 2 heures ont été rééchantillonnées à des intervalles de 6 jours équivalents à la télémétrie VHF pour les analyses de survie afin de garantir un échantillonnage cohérent entre les strates de migrants.

L'erreur moyenne de localisation VHF était de 218 m, 50% des localisations GPS se situaient à moins de 34 m et 95% à moins de 113 m (Hebblewhite et al. 2007). Le biais GPS induit par l'habitat était suffisamment faible pour ne pas influencer les analyses de l'habitat (<10%, Frair et al. 2004, Hebblewhite et al. 2007). Nous avons défini les migrants et les résidents en identifiant les mouvements entre les aires de répartition estivales saisonnières non chevauchantes à l'aide de la télémétrie VHF et GPS (Craighead et al. 1972). Nous avons estimé les taux de changement entre les stratégies migratoires d'une année à l'autre pour la période 2002-2005 en nous basant sur les wapitis dont l'historique migratoire était connu.

Survie des femelles adultes

Les mortalités des wapitis équipés d'un collier émetteur ont été étudiées 5,2 (SE = 7,98) jours après la détection des signaux de mortalité VHF, et nous avons attribué la cause du décès à un prédateur (loup, grizzli, autre), à la chasse humaine, à une maladie ou à des causes inconnues selon des critères systématiques (Hebblewhite 2006). Les décès survenus dans le mois suivant la capture (n = 2) ont été considérés comme des cas de **myopathie** de capture et ont été censurés. À l'exception de deux cas (abattus par des chasseurs), tous les décès avaient une date et un lieu connus. Pour ces deux cas, nous avons utilisé le dernier emplacement connu dans le modèle de survie de Cox. Nous avons utilisé l'analyse de survie non paramétrique de Kaplan-Meier (K-M) (Therneau et Grambsch 2000, Cleves et al. 2002) pour estimer les taux de survie annuels des résidents et des migrants entre janvier 2002 et juin 2005 au cours des années biologiques 2003 et 2004 (Tableau 1). Les différences entre les taux de survie des migrants et des résidents ont été testées à l'aide du test du log-rank (Cleves et al. 2002), et les taux de mortalité annuels moyens par cause ont été calculés à partir des estimateurs K-M.

Facteurs influençant la survie…

Taux de reproduction…

Survie des élans…

Aptitude démographique des migrants et des résidents…

RESULTATS

Capture et suivi des wapitis

Sur les 120 wapitis équipés d'un collier, utilisés dans l'analyse de survie, 53 (45%) étaient des résidents et 65 (54%) étaient des migrants. Chaque wapiti a été suivi pendant une durée moyenne de 1,9 an, soit 550 jours. Nous avons suivi 150 wapitis pendant au moins deux saisons migratoires. Deux wapitis suivis pendant au moins deux ans ont changé de stratégie migratoire à trois reprises (un changement par an pendant la durée de l'étude), soit un taux de changement de 2,0% par an et par wapitis. **Cependant**, il n'y a pas eu de passage systématique du statut de migrateur à celui de résident (deux wapitis sont passés du statut de migrateur à celui de résident, et un wapiti est passé du statut de résident à celui de migrateur), et le taux de changement net était proche de 0% par an.

Survie des femelles adultes

Au total, 39 mortalités ont été enregistrées entre le 2 février 2002 et le 30 novembre 2004 (18 migrants, 21 résidents, Fig. 2). Les loups ont été la principale cause de mortalité (n = 17, 43%), qui s'est produite tout au long de l'année, suivis par la chasse humaine (n = 11, 2 %), les grizzlis (n = 7, 19%) et d'autres causes (n = 5, 11%), notamment les coyotes, les couguars et les maladies/la famine. La chasse humaine comprenait 18% de chasse à l'arc, 18% de chasse au fusil, 18% de braconnage et 46% de chasse par les Premières Nations signataires d'un traité. La mortalité mensuelle totale a atteint son pic pendant la migration de juin (n = 9), principalement due à la prédation par les grizzlis (57%), et pendant la période de septembre à novembre (n = 11), la mortalité était principalement due aux loups et à la chasse humaine (46% et 36%, Fig. 2). La mortalité hivernale (novembre-avril, n = 17) était inférieure à celle estivale (mai-octobre) (n = 22), en particulier en l'absence de chasse humaine. Les causes de mortalité différaient entre les migrants et les résidents (test χ^2 = 20,82, p = 0,0001, DF = 3). Bien que davantage de migrants aient été tués par des grizzlis et des loups, la différence globale significative était due à une chasse humaine plus importante des résidents (Fig. 2 ; test G X2 pour la chasse p < 0,01).

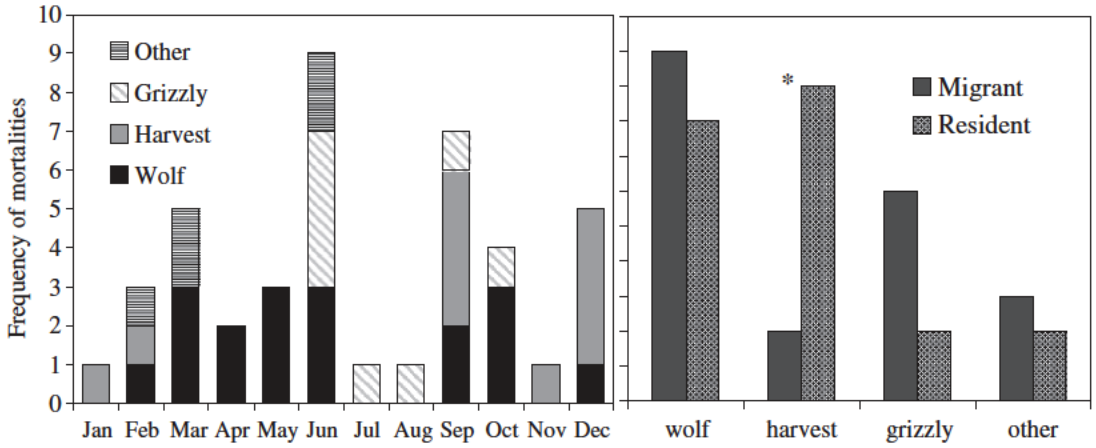

Figure 2. Fréquence des mortalités chez les femelles adultes de la population de wapitis Ya Ha Tinda, de février 2002 à novembre 2004, selon (**a**) la cause de mortalité et (**b**) la stratégie migratoire. Les différences significatives entre les causes de mortalité selon la stratégie migratoire sont indiquées par un astérisque * (voir le texte pour plus de détails)

Les taux de survie moyens pour l'ensemble de l'étude étaient de 0,840 (SE = 0,032) pour les résidents et de 0,862 (SE = 0,035) pour les migrants, et ne différaient pas (test du log-rank χ^2, DF = 1, p = 0,31, Tableau 1, Annexe A1 du matériel supplémentaire). **Cependant**, la survie des résidents a varié d'une année à l'autre et a été significativement plus élevée que celle des migrants en 2002 (test log-rank χ^2, DF = 1, p = 0,03), mais inférieure à celle des migrants en 2003 (test log-rank χ^2, DF = 1, p = 0,05). Les taux de mortalité par cause spécifique confirment les résultats de la Figure 2, à savoir que les migrants présentaient une mortalité plus élevée due aux loups et aux grizzlis, en particulier, tandis que les résidents présentaient une mortalité plus élevée due aux humains (Tableau 2).

Tableau 2. Taux annuels moyens de mortalité par cause chez les wapitis migrants et résidents entre 2002 et 2004, population de wapitis de Ya Ha Tinda, parc national Banff. L'écart-type est calculé à l'aide de l'approximation delta. Les prises comprennent les prises légales à l'arc et au fusil, le braconnage et les prises des Premières Nations en vertu des traités. Les autres causes comprennent les couguars, les coyotes et les maladies

% Mort	Migrant	SE	Resident	SE
Wolf	0.076	0.010	0.053	0.009
Harvest	0.015	0.004	0.059	0.010
Grizzly	0.046	0.007	0.013	0.004
Other	0.023	0.005	0.013	0.004

Facteurs influençant la survie

La survie des wapitis répondait aux hypothèses de risques proportionnels pour toutes les covariables, y compris le statut migratoire (résidu de Schoenfield χ^2 = 1,77, p = 0,185, graphiques linéaires des résidus partiels de Cox-Snell). Nous n'avons donc pas stratifié les modèles en fonction du statut migratoire.

L'inclusion d'interactions saisonnières (hiver, été) ou migratoires (par exemple avec la taille du groupe) n'a amélioré aucun modèle. Le modèle supérieur a été sélectionné avec un degré de certitude élevé (ΔAIC_c = 3,5 entre les modèles classés premier et deuxième), nous ne présentons donc que ce modèle ici (détails dans Hebblewhite 2006). Le modèle le plus performant présentait également un ajustement raisonnable aux données (LR χ^2 = 9,82, p < 0,043) et une grande précision prédictive basée sur la correspondance entre le risque quotidien classé et la fréquence des décès (rho de Spearman = 0,852, p = 0,0015, n = 10 classes, détails dans Hebblewhite 2006). Nous présentons les rapports de risque, qui sont les logarithmes naturels des ß dans l'équation 1, où un rapport de risque (HR) < et > 1 implique respectivement une réduction ou une augmentation du risque relatif de décès. Les mêmes covariables sont apparues dans le modèle supérieur pour les deux stratégies migratoires ; aucune covariable retenue dans le modèle supérieur n'était spécifique à une seule stratégie migratoire.

Les wapitis migrateurs présentaient un risque de mortalité plus faible (HR = 0,61), bien que cela ne soit pas significativement différent des résidents (Tableau 3), comme le montrent les tests du log-rank des taux de survie de Kaplan-Meier mentionnés ci-dessus. Le risque de mortalité des wapitis diminuait (HR < 1) à mesure que l'exposition cumulative au fourrage augmentait au cours de l'année à partir du mois de juin (Tableau 3). Comme le HR pour l'interaction FXP était > 1 (Tableau 3), le risque a augmenté plus rapidement dans les zones à forte biomasse fourragère et à risque de prédation élevé (Figure 3). Le risque de mortalité a également diminué avec la taille des groupes, de sorte que le risque de mortalité est resté constant jusqu'à des groupes d'environ 75 individus, après quoi il a diminué de manière exponentielle (Tableau 3, Figure 4). Les différences de taille des groupes étaient les plus prononcées en été (juin-août), lorsque la taille moyenne des groupes résidents était de 93,1 (écart-type = 71,4) et celle des groupes migrants de 31,2 (écart-type = 56,1) (Figure 3), ce qui se traduisait par un risque environ 20% plus élevé pour les migrants en été en raison des seules différences saisonnières de taille des groupes. **En revanche**, en hiver, la taille des groupes était identique, les migrateurs vivant en groupes de 263,2 (écart-type = 213,2) et les résidents en groupes de 264,3 (écart-type = 215,8), car les migrateurs et les résidents vivaient en groupes mixtes pendant cette saison.

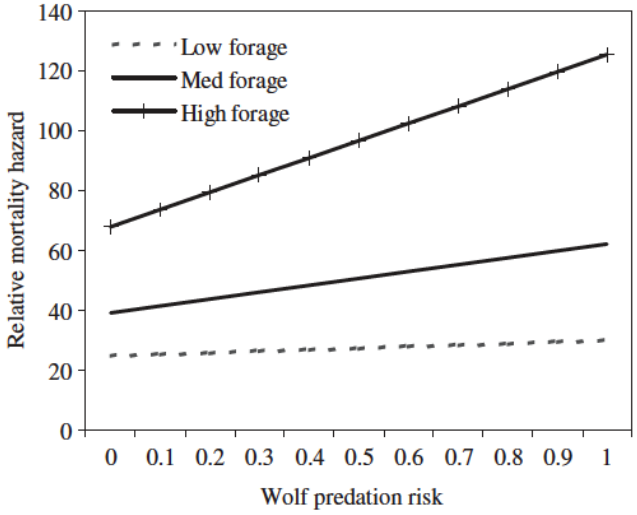

Figure 3. Risque relatif de mortalité selon le modèle de régression des risques proportionnels de Cox pour les biches adultes migrants et résidents, population de cerfs wapitis Ya Ha Tinda, parc national de Banff, Alberta, Canada, 2002-2004. Le risque relatif de mortalité est estimé à partir de $h(t \mid x_i) = h_0(t)\exp^{(\beta x)}$ pour une exposition annuelle moyenne à 5, 25 et 50 g/m² (représentative d'une biomasse fourragère faible, moyenne et élevée dans l'étude) de biomasse fourragère herbacée, compte tenu du risque relatif de prédation par les loups, en moyenne pour les biches migrantes et résidentes dont les risques ne différaient pas de manière significative dans le modèle supérieur. Il convient de noter que la qualité du fourrage diminue avec l'augmentation de la biomasse fourragère

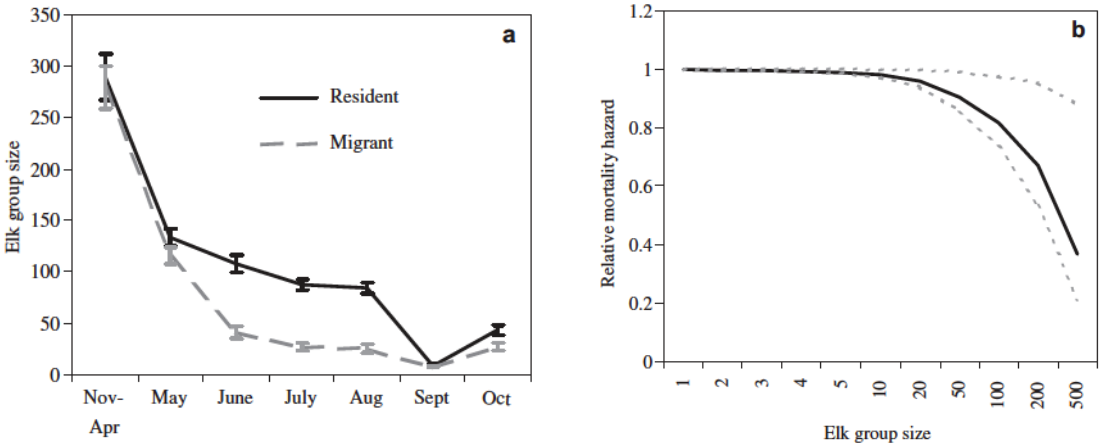

Figure 4. Femelles adultes migrantes et résidentes (**a**) relations entre la taille des groupes saisonniers (± IC à 95%) et (**b**) risque relatif de mortalité (± IC à 95%) à partir des meilleurs modèles de survie à risques proportionnels de Cox, population de cerfs wapitis de Ya Ha Tinda, parc national Banff, Alberta, 2002-2004

Taux de gestation

Les taux de gestation ont varié de 0,66 à 0,98 entre 2002 et 2005 (n total = 150, n = 12 à 25 ans, stratégie1, Annexe A2 du matériel supplémentaire). Le taux de grossesse chez les femelles d'un an était faible, à 0,167 (annexe A2 du matériel supplémentaire), et nous ne disposions pas d'un échantillon suffisamment important pour déterminer les différences entre les stratégies. Les adultes migrateurs avaient des taux de grossesse plus élevés (0,90, SE = 0,007, régression logistique $\beta_{migrant}$ = + 2,90, SE = 1,21, p=0,001) que les adultes résidents (0,83, SE = 0,001), sauf en 2003 (interaction $\beta_{migrant*2003}$ = -3,43, SE = 1,82, p = 0,001). Sur 150 femelles adultes, nous avons déterminé des gestations consécutives pour 23 biches pendant deux ans, et pour trois de ces biches pendant trois ans. À l'exception d'une femelle qui était stérile pendant les deux années, seulement 62% (n = 16) se sont reproduites consécutivement chaque année, comme l'a déterminé l'échantillonnage consécutif. Les

migrantes avaient une prévalence légèrement plus élevée de reproduction consécutive (68%) que les résidentes (57%), mais cette différence n'était pas significative (χ^2 = 5,1, p = 0,21).

Tableau 3. Facteurs de risque issus du modèle de risques proportionnels de Cox influençant la mortalité des wapitis résidents et migrants, population de wapitis Ya Ha Tinda, parc national Banff, 2002-2004. Les effets sont exprimés sous forme de rapports de risques (βx) et peuvent être interprétés de la même manière que les rapports de côtes, avec les erreurs standard et les valeurs p associées

Risk factor	Hazard ratio $Ln(e^{\beta x})$	SE	P
Migrant status	0.613	0.191	0.152
Forage (herbaceous biomass:g m−2, annual running mean)	0.957	0.023	0.074
Wolf predation risk (pack-level, unitless)	0.077	0.178	0.11
Forage × wolf predation risk interaction	1.149	0.090	0.077
Group size	0.998	0.002	0.15

Survie des faons

La survie de 79 faons (33 résidents, 46 migrants) a été suivie en 2002 et 2003, depuis les tests de gestation effectués le 8 mars jusqu'au 22 mars de l'année suivante (matériel supplémentaire, Annexes A3 et A4). Comme c = 1,504 était > 1 dans le test global de bonté d'ajustement (GOF) bootstrap, nous avons corrigé la surdispersion à l'aide de méthodes de quasi-vraisemblance (White et Burnham 1999). Compte tenu de l'incertitude liée au choix du modèle dans l'ensemble des meilleurs modèles (Annexe A3 du matériel supplémentaire), nous présentons ici la survie moyenne des faons (Burnham et Anderson 1998) par intervalle pour les faons migrants et résidents (Tableau 1). Migrants $\phi_{1(\text{nouveau-nés})}$ (0,615) n'était pas statistiquement inférieur à la survie des nouveau-nés pour les résidents (0,697) (Annexe A4 du matériel supplémentaire). La survie été-hiver, $\phi_{2(\text{été-hiver})}$ était similaire pour les faons migrateurs et résidents (0,266 contre 0,265). Les taux de survie annuels des faons migrateurs (0,163) n'étaient pas non plus statistiquement inférieurs à ceux des résidents (0,185 ; Tableau 1). La survie ne différait pas non plus d'une année à l'autre (Annexe A4 du matériel supplémentaire). Bien que ces taux de survie des faons puissent sembler faibles et potentiellement biaisés, car nous n'avons pas effectué de suivi entre le 22 mars et le 31 mai, ils ont été étroitement corroborés par un faible ratio veaux/vaches de 0,12 (SE = 0,025), ce qui correspond approximativement aux taux de survie des veaux attendus selon Harris et al. (2008).

Aptitude démographique des migrants et des résidents

Les taux vitaux et les estimations de la variance des processus utilisés dans les modèles matriciels sont résumés dans le Tableau 1. En tenant compte de l'incertitude des taux vitaux à l'aide de modèles matriciels utilisant l'analyse de simulation des étapes de la vie (LSA), le taux de croissance stochastique de la population pour les migrants et les résidents était de λ_R = 0,866 (SD = 0,105) et λ_R = 0,897 (SD = 0,145). Les migrants et les résidents étaient tous deux en déclin (test de randomisation pour λ_R et λ_R < 1,0, p < 0,05) à un taux d'environ 10 à 12%. **Cependant**, la différence de 3,3% entre la croissance stochastique de la population des deux stratégies n'était pas statistiquement significative (test de randomisation p = 0,36). Ainsi, alors que le ratio de 1/2 suggérait que la proportion de résidents dans la population augmentait de 3,3%, l'incertitude liée à ce ratio incluait 1 (test de randomisation p = 0,25).

DISCUSSION

Malgré l'adoption de stratégies de sélection des ressources très différentes pour éviter les prédateurs et obtenir du fourrage (Hebblewhite et Merrill 2009), les wapitis migrateurs et résidents ont atteint une aptitude démographique **similaire**, comme l'indiquent la survie des femelles adultes (à la fois d'après les tests du log-rank et les modèles de Cox) et la survie des petits, qui ne présentent pas de différence significative, ce qui conduit à des taux de croissance démographique équivalents. Peu d'études, voire aucune, ont montré une aptitude démographique égale chez les ongulés migrateurs et résidents, bien que cela ait été rapporté pour un large éventail d'autres espèces (cincles d'Amérique *Cinclus mexicanus*, Gillis et al. 2008 : tortues géantes, Swingland et Lessells 1979 : mésanges à tête noire, Perez-Tris et Telleria 2002 : truite brune *Salmo trutta*, Olsson et Greenberg 2004 : rouges-gorges Européens *Erithacus rubecula*, Adriansen et Dhondt 1990). **Néanmoins**, des études antérieures sur les ongulés ont suggéré l'existence d'un compromis démographique entre les populations migratrices et sédentaires. Par exemple, les élans migrateurs en Scandinavie ont peut-être bénéficié d'une réduction de la pression cynégétique humaine (Andersen 1991), mais probablement au détriment d'une baisse de la qualité du fourrage (Andersen 1991, Ball et al. 2001). **Dans d'autres cas**, les compromis entre le fourrage et la prédation peuvent être déterminés en partie par les variations environnementales qui déterminent les avantages démographiques relatifs de la migration (Swingland et Lessells 1979). Nicholson et al. (1997) ont montré que lors des années à faibles précipitations (et donc à faible disponibilité de fourrage), la survie des cerfs mulets migrateurs était inférieure à celle des cerfs résidents, mais que lors des années normales, la survie des migrateurs était supérieure. La fréquence de la migration chez l'antilope d'Amérique *Antilocapra americana* (White et al. 2007) semblait également dépendre des conditions environnementales, l'augmentation de l'épaisseur de la neige réduisant la fréquence migratoire.

Nos résultats soutiennent le maintien d'une migration partielle grâce à l'équilibre démographique des taux vitaux qui équilibrent la croissance démographique entre les comportements migratoires. Les stratégies migratoires des wapitis semblaient relativement **fixes**, ce qui implique que les individus adoptent le comportement migratoire de leur mère. **Cependant**, cela suggère que la migration devrait être soit quelque peu plastique, soit avoir une base génétique. Bien qu'il puisse exister une base génétique pour la migration chez d'autres ongulés, tels que le caribou des bois partiellement migrateur en Alberta (McDevitt et al. 2009), la réintroduction récente de wapitis en Alberta après sa quasi-disparition au début du siècle et de forts goulots d'étranglement génétiques (Hicks et al. 2007) rend le déterminisme génétique peu probable comme base de la migration partielle chez les wapitis. Le changement facultatif pourrait se produire sur des périodes beaucoup plus longues que celles observées dans notre étude - une hypothèse que nous étudions actuellement dans le cadre d'un suivi à long terme. Il est intéressant de noter qu'il n'est pas clair si les wapitis font de véritables « choix » comportementaux pour migrer ou non en fonction de l'évolution du risque de prédation. Il est certain que, dans les aires de répartition estivales, nos recherches précédentes ont montré que les wapitis individuels varient dans leur propension à choisir de se nourrir ou d'éviter la prédation. On ne sait pas encore si cela est lié à la survie. Ailleurs, White et al. (2009) ont montré qu'après le rétablissement des loups dans le parc national de Yellowstone, les wapitis ont modifié leur répartition et leurs stratégies migratoires, ce qui suggère que la décision de migrer ou non peut être assez plastique. Malgré certaines

informations fournies par notre étude et d'autres, des études longitudinales sur des individus sont nécessaires pour comprendre à quel point le comportement migratoire des ongulés est plastique.

Comme le prédisaient d'autres systèmes migratoires d'ongulés (Fryxell et al. 1988), les wapitis migrateurs de notre étude **auraient dû avoir** une aptitude démographique plus élevée. Les migrants ont bénéficié d'une digestibilité du fourrage supérieure de 4 à 5% pendant l'été, ce qui s'est traduit par des taux de gestation plus élevés et un poids plus élevé des faons femelles, suggérant des effets bénéfiques ascendants de la migration (Hebblewhite et al. 2008). Malgré l'avantage nutritionnel des migrants, les **performances** démographiques équivalentes des résidents suggèrent que les effets descendants ont été prépondérants, annulant tout avantage nutritionnel acquis grâce à la migration. Sur la base de nos travaux précédents, nous nous **attendions** à ce que les migrants soient exposés à un risque de prédation par les loups légèrement **inférieur** (15% de moins) à petite échelle spatiale par rapport aux résidents (Hebblewhite et Merrill 2007). **Cependant**, d'après nos estimations démographiques, les migrateurs ont subi des taux de prédation réels **plus élevés** pour deux raisons principales. **Premièrement**, les migrateurs ont subi une prédation accrue par les grizzlis pendant la migration de juin (Hebblewhite et Merrill 2007), similaire au risque accru subi pendant la migration par les oiseaux de rivage migrateurs (Lank et al. 2003).

Deuxièmement, les résidents ont pu réduire leur mortalité en exploitant des refuges locaux à l'abri des loups, proches de l'activité humaine (Hebblewhite et Merrill 2008, 2009). En restant dans des zones d'hivernage à basse altitude qui offraient une biomasse fourragère élevée pendant l'été, mais une faible qualité fourragère (Hebblewhite et al. 2008), les taux de gestation et le poids des faons étaient plus faibles chez les wapitis résidents que chez les wapitis migrateurs (Hebblewhite 2006, annexe A2 du matériel supplémentaire). Ces différences dans la sélection des ressources par les résidents se reflétaient dans les modèles de survie. Les résidents ont subi les effets interactifs d'un risque de prédation par les loups plus élevé et d'une biomasse fourragère importante (de moindre qualité en été) par le biais de l'interaction FX dans le modèle de survie de Cox (Figure 4). **En conséquence**, les wapitis résidents auraient dû avoir un taux de survie plus faible, mais ce n'était pas le cas, car ils ont exploité des refuges créés par l'homme pour échapper aux prédateurs, ce qui leur a permis de sélectionner des zones à forte biomasse fourragère sans risque élevé de prédation par les loups (Hebblewhite et Merrill 2008). Ces résultats sont similaires à ceux de Frair et al. (2007), qui ont constaté des **compromis** spatiaux opposés en matière de mortalité due aux humains et aux loups dans une zone d'étude située juste au nord de la population de Ya Ha Tinda.

La taille plus importante des groupes de résidents pourrait également constituer un avantage « supplémentaire » qui a contribué à égaler ou à dépasser la condition physique des migrants. Étant donné que la taille des groupes de résidents était 2 à 3 fois supérieure à celle des migrants pendant l'été, malgré une population de taille égale, et que le risque de mortalité diminuait avec l'augmentation de la taille des groupes, les résidents ont bénéficié d'une **réduction** de près de 20% du risque de mortalité pendant l'été grâce au simple fait de se regrouper. Les **avantages** liés à la **taille du groupe** suggèrent un mécanisme de rétroaction positive lorsqu'ils sont combinés à la prédation par les loups, qui pourrait entraîner une prédation compensatoire au-delà d'un seuil critique de taille et de densité du groupe d'élans d'environ 75 élans (Fig. 4, sensu Fryxell et al. 2007, McLellan et al. 2010). Comme les

résidents se regroupaient généralement en quelques grands troupeaux pendant l'été, les rencontres entre les loups et les résidents atteignaient rapidement un niveau de saturation (Huggard 1993), et les taux de prédation pouvaient devenir inversement proportionnels à la densité à mesure que la densité des wapitis, et donc la taille des troupeaux, augmentait (Hebblewhite et Pletscher 2002, McLellan et al. 2010). Cela suggère que la taille plus importante des groupes de résidents pourrait permettre à ces derniers d'échapper à la prédation, à l'instar des travaux récents sur la prédation des lions sur les gnous dans le Serengeti (Fryxell et al. 2007). Il est important de noter que le développement de grands groupes n'a été possible que grâce à l'activité humaine, qui a créé un refuge contre la prédation dans les prairies hivernales pendant l'été (Hebblewhite et Merrill 2009), contribuant ainsi à réduire le risque de mortalité des résidents. **Ainsi**, la combinaison de stratégies de sélection des ressources à petite échelle par les résidents et de la taille plus importante des groupes leur a permis d'atteindre une aptitude démographique similaire à celle des migrants.

Il est toutefois difficile de concilier l'aptitude démographique égale des wapitis résidents et migrants observée au cours de notre étude avec la tendance à long terme au déclin des migrants depuis les années 1980. Dans les années 1980, on comptait environ 30 wapitis résidents sur 1 000 (Morgantini 1988, Hebblewhite et al. 2006). Bien que les estimations de la survie des adultes et des faons soient inconnues (Morgantini 1988), nous savons que les loups étaient pratiquement absents, qu'il n'y avait pas de chasse légale des femelles et que le rapport faons/femelles était de 0,33, ce qui équivaut à un taux de survie des faons de 0,40 (Harris et al. 2008).

Nous avons donc utilisé notre modèle de matrice de Leslie pour évaluer l'effet d'une réduction de 75% de la mortalité due à la prédation, de l'absence de chasse légale et d'un taux de survie des petits de 0,40. Dans ce scénario, le λ des deux stratégies aurait été de 1,12 en 1980, ce qui, s'il était resté constant, aurait donné 230 résidents et ~2390 migrants en 1996, contre un pic de 2200 wapitis en 1994 (Hebblewhite et al. 2006). Depuis ce pic de 2 200 individus, le rapport M:R et la taille de la population ont diminué de manière constante pour atteindre un rapport M:R de 50:50 et environ 1 000 wapitis. Il est clair qu'une forme de dépendance à la densité (prédation ou compétition alimentaire) a affecté la démographie des wapitis depuis ce pic, mais qu'elle a eu un impact négatif plus important sur les migrants que sur les résidents. Nous pensons que ce sont les différences combinées entre la prédation par les loups et la chasse humaine qui concilient nos observations contrastées à court terme (cette étude) et à long terme du déclin des migrants. Cela **contraste** avec les populations de cerfs élaphes Norvégiens qui ne subissent pas de prédation élevée, où la compétition pour la nourriture dans les zones d'hivernage peut en fait augmenter la migration (Mysterud et al. 2011). **Tout d'abord**, les niveaux élevés de chasse humaine subis par les résidents dans cette étude ne reflètent pas la survie à long terme, car la chasse légale des femelles n'a eu lieu qu'entre 1999 et 2003. La mortalité élevée des résidents due à l'activité humaine s'est produite pendant l'hiver, lorsque les résidents et les migrants se sont mélangés dans les zones d'hivernage, ce qui suggère une plus grande vulnérabilité à la chasse, peut-être en raison de l'accoutumance à l'activité humaine (Thompson et Henderson 1998) ou du partitionnement spatial (Robinson et al. 2010). **Quoi qu'il en soit**, en supposant qu'il n'y ait eu aucune chasse légale au cours de ces deux années (mais toujours une chasse par les Premières Nations) et aucun changement dans les autres taux vitaux, λ_R = 0,95 pour les résidents et λ_M = 0,861

pour les migrateurs, soit une différence de près de 10% dans la croissance démographique. Sans aucune chasse par les Premières Nations, qui n'a eu lieu qu'en 2003, λ_R s'approche de 1,01. **Ainsi**, nous nous attendrions à une survie plus élevée des résidents sans chasse humaine pour expliquer le déclin de la proportion de migrants dans cette population.

Ces différences dans la mortalité causée par l'homme seraient aggravées par la mortalité plus élevée des loups chez les migrants, ce qui, selon nous, est le mécanisme dépendant de la densité le plus susceptible d'expliquer le déclin de la taille globale de la population depuis le milieu des années 1990 (Garrott et al. 2009). Les migrants et les résidents ont tous deux connu un déclin de 10 à 12% au cours de notre étude, en grande partie à cause de la forte prédation des loups sur les migrants et de la forte prédation humaine et des loups sur les résidents. Le déclin rapide de la taille de la population et de la proportion de migrants après la recolonisation par les loups au milieu des années 1980 correspond aux preuves de plus en plus nombreuses suggérant que les loups **pourraient être capables** de limiter ou de réguler les ongulés à de faibles densités (Messier 1994, Hebblewhite et al. 2005, Garrott et al. 2009), et que la prédation par les loups a eu, au moins au début, un impact plus important sur les migrants que sur les résidents (Hebblewhite et al. 2006). **Cependant**, à mesure que la densité globale des wapitis et des loups diminue, on peut s'attendre à ce que la prédation des loups sur les migrants s'atténue, ce qui fournit un mécanisme dépendant de la densité pour le maintien d'une faible fréquence de migrants dans la population. Par exemple, le déclin de la population et des migrants semble s'être stabilisé depuis 2005, ce qui suggère un déclin de la mortalité due à la prédation dépendant de la densité (Hebblewhite, non publié). Ces différences dans la dynamique à court et à long terme soulignent l'importance des études à long terme pour comprendre la dynamique des populations d'ongulés migrateurs (Bolger et al. 2008). La modélisation future des populations aiderait à identifier les plages de prédation et les paramètres démographiques dans lesquelles la migration sera favorisée chez les populations d'ongulés partiellement migrateurs (sensu Kaitala et al. 1993).

Indépendamment des différences entre les observations à long et à court terme de cette population, il est clair que l'avantage démographique des résidents est dû à une interaction complexe entre le fourrage, le risque de prédation et les perturbations humaines. Sans ces interactions, la biomasse fourragère devrait être beaucoup plus importante, ou le risque de prédation beaucoup plus faible, pour obtenir les mêmes avantages que ceux dont bénéficient les résidents. En l'absence d'activité humaine moderne dans l'aire d'hivernage de Ya Ha Tinda, l'équilibre démographique aurait probablement été plus favorable aux migrants, ce qui correspond à l'hypothèse avancée dans la littérature selon laquelle la migration est bénéfique pour les ongulés. **Cependant**, de nombreuses populations d'ongulés migrateurs sont menacées par les mêmes impacts humains qui entraînent la perte du comportement migratoire (Berger 2004, Bolger et al. 2008). Dans une population de wapitis adjacente à la ville de Banff, l'activité humaine intense dans un habitat de moindre qualité a également accru la valeur démographique des résidents, réduisant le rapport M:R à 0,15 et entraînant des changements trophiques à l'échelle de l'écosystème (Hebblewhite et al. 2005, Hebblewhite 2007). **De même**, dans le parc national de Yellowstone, les wapitis migrateurs sont exposés non seulement à un risque de prédation plus élevé de la part des loups et des grizzlis, mais aussi à une qualité réduite du fourrage dans les zones de migration estivales, car le changement climatique a réduit la durée d'accès à un fourrage de haute qualité (Middleton et

al. non publié). Si, historiquement, la chasse excessive et la fragmentation (routes, clôtures, barrages) semblaient être les principaux facteurs à l'origine de la perte de migration dans certaines régions (Berger 2004), les impacts humains modernes liés à l'utilisation des terres et au changement climatique, qui réduisent les avantages de la migration, pourraient être plus importants (Middleton et al. non publié, cette étude). Par exemple, avec le changement climatique, la réduction de la durée de la saison de croissance (Middleton et al., non publié) ou du moment de la mise bas et du verdissement (Post et al. 2008) peut nuire différemment aux migrateurs, qui pourraient être plus affectés que les résidents qui choisissent souvent des systèmes modifiés par l'homme. Il sera essentiel de comprendre la démographie des ongulés partiellement migrateurs pour anticiper et inverser les pertes d'ongulés migrateurs (Bolger et al. 2008).

En conclusion, nous montrons que malgré les avantages d'une meilleure qualité de fourrage et d'un risque de prédation par les loups relativement plus faible pour les migrateurs, la condition physique des wapitis résidents restant dans leur aire d'hivernage était au moins égale, voire légèrement supérieure (3%). Les différences entre les dynamiques à court et à long terme permettent d'expliquer la baisse du rapport M:R de 1,5% par an depuis 1977, obtenue à partir des relevés aériens de cette population. Nous attribuons ce changement d'équilibre entre les migrants et les résidents à la mortalité plus élevée due à la chasse humaine subie par les résidents au cours de notre étude, au rétablissement des loups dans le BNP dans les années 1980, à la réduction de la prédation sur les résidents due aux activités humaines en été et à l'habitat des prairies de l'aire d'hivernage qui facilite la formation de grands groupes de résidents en été. Bien que notre aperçu des caractéristiques démographiques indique une croissance démographique similaire entre les deux segments du troupeau à l'heure actuelle, on ne sait pas si le déclin historique de la proportion de migrants s'est stabilisé, et il faudra comprendre les mécanismes qui déterminent la dépendance à la densité dans la survie. **Cependant**, à l'heure actuelle, malgré des différences importantes dans le choix des ressources entre les wapitis migrants et résidents en termes de fourrage et de risque de prédation dans cette population, les deux stratégies semblent atteindre une aptitude démographique comparable.

Acknowledgements – Funding was provided by the Alberta Conservation Association, Alberta Cooperative Conservation Research Unit, Alberta Enhanced Career Development, Alberta Sustainable Resource Development, the Andrew Stewart Memorial Prize, the Bill Shostak Wildlife Award, Canon National Parks Science Scholarship for the Americas (MH), Centre for Mathematical Biology, Challenge Grants in Biodiversity, Foothills Model Forest, Foundation for North American Wild Sheep, Mountain Equipment Co-op Environment fund, NSERC-CRO grant no. 261091-02, Parks Canada, Rocky Mountain Elk Foundation, Sundre Forest Products Limited, Weyerhauser Inc., and the Univ. of Alberta and Montana. We thank the staff and biologists of the Ya Ha Tinda ranch, Parks Canada, and Alberta Fish and Wildlife. For animal capture services, we thank T. Shury and C.Wilson and T. Vandenbrink of Bighorn helicopters; we thank M. Dupuis for safe fixed wing telemetry monitoring. We thank the numerous field assistants for invaluable help during this study, especially C. Mueller, L. Thurston, H. Spaedtke, and H. Keta. Finally, we thank S. Boutin, C. Cassady-St. Clair, J. Fryxell, M. Kauffman, C. Gates, F. Messier, L. Morgantini, D. Simader and C. White for helpful critiques of past drafts of this manuscript. Animal capture and handling was conducted under Univ. of Alberta permit no. 35112, Parks Canada and Alberta Fish and Wildlife permits.

References

Adriaensen, F. and Dhondt, A. A. 1990. Population dynamics and partial migration of the European robin (*Erithacus rubecula*) in different habitats. – J. Anim. Ecol. 59: 1077–1090.

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

Andersen, R. 1991. Habitat deterioration and the migratory behavior of moose in Norway. – J. Appl. Ecol. 28: 102–108.

Ball, J. P. et al. 2001. Partial migration by large ungulates: characteristics of seasonal moose ranges in northern Sweden. – Wildlife Biol. 7: 39–47.

Barber, S. M. et al. 2005. Yellowstone elk calf mortality following wolf restoration: bears remain top summer predators. – Yellowstone Sci. 13: 37–44.

Berger, J. 2004. The last mile: how to sustain long-distance migration in mammals. – Conserv. Biol. 18: 320–331.

Bergerud, A. T. et al. 1984. Antipredator tactics of calving caribou - dispersion in mountains. – Can. J. Zool. 62: 1566–1575.

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

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

Boyce, M. S. 1991. Migratory behavior and management of elk (*Cervus elaphus*). – Appl. Anim. Behav. Sci. 29: 239–250.

Boyle, W. A. 2011. Short-distance partial migration of Neotropical birds: a community-level test of the foraging limitation hypothesis. – Oikos 120: 1803–1816.

Burnham, K. P. andAnderson, D. R. 1998. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. – Springer.

Cagnacci, F. et al. 2011. Partial migration in roe deer: migratory and resident tactics are end points of a behavioural gradient determined by ecological factors. – Oikos 120: 1790–1802.

Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. – Sinauer.

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

Cleves, M. A. et al. 2002. An introduction to survival analysis using Stata. – Stata Press, STATA Corporation, College Station, TX, USA.

Cook, R. G. 2002. Nutrition and food. – In: Toweill, D. E. and Thomas, J. W. (eds), North American elk: ecology and management. Smithsonian Inst. Press, pp. 259–350.

Cox, D. R. 1972. Regression models and life-tables. – J. R. Stat. Soc. B 34: 187–220.

Craighead, J. J. et al. 1972. Elk migration in and near Yellowstone National Park. – Wildlife Monogr. 29: 1–52.

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

Frair, J. L. et al. 2004. Removing GPS collar bias in habitat selection studies. – J. Appl. Ecol. 41: 201–212.

Frair, J. L. et al. 2007. Know thy enemy: experience affects translocation success in risky landscapes. – J. Wildlife Manage. 71: 541–554.

Flook, D. R. 1970. Causes of implications of an observed sex differential in the survival of wapiti. – Can. Wildlife Serv. Rep. No. 11, Ottawa, ON, Canada.

Forbes, G. J. and Theberge, J. B. 1995. Influences of a migratory deer herd on wolf movements and mortality in and near Algonquin Park, Ontario. – In: Carbyn, L. N. et al. (eds), Ecology and conservation of wolves in a changing world. Can. Circumpolar Inst., pp. 303–313.

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

Fryxell, J. M. et al. 2007. Group formation stabilizes predator–prey dynamics. – Nature 449: 1041–1044.

Gaillard, J.-M. et al. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 31: 367–393.

Garrott, R. A. et al. 2009. The madison headwaters elk herd: transitioning from bottom–up regulation to top–down limitation. – In: Garrott, R. A. (eds), The ecology of large mammals in central Yellowstone: 16 years of integrated studies. Academic Press, pp. 489–518.

Gillis, E. A. et al. 2008. Life history correlates of alternative migratory strategies in American dippers. – Ecology 89: 1687–1695.

Harris, N. C. et al. 2008. Inferences about ungulate population dynamics derived from age ratios. – J. Wildlife Manage. 72: 1143–1151.

Hebblewhite, M. 2006. Linking predation risk and forage to ungulate population dynamics. – PhD thesis, Univ. of Alberta, Edmonton, AB, Canada.

Hebblewhite, M. 2007. Predator–prey management in the National park context: lessons from a transboundary wolf-elk, moose, and caribou system. – Trans. N. Am. Wildlife Conf. 72: 348–365.

Hebblewhite, M. and Pletscher, D. H. 2002. Effects of elk group size on predation by wolves. – Can. J. Zool. 80: 800–809.

Hebblewhite, M. and Merrill, E. H. 2007. Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk? – Oecologia 152: 377–387.

Hebblewhite, M. and Merrill, E. H. 2008. Modeling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. – J. Appl. Ecol. 45: 834–844.

Hebblewhite, M. and Merrill, E. H. 2009. Tradeoffs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. – Ecology 90: 3445–3454.

Hebblewhite, M. et al. 2004. Development and application of a ratio-estimator to estimate wolf killing rates and variance in a multiple prey system. – Wildlife Soc. Bull. 31: 933–946.

Hebblewhite, M. et al. 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. – Ecology 86: 2135–2144.

Hebblewhite, M. et al. 2006. Is the migratory behaviour of montane elk herds in peril? The case of Alberta's Ya Ha Tinda elk herd. – Wildlife Soc. Bull. 34: 1280–1295.

Hebblewhite, M. et al. 2007. Are all GPS collars created equal? Correcting habitat-induced bias using three brands in the central Canadian Rockies. – J. Wildlife Manage. 71: 2026–2033.

Hebblewhite, M. et al. 2008. A multi-scale test of the forage maturation hypothesis for a partially migratory montane elk population. – Ecol. Monogr. 78: 141–166.
Hebblewhite, M. et al. 2010 Revisiting extinction in National Parks: is it acceptable to let mountain caribou go extinct in Banff National Park? – Conserv. Biol. 24: 341–344.
Hicks, J. F. et al. 2007. Reintroduction and genetic structure: Rocky Mountain elk in Yellowstone and the western states. – J. Mammal. 88: 129–138.
Hosmer, D. W. and Lemeshow, S.1999. Applied survival analysis: regression modeling of time to event data. – Wiley.
Houston, D. B. 1982. The northern Yellowstone elk: ecology and management. – Macmillan.
Huete, A. et al. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the Modis vegetation indices. – Remote Sensing Environ. 83: 195–213.
Huggard, D. J. 1993. Prey selectivity of wolves in Banff National Park. I. Prey species. – Can. J. Zool. 71: 130–139.
Kaitala, A. et al. 1993. A theory of partial migration. – Am. Nat. 142: 59–81.
Kauffman, M. J. et al. 2007. Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator–prey system. – Ecol. Lett. 10: 690–700.
Lack, D. 1968. Bird migration and natural selection. – Oikos 19: 1–9.
Lank, D. B. et al. 2003. Effects of predation danger on migration strategies of sandpipers. – Oikos 103: 303–320.
Lundberg, P. 1988. The evolution of partial migration in birds. – Trends Ecol. Evol. 3: 172–175.
MacArthur, R. H. 1959. On the breeding distribution of North American migrants. – Auk 76: 218–225.
Manly, B. F. J. et al. 2002. Resource selection by animals: statistical analysis and design for field studies, 2nd ed. – Kluwer.
McDevitt, A. D. et al. 2009. Survival in the Rockies of an endangered hybrid swarm from diverged caribou lineages. – Mol. Ecol. 18: 665–679.
McLellan, B. N. et al. 2010 Predator-mediated Allee effects in multi-prey systems. – Ecology 91: 286–292.
Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. – Ecology 75: 478–488.
Morgantini, L. E. and Hudson, R. J. 1988. Migratory patterns of the wapiti, *Cervus elaphus*, in Banff National Park, Alberta. – Can. Field Nat. 102: 12–19.
Morris, W. F. and Doak, D. F 2002. Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis. – Sinauer.
Mysterud, A. et al. 2002. Large-scale habitat variability, delayed density effects and red deer populations in Norway. – J. Anim. Ecol. 71: 569–580.
Mysterud, A. et al. 2011 Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – a role for density dependence? – Oikos 120: 1817–1825.

Supplementary material (available online as Appendix o19436 at < www.oikosoffice.lu.se/appendices >). Appendix A1–A4.

Nicholson, M. C. et al. 1997. Habitat selection and survival of mule deer: tradeoffs associated with migration. – J. Mammal. 78: 483–504.
Nilsson, A. L. K. et al. 2011. Basal metabolic rate and thermoregulatory capacity among migratory and resident blue tits. – Oikos 120: 1784–1789.
Noyes, J. H. et al. 1997. Accuracy of pregnancy detection by serum protein (PSPB) in elk. – Wildlife Soc. Bull. 25: 695–698.
Olsson, I. C. and Greenberg, L. A 2004. Partial migration in a landlocked brown trout population. – J. Fish Biol. 65: 106–121.
Perez-Tris, J. and Telleria, J. L 2002. Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. – J. Anim. Ecol. 71: 211–224.
Post, E. et al. 2008. Warming, plant phenology and the spatial dimension of trophic mismatch for large herbivores. – Proc. R. Soc. B 275: 2005–2013.
Pulliam, H. R. 1989. Individual behavior and the procurement of essential resources. – In: Roughgarden, J. et al. (eds), Perspectives in ecology. Princeton Univ. Press, pp. 25–38.
Raithel, J. D. et al. 2006. Impact of spatial and temporal variation in calf survival on the growth of elk populations. – J. Wildlife Manage. 71: 795–803.
Robinson, B. W. et al. 2010 Are migrant and resident elk (*Cervus elaphus*) exposed to similar forage and predation risk on their sympatric winter range? – Oecologia 164: 265–275.
Swingland, I. R. and Lessells, C. M 1979. Natural regulation of giant tortoise populations on Aldabra Atoll - movement polymorphism, reproductive success and mortality. – J. Anim. Ecol. 48: 639–654.
Swingland, I. R. and Greenwood, P. J 1983. The ecology of animal movement. – Oxford Univ. Press.
Testa, J. W. 2004. Population dynamics and life history tradeoffs of moose (*Alces alces*) in south–central Alaska. – Ecology 85: 1439–1452.
Therneau, T. M. and Grambsch, P. M. 2000. Modeling survival data: extending the Cox-model. – Springer.
Thompson, M. J. Henderson, R. E 1998. Elk habituation as a credibility challenge for wildlife professionals. – Wildlife Soc. Bull. 26: 477–483.
Van Dyke, F. G. et al. 1998. Long-term range fidelity in rocky mountain elk. – J. Wildlife Manage. 62: 1020–1035.
White, G. C. and Burnham, K. P 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. – Bird Study Suppl. 46: 120–138.
White, P. J. et al. 2007. Partial migration and philopatry of Yellowstone pronghorn. – Biol. Conserv. 135: 502–510.
White, P. J. et al. 2009. Changes in elk resource selection and distribution with the reestablishment of wolf predation risk. – In: Garrott, R. A. et al. (eds), The ecology of large mammals in central Yellowstone: 16 years of integrated studies. Academic Press, pp. 451–476.
Woods, J. G.1991. Ecology of a partially migratory elk population. – Univ. of British Columbia.