

Facteurs influençant le recrutement des wapitis dans les différents écotypes de l'ouest des États-Unis

The Journal of Wildlife Management; DOI: 10.1002/jwmg.21438

Research Article



Factors Influencing Elk Recruitment Across Ecotypes in the Western United States

PAUL M. LUKACS, *Wildlife Biology Program, Department of Ecosystem and Conservation Sciences, W. A. Franke College of Forestry and Conservation, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA*
MICHAEL S. MITCHELL,¹ *U.S. Geological Survey, Montana Cooperative Wildlife Research Unit, Wildlife Biology Program, 205 Natural Resource Building, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA*
MARK HEBBLEWHITE, *Wildlife Biology Program, Department of Ecosystem and Conservation Sciences, W. A. Franke College of Forestry and Conservation, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA*
BRUCE K. JOHNSON, *Oregon Department of Fish and Wildlife, 1401 Gekeler Lane, La Grande, OR 97850, USA*
HEATHER JOHNSON, *Colorado Parks and Wildlife, 415 Turner Drive, Durango, CO 81303, USA*
MATTHEW KAUFFMAN, *U.S. Geological Survey, Wyoming Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Department of Zoology and Physiology, University of Wyoming, Laramie, WY 82071, USA*
KELLY M. PROFFITT, *Montana Department of Fish, Wildlife and Parks, 1400 South 19th Street, Bozeman, MT 59718, USA*
PETER ZAGER, *Idaho Department of Fish and Game, 3316 16th St, Lewiston, ID 83501, USA*
JEDEDIAH BRODIE, *Departments of Zoology and Botany, University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada*
KENT HERSEY, *Utah Division of Wildlife Resources, Salt Lake City, UT 84114, USA*
A. ANDREW HOLLAND, *Colorado Parks and Wildlife, 317 W. Prospect Rd., Fort Collins, CO 80526, USA*
MARK HURLEY, *Idaho Department of Fish and Game, P.O. Box 25, Boise, ID 83707, USA*
SCOTT MCCORQUODALE, *Washington Department of Fish and Wildlife, 1701 S 24th Ave, Yakima, WA 98902, USA*
ARTHUR MIDDLETON, *Yale School of Forestry and Environmental Studies, 370 Prospect Street, New Haven, CT 06511, USA*
MATTHEW NORDHAGEN, *Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, 205 Natural Science Building, Missoula, MT 59812, USA*
J. JOSHUA NOWAK, *Wildlife Biology Program, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA*
DANIEL P. WALSH, *U.S. Geological Survey, National Wildlife Health Lab, Madison, WI 53711, USA*
P. J. WHITE, *Yellowstone National Park, Mammoth, P.O. Box 168, WY 82190, USA*

Résumé

Les ongulés sont des éléments clés des écosystèmes et revêtent une importance économique pour la chasse sportive et la subsistance. **Cependant**, l'importance relative des effets des conditions météorologiques, de la productivité fourragère et des carnivores sur les ongulés n'est pas bien comprise. Nous avons examiné les changements dans le **recrutement** des wapitis (*Cervus canadensis*) (indexé en tant que ratios d'âge) dans 7 États et 3 écotypes du nord-ouest des États-Unis entre 1989 et 2010, tout en tenant compte des effets de la richesse en prédateurs, de la productivité fourragère et des précipitations. **Nous avons constaté une diminution à grande échelle et à long terme du recrutement des wapitis de 0,48 juvénile/100 femelles adultes/an.** Les conditions météorologiques (indexées en fonction des précipitations estivales et hivernales) ont eu une influence faible, mais mesurable, sur le recrutement. **La productivité fourragère** dans les zones d'été et d'hiver (indexée par les mesures de l'indice de végétation par différence normalisée [NDVI]) a eu l'effet le plus important sur le recrutement des wapitis par rapport aux autres facteurs. Les relations entre la productivité fourragère et le recrutement variaient selon les saisons et les régions. La productivité de l'habitat hivernal était plus importante dans les parties sud de la zone d'étude, tandis que la variation annuelle de la productivité de l'habitat estival avait plus d'influence sur le recrutement dans les zones nordiques. **Le recrutement des wapitis variait jusqu'à 15 juvéniles pour 100 femelles adultes sur l'ensemble de la gamme de variation de la productivité fourragère.** Les zones abritant un plus grand nombre d'espèces de grands carnivores

présentaient un recrutement de wapitis relativement faible, probablement en raison d'une prédation accrue. Les loups (*Canis lupus*) étaient associés à une diminution de 5 juvéniles pour 100 femelles adultes, tandis que les grizzlis (*Ursus arctos*) étaient associés à une diminution supplémentaire de 7 juvéniles pour 100 femelles adultes. Les espèces carnivores peuvent avoir une influence déterminante sur le recrutement des ongulés, car leur influence rivalise avec les grandes variations des conditions environnementales. Une préoccupation plus urgente découle toutefois de la diminution persistante à grande échelle du recrutement dans toute l'aire de répartition des wapitis dans le nord-ouest des États-Unis, indépendamment de la richesse en carnivores. Nos résultats suggèrent que les gestionnaires de la faune sauvage intéressés par l'amélioration du recrutement des wapitis devraient tenir compte des effets combinés de l'habitat et des prédateurs. Les efforts visant à gérer les aires de répartition estivales et hivernales afin d'augmenter la productivité fourragère pourraient avoir un effet positif sur le recrutement. © 2018 The Wildlife Society.

MOTS CLÉS : carnivores, *Cervus canadensis*, climat, wapitis, productivité fourragère, recrutement, nord-ouest des États-Unis.

INTRODUCTION

Les ongulés sont des éléments **clés** des écosystèmes et revêtent une importance économique en raison de leur exploitation généralisée par les humains à des fins récréatives, alimentaires et de gestion des populations (Gordon et al. 2004). Les **préoccupations** relatives à la gestion des ongulés **s'intensifient** à l'échelle mondiale (Vors et Boyce 2009) en raison des changements à grande échelle des conditions de l'habitat (Middleton et al. 2013), du climat (Gaillard et al. 2013), des communautés de grands carnivores (Bangs et Fritts 1996, Pyare et al. 2004) et de leurs effets potentiels sur la dynamique à long terme des populations. Par exemple, dans le nord-ouest des États-Unis, Griffin et al. (2011) et Brodie et al. (2013) ont rapporté que le rétablissement des loups (*Canis lupus*) et des grizzlis (*Ursus arctos*) avait réduit la survie des wapitis nouveau-nés et des femelles adultes (*Cervus canadensis*), mais que l'intensité de la prédation interagissait avec le climat de telle sorte que les effets de la prédation étaient atténués pendant les années de forte productivité fourragère.

En général, pour les espèces à longue durée de vie, la survie des femelles adultes est le taux vital présentant la plus grande **élasticité**, mais les variations dans la survie des juvéniles ont tendance à influencer les variations annuelles du taux de croissance de la population (Gaillard et al. 2000). **Par conséquent**, de nombreuses études se concentrent sur la survie des juvéniles d'ongulés afin de comprendre l'influence la plus importante sur la dynamique des populations (Gaillard et al. 1998, Raithel et al. 2007, Harris et al. 2008). Les études sur la survie nécessitent généralement des méthodes coûteuses de collecte de données, telles que la radiotélémétrie. Si ces données peuvent fournir d'excellentes informations, il n'est pas toujours possible, d'un point de vue logistique, de mener des études de télémétrie à grande échelle et à long terme. **Par conséquent**, ces études ont tendance à se concentrer sur des populations individuelles, ce qui peut donner un aperçu minimal des processus se déroulant à grande échelle spatiale.

Des études ont souligné l'importance de la nutrition estivale dans le recrutement des ongulés, en raison des changements dans l'état physique des mères et des petits (Bonenfant et al. 2002, Cook et al. 2004, Parker et al. 2009, Middleton et al. 2013). **L'augmentation des précipitations, en particulier à la fin de l'été, améliore la productivité fourragère, ce qui augmente l'état nutritionnel et les taux de gestation des femelles** (Cook et al. 2004). **Ainsi**, les effets des conditions de l'habitat au printemps et en été sur l'état physique des mères peuvent se

prolonger pendant plus d'un an et influencer le recrutement des petits au printemps suivant (Middleton et al. 2013). Après la naissance, les conditions estivales auxquelles un juvénile est confronté influenceront sa croissance et donc sa capacité à survivre à l'hiver suivant (Portier et al. 1998).

Plusieurs facteurs influencent le recrutement, notamment les conditions environnementales pendant l'été et l'hiver, la prédation et les interactions potentielles entre eux. Chez les ongulés, les hivers rigoureux réduisent la condition physique des mères et la survie des juvéniles (Albon et al. 1987, Smith et Anderson 1998, Garrott et al. 2008a, White et al. 2010). **De plus**, le rétablissement des populations de grands carnivores dans l'hémisphère nord (Bangs et Fritts 1996, Chapron et al. 2014) pourrait modifier les tendances démographiques et le recrutement des ongulés (Barber-Meyer et al. 2008, Middleton et al. 2013), et ces effets pourraient interagir avec les effets potentiels du climat ou les masquer. Les effets de la prédation des grands carnivores sur les ongulés varieraient directement en fonction de l'épaisseur de la neige, des précipitations printanières et de la productivité primaire (Melis et al. 2009, Griffin et al. 2011). L'importance relative de ces différents facteurs sur le recrutement ou la dynamique des populations est inconnue et varie probablement à différentes échelles spatiales et temporelles.

Dans une grande partie de l'Amérique du Nord et de l'Europe, les décisions relatives à la gestion des ongulés sont souvent fondées sur des enquêtes annuelles sur les ratios d'âge (c'est-à-dire les juvéniles par 100 femelles adultes) comme **indice** de la **performance** de la population (Bender 2006, Apollonio et al. 2010). Les **âges ratios** sont utilisés depuis longtemps dans la gestion de la faune sauvage (Leopold 1933) car ils sont relativement peu coûteux à collecter, peuvent être obtenus à grande échelle et ont été surveillés pour de nombreuses populations sur de longues périodes. Les agences de gestion de la faune sauvage de l'ouest des États-Unis collectent couramment les ratios d'âge des wapitis dans le cadre de la gestion des prélèvements. **En général**, ces données sont collectées à des échelles spatiales adaptées à la gestion des populations individuelles (c'est-à-dire les unités de gestion des wapitis). L'étendue spatio-temporelle de ces données dépasse celle de toute autre source de données sur les ongulés, ce qui fait des données sur les ratios d'âge une ressource unique pour évaluer les influences à long terme et à grande échelle sur les changements dans le recrutement et, par conséquent, sur la dynamique des populations d'ongulés (Raithel et al. 2007, Harris et al. 2008). **Malgré leur application omniprésente dans la gestion des ongulés, la valeur des ratios d'âge a été remise en question. Le numérateur (nombre de juvéniles) et le dénominateur (nombre de femelles adultes) du ratio d'âge peuvent changer de direction pour des raisons qui pourraient affecter les inférences sur les trajectoires de population de manière contre-intuitive** (Caughley 1974, Bonenfant et al. 2005). Malgré ces préoccupations, les analyses démographiques sur les wapitis montrent que le recrutement mesuré à l'aide des ratios d'âge était fortement corrélé à la survie des juvéniles ($r^2 = 0,93$) et constituait le principal facteur associé aux taux de croissance démographique des wapitis (Raithel et al. 2007, Harris et al. 2008). Bien que la mesure directe de la survie des juvéniles à l'aide d'animaux marqués soit la meilleure mesure du recrutement, ces études démontrent l'utilité des ratios d'âge comme indicateur raisonnable lorsque d'autres données ne sont pas disponibles.

Nous avons cherché à comprendre les rôles relatifs des facteurs affectant le recrutement des wapitis à des échelles spatiales et temporelles larges. Comme la plupart des autres ongulés

des régions tempérées, le recrutement des wapitis est affecté par des facteurs influençant la condition physique des mères et la probabilité que les femelles deviennent gestantes (Bonenfant et al. 2002 ; Cook et al. 2004, 2013 ; Proffitt et al. 2014), le poids à la naissance des faons (Cook et al. 2004) et d'autres facteurs tels que la disponibilité du fourrage, les conditions météorologiques et les prédateurs qui influent sur la probabilité de survie des faons au cours de leur première année (Griffin et al. 2011). **Nous avons émis l'hypothèse que la nutrition animale, les conditions météorologiques et la prédation devraient influencer le recrutement des wapitis par le biais de divers mécanismes.** Plus précisément, nous avons évalué 7 prédictions issues de 4 hypothèses liées au recrutement des wapitis (Tableau 1).

Tableau 1. Hypothèses relatives aux facteurs susceptibles d'influencer le recrutement des wapitis dans l'ouest des États-Unis entre 1989 et 2010. Lorsque cela est indiqué, les sous-hypothèses (A et B) postulent des mécanismes différents mais complémentaires derrière chaque hypothèse. Les prévisions représentent les observations attendues si les hypothèses étaient vraies. Les covariables représentent les données incluses dans une série de modèles mixtes additifs généralisés afin de tester les prédictions basées sur les valeurs du critère d'information d'Akaike (AIC) des modèles, l'amplitude et la direction des coefficients des modèles, et l'ajustement des modèles. Les résultats indiquent les conclusions des tests

Hypothesis	Predictions	Covariates	Result
Maternal body condition carry-over hypothesis:			
A. Environmental conditions from previous growing season can affect maternal body condition, pregnancy rates, and hence calf survival.	As precipitation the previous summer increases, age ratios will increase.	Precipitation in current year (t), split into early (May–15 Jul) and late (15 Jul–30 Sep)	Unsupported
B. Environmental conditions from previous winter can affect maternal body condition, pregnancy rates, and hence calf survival.	As winter severity the previous year increases, age ratios will decrease.	Precipitation (t-1), measured over the whole winter t-1	Weak support for a negative effect of previous winter precipitation
Calf survival hypothesis:			
A. Early winter calf survival declines with increasing winter severity (only early winter survival because data collection occurred before late winter).	As winter severity increases, age ratios will decrease.	Precipitation (t), focused on early winter pre-survey (Nov–Dec)	Unsupported
B. Favorable habitat conditions in the current year can positively affect calf survival.	As precipitation the current summer increases, age ratios will increase.	Precipitation (t), for early (May–15 Jul) and late (15 Jul–30 Sep) summer	Weak support for early summer precipitation having a positive effect at low values of summer precipitation
Primary productivity hypothesis:			
A. Increasing amount of forage productivity across management units will increase recruitment.	As average cumulative forage productivity of a unit increases, age ratios will increase.	Average NDVI ^a within a unit over all years for a unit	Supported for winter range
B. Increasing variability of forage productivity within management units will increase recruitment.	As anomalies in cumulative forage productivity increase, age ratios will increase.	Residual NDVI within a unit and year for summer and winter range	Supported for winter range
Predation hypothesis:			
Addition of gray wolves and grizzly bears to predator communities will decrease recruitment.	As the number of predator species increases, age ratios will decrease.	Predators: 3 species (black bear, coyote, mountain lion), 4 (+wolf), and 5 (+grizzly bear)	Supported for reduced recruitment in the presence of wolves and grizzly bears

^a Normalized difference vegetation index.

L'hypothèse du report de l'état corporel maternel postule que les conditions nutritionnelles de la saison de croissance précédente peuvent influencer l'état corporel des wapitis, la gestation et, par conséquent, la survie des petits. La nutrition peut influencer le recrutement par le biais de la productivité des femelles adultes (Cook et al. 2004) et de la survie des juvéniles (Griffin et al. 2011, Eacker et al. 2016). Des études approfondies sur la nutrition maternelle fournissent de plus en plus de preuves que les conditions fourragères estivales peuvent être plus importantes que les conditions hivernales dans certains contextes (Cook et al. 2004, Johnson et al. 2013, Middleton et al. 2013). **Cependant**, on ignore si ces influences sur l'état nutritionnel maternel se traduisent par une dynamique de recrutement. Nous avons prédit que des conditions nutritionnelles favorables (c'est-à-dire une productivité primaire et des précipitations relativement élevées) pendant la saison de croissance devraient avoir un effet positif sur la reproduction des femelles adultes l'année suivante (Cook et al. 2004, Proffitt et al. 2014).

L'hypothèse de la survie des petits, stipule que de bonnes conditions pendant la saison de croissance peuvent avoir un effet positif sur la survie des petits. Nous avons prédit que des conditions d'habitat favorables au début de **l'été** auraient un effet positif sur la survie des jeunes wapitis en raison de l'amélioration de leur alimentation grâce à la lactation de leur mère (Cook et al. 2004, Proffitt et al. 2014). **De même**, nous avons prédit que des conditions d'habitat favorables à la fin de l'été auraient un effet positif sur la survie des wapitis juvéniles, car ceux-ci acquerraient des réserves de graisse importantes qui leur permettraient de passer l'hiver. **Nous avons prédit que des hivers doux (c'est-à-dire avec de faibles précipitations) auraient un effet positif à la fois sur la reproduction des femelles adultes et sur la survie des juvéniles pendant l'hiver.** Alors qu'il a été démontré que des précipitations élevées ont un effet négatif sur la survie des wapitis pendant l'hiver (Brodie et al. 2013), nous nous attendions à ce que nos analyses montrent une relation relativement faible avec le recrutement, car les données sur le ratio d'âge sont généralement collectées en janvier et février, avant que des événements de mortalité importante ne se produisent plus tard dans l'hiver.

L'hypothèse de la productivité primaire stipule que l'augmentation de la productivité primaire entraînera une augmentation du recrutement. Nous avons prédit qu'une productivité primaire moyenne élevée dans les unités de gestion des wapitis serait associée à un recrutement moyen élevé (Cook et al. 2004, 2013). Nous avons également prédit qu'une forte variabilité de la productivité primaire (c'est-à-dire un verdissement rapide et important) au sein des unités de gestion des wapitis serait associée à un recrutement élevé (Mysterud et al. 2001, Pettoirelli et al. 2007).

Nous avons prédit que cette relation serait valable pour les aires de répartition estivales et hivernales, où la variabilité de la productivité primaire pourrait influencer respectivement la survie et la condition physique des nouveau-nés et leur survie hivernale en tant que juvéniles.

Enfin, l'hypothèse de la prédation prévoit que plus le nombre d'espèces prédatrices augmente, plus le recrutement diminuera. Les principaux prédateurs des jeunes wapitis dans l'histoire récente, les pumas (*Puma concolor*), les ours noirs (*U. americanus*) et les coyotes (*C. latrans*), sont communs dans toute l'aire de répartition des wapitis. Dans le nord des Rocheuses aux États-Unis, **cependant**, le rétablissement des populations de loups gris et de grizzlis pourrait exercer une pression supplémentaire sur le recrutement des wapitis (Griffin et al. 2011, Brodie et al. 2013). **Nous avons donc prédit que l'ajout de loups gris et d'ours grizzlis aux communautés de prédateurs aurait un effet négatif sur le recrutement.**

ZONE D'ÉTUDE

Notre zone d'étude comprenait 101 unités de gestion des wapitis (c'est-à-dire des unités) provenant de 7 États de l'ouest des États-Unis : le Colorado, l'Idaho, le Montana, l'Oregon, l'Utah, Washington et le Wyoming (Fig. 1). Les limites des unités ont été définies par les agences étatiques de gestion de la faune sauvage sur la base d'une combinaison de limites biologiques, logistiques et politiques. La zone d'étude couvrait une partie importante de près de 20° de longitude et 10° de latitude. Le climat, la topographie, la végétation et les communautés de grands carnivores variaient en fonction des gradients de latitude, d'altitude et de précipitations (Tableau S1, disponible en ligne dans les informations complémentaires).

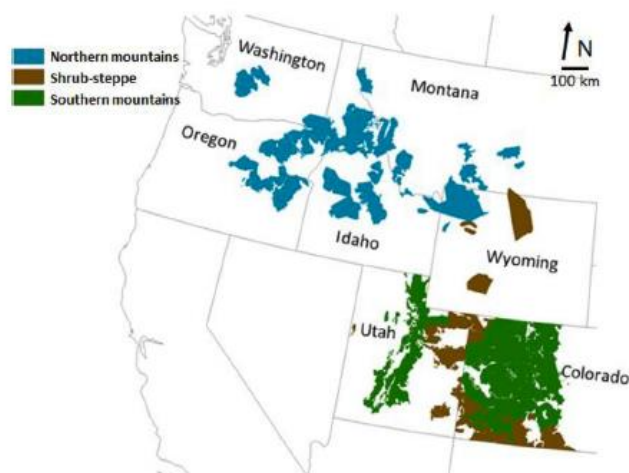


Figure 1. Unités de gestion des wapitis incluses dans l'analyse des données sur le ratio d'âge (veaux/100 femelles adultes) recueillies dans 7 États de l'ouest des États-Unis entre 1989 et 2010. Les couleurs indiquent l'écotype attribué à chaque unité

Nous avons attribué à chaque unité l'un des trois **écotypes** en fonction des caractéristiques communes de l'habitat qui, selon nous, influenceraient le rôle du climat et des conditions de l'habitat sur le recrutement des wapitis (Fig. 1 et Tableau S1). Ces écotypes représentaient un équilibre entre la prise en compte des variations régionales du climat et de la géologie et la fourniture d'un nombre suffisant d'unités répliquées pour tester nos hypothèses. Nous avons identifié les écotypes suivants : montagne nord, montagne sud et steppe arbustive, dont les limites sont basées sur les écorégions de niveau III fusionnées de la Commission de coopération environnementale (CCE ; <http://www.cec.org/>, consulté le 28 mai 2014). L'écotype montagne nordique comprenait les montagnes Rocheuses dans le nord des États-Unis et certaines parties de l'Oregon et de Washington (écorégions CEC 6.2.9, 6.2.10 et 6.2.15) et se caractérisait par des forêts de conifères à haute altitude et des conditions hivernales parfois rigoureuses. L'écotype montagneux méridional comprenait le sud des Rocheuses, les montagnes Wasatch et Uinta (écorégions CEC 6.2.13 et 6.2.14) et se caractérisait par des précipitations estivales relativement élevées et de vastes peuplements de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides*), qui constituent un habitat estival productif pour les wapitis. L'écotype de steppe arbustive comprenait les plateaux relativement arides du Wyoming et du Colorado (écorégions CEC 10.1.4 et 10.1.6) et se caractérisait par des communautés désertiques froides et des steppes à armoise. Au sein de chaque écotype, nous avons délimité les aires de répartition estivales et hivernales approximatives des wapitis pour chaque unité à l'aide de données de radio-télémetrie ou de l'expertise des biologistes des agences locales de protection de la faune.

METHODES

Données sur la répartition par âge

Nous avons examiné les données sur la répartition par âge recueillies dans 101 unités pour toutes les années disponibles entre 1989 et 2010, ce qui a donné 1 512 unités-années de répartition par âge (Tableau 2). Le personnel de l'agence étatique chargée de la faune sauvage et du Service des parcs nationaux a recueilli ces données lors de relevés aériens effectués à bord d'hélicoptères ou d'avions à voilure fixe dans le cadre d'une surveillance régulière (généralement annuelle) menée principalement dans les zones d'hivernage. Les enquêteurs ont effectué des vols à basse altitude et se sont efforcés de classer les animaux par âge et par

sexe en tournant en rond ou en amenant les wapitis à former une ligne lorsqu'ils tentaient de s'enfuir. La période de comptage variait de décembre à mars, mais la date exacte des comptages n'était pas toujours enregistrée. Sur les 1 512 comptages, 14 ont été effectués en décembre, 1 393 en janvier et février, 27 en mars et 78 en avril. Bien que le moment du comptage puisse influencer sur le ratio en raison de la perte de veaux pendant l'hiver, nous avons jugé peu probable que cela ait affecté nos résultats, car le taux de survie des veaux d'élan est élevé par rapport à la durée des comptages.

Tableau 2. Statistiques sommaires sur le recrutement des faons sous forme d'âge ratios (jeunes/100 femelles adultes) par État et par écotype dans ces États, dans l'ouest des États-Unis pendant les hivers 1989-2010

	Units	Observed ratios	$\bar{x}$	SD
State				
CO	41	633	44.6	9.6
ID	5	29	33.2	8.6
MT	8	274	33.7	12.4
OR	15	320	28.8	10.4
UT	24	110	42.7	10.2
WA	2	26	25.1	5.4
WY	6	120	31.9	9.1
Ecotype				
Northern mountains	34	729	30.8	11.1
Shrub-steppe	26	281	40.3	9.5
Southern mountains	41	502	46.0	9.4

Variables explicatives

Dans notre analyse, nous avons examiné comment les précipitations, la productivité de la végétation (indexée par l'indice de végétation par différence normalisée [NDVI]) et la présence de loups et de grizzlis ont influencé le **recrutement** des wapitis. Nous avons exclu les variables colinéaires en utilisant un coefficient de corrélation de Pearson $< |0,7|$. Nous avons accédé aux données du modèle PRISM (Parameter-Elevation Regressions on Independent Slopes Model) afin d'extraire les valeurs de précipitations et de température pour chaque unité et chaque année (PRISM Climate Group, Oregon State University, <http://prism.oregonstate.edu>, consulté le 20 mai 2014). Les données sur les précipitations et la température étaient disponibles par mois et par année, et nous les avons moyennées spatialement pour chaque unité. Pour les données sur les précipitations, nous avons additionné les valeurs pour le début de l'été (1^{er} mai-15 juillet) correspondant à la **période de lactation et la fin de l'été** (16 juillet-30 septembre) pendant laquelle les jeunes se nourrissent seuls afin d'accumuler des réserves de graisse pour l'hiver à venir. Nous avons additionné les précipitations hivernales du 1^{er} novembre au 31 décembre afin de représenter leurs effets sur la mortalité au début de l'hiver de l'année en cours. Nous avons également additionné les précipitations hivernales du 1^{er} novembre au 30 avril afin de représenter l'effet cumulatif de l'hiver de l'année précédente sur la condition physique des adultes et le recrutement des juvéniles de l'année suivante.

Nous avons supposé que le NDVI dérivé des données du spectroradiomètre imageur à résolution modérée (MODIS) et du radiomètre à très haute résolution (AVHRR) représentait la biomasse fourragère comme indice de la productivité fourragère annuelle pour chaque unité (Hamel et al. 2009, Pettorelli 2013, <http://phenology.cr.usgs.gov/index.php>, consulté le 4 août 2014). Nous avons limité les données NDVI aux zones non boisées de chaque unité afin de réduire l'effet des arbres sur la valeur NDVI (Hamel et al. 2009). Nous avons lissé les données satellitaires brutes dans le temps à l'aide d'une régression linéaire pondérée par les

moindres carrés, basée sur une approche de fenêtre temporelle mobile (Eldenshink 2006). Nous avons additionné le NDVI sur toute la saison de croissance (du 1^{er} mai au 30 septembre, c'est-à-dire la période estivale). Nous avons ensuite calculé la moyenne du NDVI additionné sur plusieurs années pour chaque unité afin de représenter l'effet relatif du NDVI entre les zones sur le recrutement des wapitis ; la moyenne du NDVI additionné représentait un indice de la quantité relative de fourrage de chaque unité afin de différencier les productivités globales supérieures et inférieures. Nous avons également calculé la valeur résiduelle annuelle du NDVI (moyenne observée) pour chaque année dans chaque unité afin de représenter les effets de la variation annuelle du NDVI sur le recrutement des wapitis au sein d'une unité. Nous avons calculé le NDVI pour les aires de répartition estivales et hivernales ; les valeurs du NDVI pendant la saison de croissance de l'été précédent reflétaient la disponibilité du fourrage dans l'aire de répartition hivernale de la saison suivante.

Les informations sur **l'abondance des carnivores** n'étaient pas disponibles dans la plupart des unités de wapitis que nous avons étudiées. Toutes les unités contenaient des populations de pumas, d'ours noirs et de coyotes ; nous avons donc caractérisé les communautés de grands carnivores par la présence ou l'absence de populations établies de loups ($n = 13$) et d'ours grizzlis ($n = 3$). Toutes les unités qui contenaient des ours grizzlis contenaient également des loups, mais les loups existaient dans des unités sans ours grizzlis. Les auteurs de cet article, issus d'agences de gestion de la faune sauvage, ont fourni des informations sur les endroits où leur agence savait que des loups ou des grizzlis existaient avec des populations reproductrices dans chaque unité de gestion des wapitis.

Enfin, nous avons inclus le nombre de wapitis sans bois abattus, tel que rapporté par les agences étatiques de gestion de la faune sauvage pour chaque unité et chaque année, comme covariable dans tous les modèles afin de tenir compte des effets potentiels de l'abattage des femelles adultes sur le recrutement des wapitis. Nous avons traité l'abattage comme une variable nuisible, car il n'influençait pas directement nos questions biologiques, mais il affectait les ratios d'âge.

Séparément, nous avons modélisé les données de recrutement des wapitis collectées au cours de l'année sous forme de relation linéaire avec le recrutement des wapitis par unité afin de tenir compte des tendances potentielles du recrutement des wapitis pour lesquelles nous ne disposions d'aucune autre variable explicative. Ces tendances peuvent être dues à l'évolution de la densité des wapitis, à la modification de leur habitat ou au changement climatique.

Modélisation statistique...

RESULTATS

Les ratios d'âge variaient considérablement entre les sept États de la région (Fig. 2). Les unités montagneuses du sud avaient tendance à présenter les ratios moyens les plus élevés ($\bar{x} = 46,0 \pm 9,4$ [écart-type]), les unités de steppe arbustive se situaient entre les autres écotypes ($\bar{x} = 40,3 \pm 9,5$) et les unités montagneuses du nord présentaient le ratio moyen le plus faible ($\bar{x} = 30,8 \pm 11,1$). Les ratios d'âge étaient les plus élevés dans le Colorado et l'Utah et les plus faibles dans l'État de Washington. Au cours des 22 années de l'étude, les ratios d'âge des

wapitis ont diminué de $0,48 \pm 0,04$ (SE) faons/an. Au cours de la période d'évaluation, 74 unités de wapitis ont vu leurs âges ratios diminuer, tandis que 23 unités ont vu leurs âges ratios augmenter (Fig. 3).

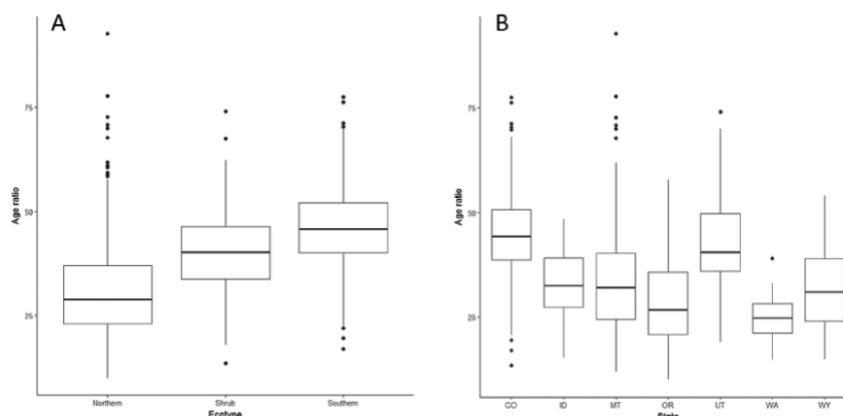


Figure 2. Boîtes à moustaches représentant les ratios d'âge des wapitis (petits/100 femelles adultes) par écotype (A) et par État (B) entre 1989 et 2010

Les relations entre le NDVI moyen et le recrutement variaient selon les saisons et les régions. Le NDVI moyen de l'aire de répartition estivale était un indicateur fiable du recrutement dans deux écotypes et a été inclus dans le modèle le mieux classé (Tableau 3). Le NDVI moyen de l'aire de répartition estivale était négativement corrélé au recrutement des wapitis dans les unités montagneuses et arbustives du nord et faiblement négativement corrélé au recrutement des wapitis dans les unités montagneuses du sud (Figure 4). Dans les unités montagneuses du nord, le recrutement prévu des wapitis a diminué de plus de 15 faons pour 100 femelles adultes sur l'ensemble des valeurs moyennes observées pour le NDVI estival. La variation résiduelle du NDVI estival était largement négativement corrélée au recrutement dans les unités montagneuses et arbustives-steppiques du nord, tandis qu'elle était faiblement négativement corrélée dans les unités montagneuses du sud (Figure 4). Sur l'aire de répartition estivale, les années où le NDVI était supérieur à la moyenne étaient négativement associées au recrutement.

Le NDVI hivernal était positivement corrélé au recrutement des wapitis dans les zones de steppe arbustive et de montagne méridionale, mais n'était pas lié au recrutement des wapitis dans les zones montagneuses septentrionales (Fig. 5). Le recrutement prévu des wapitis a augmenté de 10 faons/100 femelles adultes dans toute la gamme des valeurs NDVI hivernales observées dans les zones montagneuses méridionales.

La variation résiduelle du NDVI estival dans les unités montagneuses du nord a montré une relation complexe avec le recrutement des wapitis à des valeurs extrêmes, mais ces relations peuvent être largement influencées par la petite taille des échantillons aux extrêmes. La variation résiduelle du NDVI hivernal était positivement corrélée au recrutement des wapitis dans les unités montagneuses du nord et les unités de steppe arbustive, et largement indépendante du recrutement des wapitis dans les unités montagneuses du sud (Fig. 5).

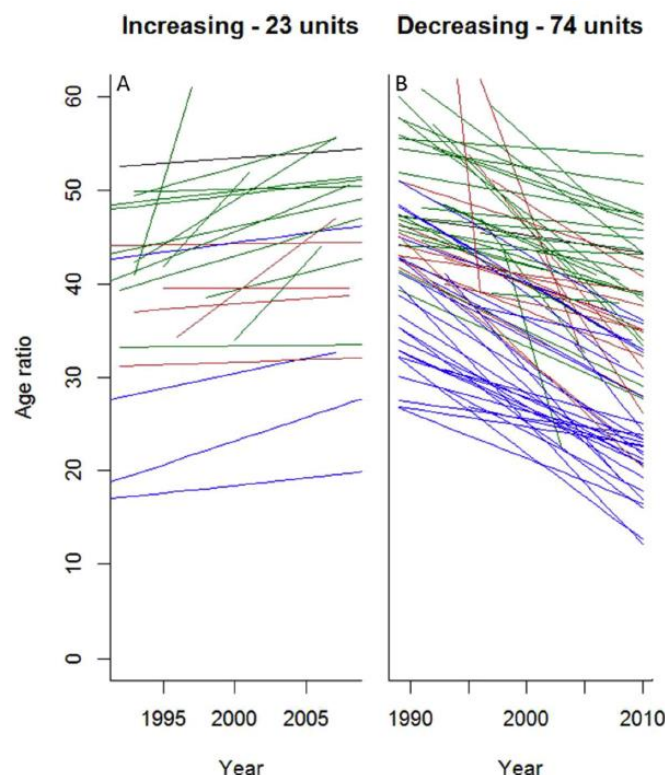


Figure 3. Courbes de tendance des ratios d'âge par année pour les unités de gestion des wapitis en augmentation (A) et en diminution (B). Les ratios ont été recueillis entre 1989 et 2010 dans sept États de l'ouest des États-Unis. Les unités des montagnes du nord sont représentées en bleu, celles de la steppe arbustive en marron et celles des montagnes du sud en vert

Les effets des **précipitations** sur le recrutement des wapitis variaient au cours des saisons et d'une saison à l'autre. Les effets des précipitations ont tendance à être faibles et n'ont pas été inclus dans le modèle le mieux classé (Tableau 3).

Les précipitations **hivernales** totales de l'hiver précédent ont une **corrélation négative** avec le **recrutement des wapitis**. L'effet des précipitations hivernales est **plus fort** que celui des précipitations du début de l'été, et le changement attendu dans le recrutement des wapitis est de 7 faons/100 femelles adultes sur l'ensemble de la gamme des précipitations hivernales précédentes observées (Figure 6B).

Les précipitations du **début de l'hiver** de l'année en cours n'étaient pas liées au recrutement des wapitis. Les précipitations du début de l'été de l'année en cours étaient positivement liées au recrutement des wapitis à des valeurs faibles et négativement liées à des valeurs élevées (Figure 6A), mais l'effet des précipitations du début de l'été était faible (± 2 faons/100 femelles adultes) par rapport à la variation globale du recrutement des wapitis (Figure 2). Toutes les autres valeurs de précipitations estivales n'étaient pas liées au recrutement des wapitis.

Tableau 3. Classement des modèles basé sur le critère d'information d'Akaike (AIC) pour les modèles mixtes additifs généralisés (GAM) du recrutement des faons (âge ratio au début de l'hiver ; faons/100 femelles adultes) en fonction des conditions météorologiques saisonnières (précipitations), de la productivité fourragère ($\bar{x}$ indice de végétation par différence normalisée [NDVI]), de la variation de la productivité fourragère (NDVI résiduel), de la présence de loups et d'ours grizzlis (carnivores) et de la chasse (nombre d'élan sans bois abattus) dans 7 États de l'Ouest entre 1989 et 2010

Model	AIC	Δ AIC	Covariate terms	
			Linear	GAM smooth
Harvest + summer NDVI + winter NDVI + carnivores	11,128.93	0.00	4	6
Harvest + carnivores + mean NDVI + residual NDVI	11,129.25	0.32	10	8
Harvest + carnivores + mean NDVI + residual NDVI + winter precip	11,130.24	1.31	10	7
Harvest + summer precip + summer NDVI + winter precip + summer NDVI + wolf	11,156.95	28.02	3	12
Harvest + summer NDVI + winter NDVI	11,193.09	64.16	2	6
Harvest + summer NDVI	11,201.23	72.30	2	3
Harvest + summer precip + winter precip + carnivores	11,239.69	110.76	4	6
Harvest + carnivores	11,242.37	113.44	4	0
Harvest + winter NDVI	11,269.98	141.05	2	3
Harvest + summer precip + winter precip	11,327.64	198.71	2	6
Harvest + winter precip	11,328.66	199.73	2	2
Harvest	11,337.50	208.57	2	0
Harvest + summer precip	11,347.63	218.70	2	4

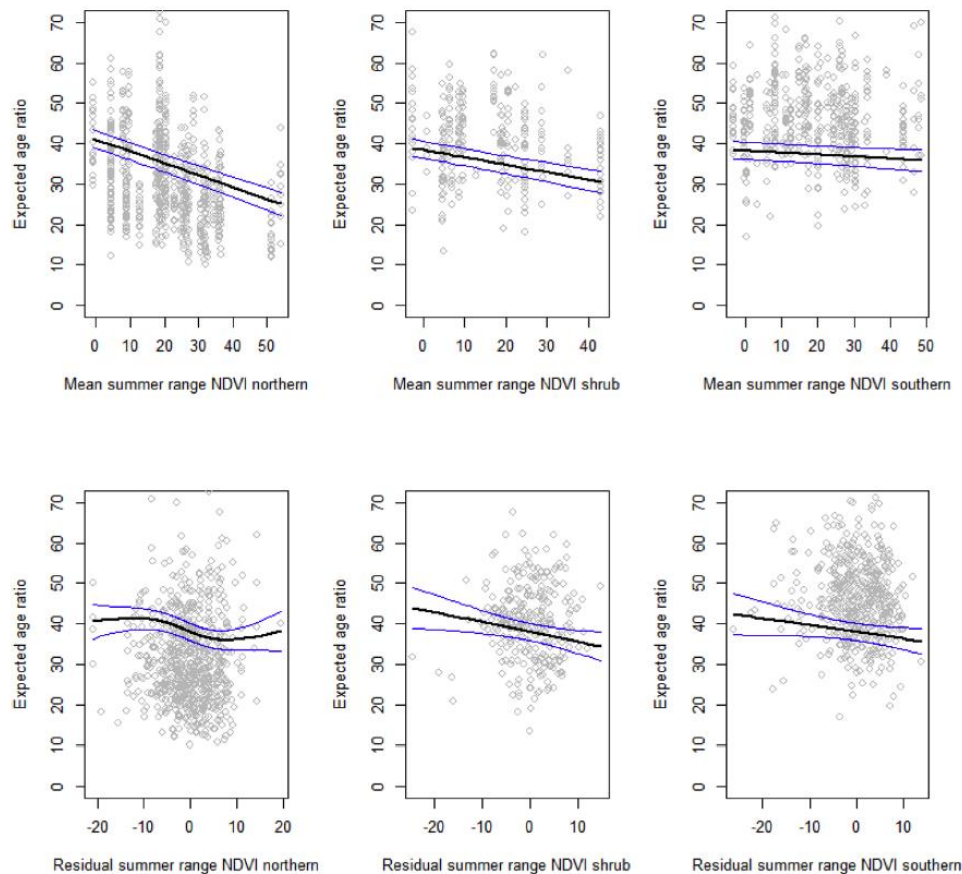


Figure 4. Réponse attendue selon le modèle des ratios d'âge des wapitis (bébés/100 femelles adultes) en fonction de l'indice de végétation normalisé (NDVI) moyen intégré de l'aire de répartition estivale par écotype et du NDVI résiduel intégré de l'aire de répartition estivale par écotype de 1989 à 2010 dans sept États de l'ouest. La ligne sombre indique la prédiction du modèle et les lignes bleues indiquent l'erreur type de la prédiction. Les cercles gris représentent les données observées sur les ratios d'âge

La présence de populations de loups et de grizzlis était **négativement** corrélée au **recrutement des wapitis** (Tableau 4). La présence de loups était associée à une diminution de $5,1 \pm 1,1$ (SE) faons/100 femelles adultes et la présence de grizzlis à une diminution supplémentaire de $7,4 \pm 2,1$ faons/100 femelles adultes.

Comme prévu, la chasse aux wapitis sans bois a montré une relation positive avec le recrutement des wapitis (Tableau 4). Une relation positive entre la chasse et le recrutement est prévisible, car plus le nombre de femelles adultes éliminées à l'automne est élevé, plus le taux de recrutement augmente en conséquence. Ce résultat n'implique donc pas que la chasse augmente le recrutement.

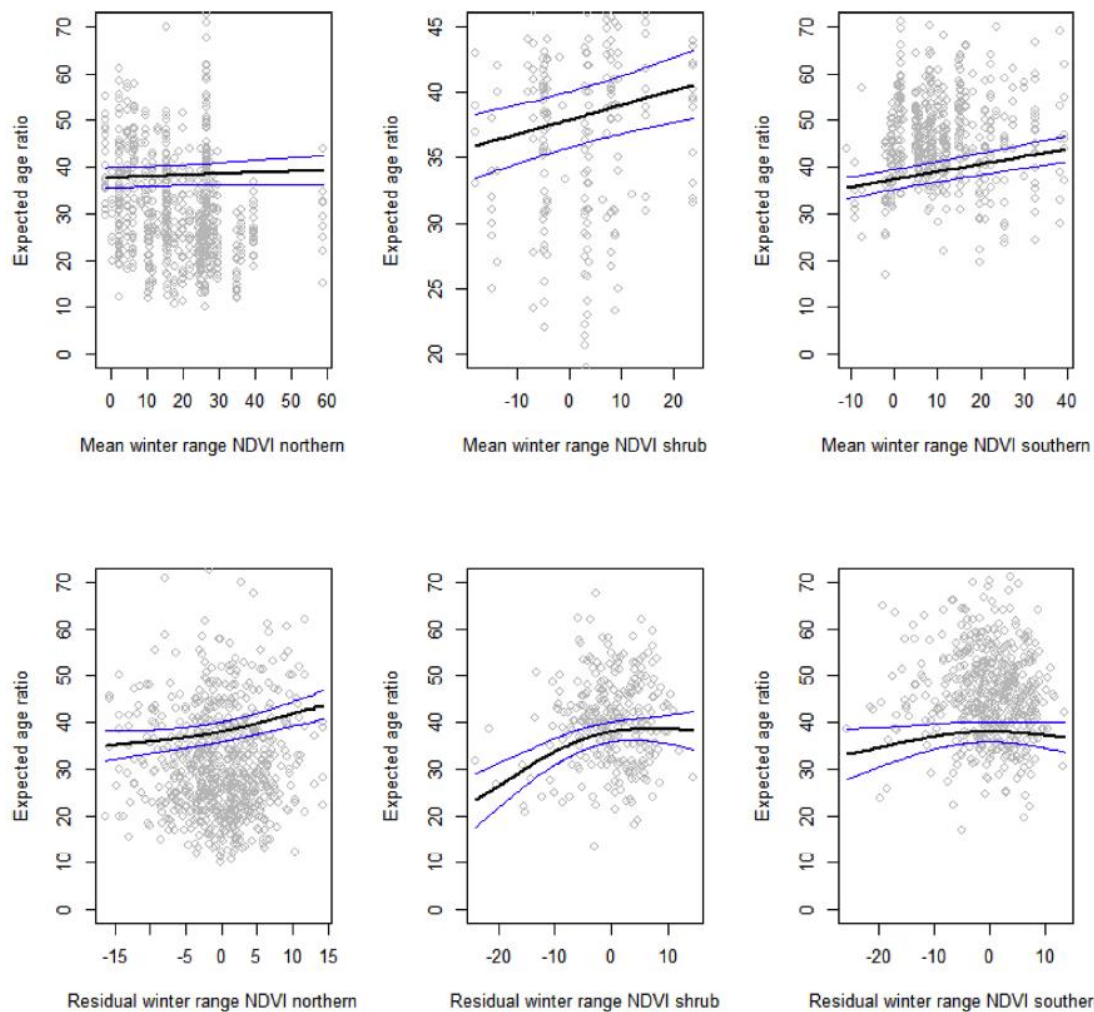


Figure 5. Réponse attendue selon le modèle des ratios d'âge des wapitis (petits/100 femelles adultes) en fonction de l'indice de végétation normalisé (NDVI) moyen intégré de l'aire de répartition hivernale par écotype et du NDVI résiduel intégré de l'aire de répartition hivernale par écotype de 1989 à 2010 dans sept États de l'ouest des États-Unis. La ligne sombre indique la prédiction du modèle et les lignes bleues indiquent l'erreur type de la prédiction. Les cercles gris représentent les données observées sur les ratios d'âge

DISCUSSION

Nos résultats démontrent une **baisse** du recrutement des jeunes wapitis dans une grande partie de l'ouest de l'Amérique du Nord entre 1989 et 2010. Cette tendance a été observée à plus petite échelle dans toute la région étudiée (Barber-Meyer et al. 2008, White et al. 2010, Johnson et al. 2013, Middleton et al. 2013). Notre travail est la première **synthèse** démontrant que cette tendance existe sur une vaste zone, 74 des 101 unités de gestion des wapitis affichant un **déclin**. Le déclin moyen dans toutes les unités s'élevait à près d'un faon pour 100 femelles tous les deux ans sur une période d'étude de 22 ans.

Nos résultats suggèrent que ces déclins pourraient être liés à des changements à long terme dans les régimes de **précipitations**, les conditions de pâturage, le rétablissement des loups et des grizzlis, et les interactions entre ces facteurs, ou à des facteurs tels que la dépendance à la densité que nous n'avons pas évaluée.

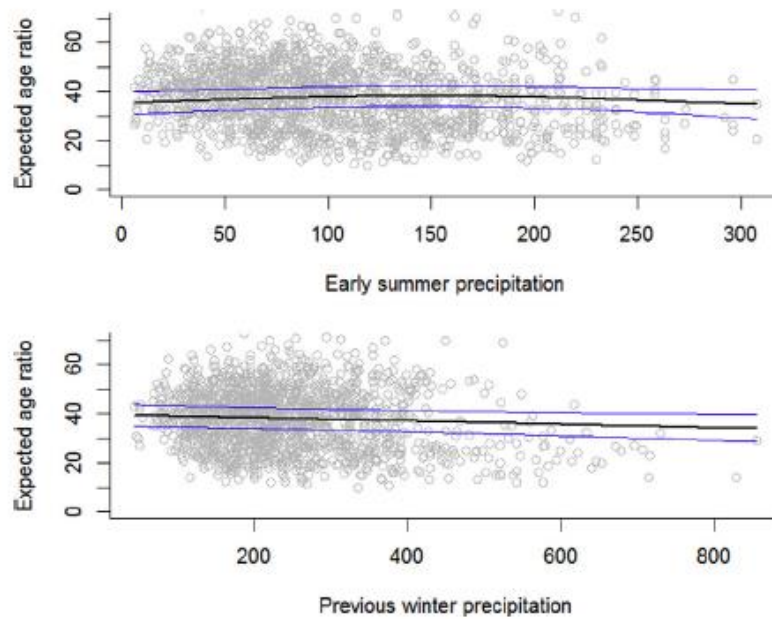


Figure 6. Réponse attendue selon le modèle des ratios d'âge des wapitis (petits/100 femelles adultes) en fonction des précipitations au début de l'été (mm) et des précipitations totales hivernales (mm) de l'hiver précédent. La ligne sombre indique la prévision du modèle et les lignes bleues indiquent l'erreur type de la prévision. Les cercles gris représentent les données observées sur les ratios d'âge

Nos résultats suggèrent que les **précipitations** ont eu une **faible** influence sur le **recrutement**. Les précipitations du début de l'été de l'année en cours étaient positivement associées au recrutement à des valeurs faibles et négativement associées à des valeurs élevées, mais la variation totale du ratio d'âge attendu n'était que d'environ 5 jeunes/100 femelles adultes. Cette relation est conforme à notre hypothèse selon laquelle les précipitations augmentent la productivité fourragère (Sala et al. 1988), et soutient donc les hypothèses relatives au report de la condition physique maternelle et à la survie des faons (Tableau 1 ; Griffin et al. 2011). **Cependant**, les années où les précipitations au début de l'été étaient particulièrement élevées (> 200 mm, dont certaines pouvaient se produire sous forme de neige printanière dans les montagnes), le risque de mortalité des nouveau-nés était élevé. Ces résultats soutiennent l'**hypothèse de la survie des faons** (Tableau 1). **Néanmoins**, les précipitations estivales semblaient avoir un effet faible sur le recrutement par rapport à d'autres sources de variation. Les précipitations **hivernales** totales de l'année précédente avaient une **forte** corrélation négative avec le recrutement. Cela reflète probablement l'état physique des femelles adultes à la sortie de l'hiver, les conditions hivernales plus sévères entraînant une moindre robustesse des faons au printemps suivant. Ces résultats **soutiennent l'hypothèse du report de l'état physique maternel** (Tableau 1) et suggèrent que les effets des conditions hivernales sur la survie et la performance reproductive des wapitis ne doivent pas être négligés.

Nous nous attendions à ce que les **ressources fourragères** varient dans les aires de répartition estivales et hivernales au sein d'une unité au fil du temps et entre les unités à grande échelle spatiale. Nous avons utilisé le NDVI comme indice de la disponibilité du fourrage en partant du principe que la productivité de la biomasse végétale représente la nutrition disponible pour les wapitis (Pettorelli et al. 2005). La relation entre la productivité fourragère et la valeur nutritionnelle réelle est toutefois complexe (Fryxell 1991, Hebblewhite et al. 2008). **À mesure que la biomasse fourragère augmente, la digestibilité de la matière**

sèche diminue (Hebblewhite et al. 2008), une tendance qui correspond au comportement des ongulés qui se nourrissent de manière sélective là où la biomasse fourragère n'a pas encore atteint son pic (Sawyer et Kauffman 2011) et où la digestibilité est encore élevée (Albon et Langvatn 1992, Hebblewhite et al. 2008). Cette relation se reflète probablement dans nos résultats concernant la productivité des pâturages d'été. Dans les unités montagneuses et arbustives du nord, le recrutement a diminué à mesure que la valeur moyenne du NDVI pour les pâturages d'été augmentait. Cela suggère que les unités à forte productivité sur les pâturages d'été ont néanmoins pu avoir un fourrage moins digestible pendant tout l'été que les unités moins productives.

Tableau 4. Estimations des paramètres, erreurs types, valeurs t (termes linéaires), valeurs F (termes de lissage), valeurs P et degrés de liberté effectifs (edf) pour le meilleur modèle additif généralisé mixte (identifié à l'aide du critère d'information d'Akaike) des ratios d'âge des wapitis (récolte, NDVI estival, NDVI hivernal, carnivores) en fonction des covariables environnementales biotiques et abiotiques. Les données ont été collectées dans 7 États de l'ouest des États-Unis entre 1989 et 2010 ($n = 1\,512$). Nous avons calculé les valeurs de l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI) pour 3 écotypes dans ces États : montagne nord, steppe arbustive et montagne sud

	Estimate	SE	edf	t (linear terms) or F (smoothing terms)	P
Linear terms					
Intercept	39.255	2.171		18.083	<0.001
Number antlerless elk harvested	0.003	0.000		7.559	0.000
Presence of wolves	-5.086	1.077		-4.724	0.000
Presence of grizzly bears	-7.424	2.092		-3.549	0.000
Mean summer range NDVI (northern mountain)	-0.296	0.045		-6.521	0.000
Mean summer range NDVI (shrub-steppe)	-0.186	0.040		-4.659	0.000
Mean summer range NDVI (southern mountain)	-0.049	0.037		-1.311	0.190
Mean winter range NDVI (northern mountain)	0.028	0.050		0.563	0.573
Mean winter range NDVI (shrub-steppe)	0.111	0.062		1.800	0.072
Mean winter range NDVI (southern mountain)	0.163	0.051		3.216	0.001
Smoothing terms					
Early summer precipitation			2.193	4.288	0.012
Total winter precipitation t-1			1.000	5.569	0.018
Residual summer range NDVI (northern mountain)			2.479	3.138	0.034
Residual summer range NDVI (shrub-steppe)			1.000	1.675	0.196
Residual summer range NDVI (southern mountain)			1.000	0.902	0.343
Residual winter range NDVI (northern mountain)			1.509	5.272	0.012
Residual winter range NDVI (shrub-steppe)			1.973	4.559	0.011
Residual winter range NDVI (southern mountain)			1.662	1.329	0.251

Cette idée est corroborée par une analyse a posteriori que nous avons menée en comparant le pourcentage de couverture forestière dans une unité avec la valeur moyenne du NDVI pour les zones d'été dans l'habitat non forestier de cette unité. Le NDVI des zones d'été était corrélé de manière non linéaire et positive avec le pourcentage de couverture forestière dans les montagnes du nord. **De plus**, la valeur maximale du NDVI des zones d'été dans les montagnes du nord dépassait celle des autres écorégions. Ces valeurs élevées du NDVI dans les zones forestières ne sont peut-être pas dues à la présence d'herbes et de plantes herbacées hautement digestibles, mais plutôt à une végétation moins digestible ou ligneuse (Hebblewhite et al. 2008). **En outre**, la variation annuelle des résidus NDVI de l'aire de répartition estivale suggère que les années où la productivité fourragère était élevée étaient associées à un fourrage **moins digestible**. Nos résultats ne corroborent pas l'hypothèse de la productivité primaire sur l'aire de répartition estivale (Tableau 1), mais la relation entre la productivité fourragère et la nutrition des wapitis est probablement plus complexe que ce que nous avons pu établir à partir de ces données. Il se peut également que le NDVI soit un mauvais indicateur de la production fourragère dans certaines parties de notre zone d'étude.

En hiver, la plupart des plantes herbacées et des graminées hautement digestibles qui fournissent des niveaux élevés de nutrition en été ne sont plus disponibles dans notre zone d'étude en raison de leur sénescence. **Par conséquent**, la qualité nutritionnelle des plantes herbacées et des graminées tend à s'égaliser à un niveau globalement faible. Étant donné

qu'en hiver, le fourrage de mauvaise qualité est courant dans presque toutes les unités, l'augmentation de la biomasse fourragère devrait être bénéfique pour les wapitis (Hobbs et al. 1983, Cook et al. 2013). **Nos résultats corroborent l'hypothèse de la productivité primaire tant en termes de NDVI moyen dans les aires d'hivernage que de variation annuelle du NDVI (Tableau 1).** Nous avons constaté que les **aires d'hivernage** à forte productivité fourragère (NDVI) étaient associées à un recrutement élevé, en particulier dans les unités montagneuses du sud où les communautés végétales comprenaient souvent des espèces fourragères de haute qualité telles que le *Pursia tridentata* et le peuplier faux-tremble. Dans les unités montagneuses et arbustives-steppiques du nord, la relation entre la productivité fourragère des zones d'hivernage et le recrutement était faible, tandis que la relation avec la variabilité annuelle de la productivité était forte, ce qui suggère que le recrutement était davantage associé à la variation temporelle de la productivité fourragère qu'à sa variation spatiale. Ces résultats soulignent l'importance des conditions de la saison de croissance et de la productivité fourragère des zones d'hivernage pour la croissance et la survie des wapitis juvéniles, en particulier dans les unités montagneuses du sud.

Nous avons constaté que le recrutement des wapitis juvéniles diminuait avec la richesse en carnivores, ce qui confirme l'hypothèse de la prédation (Tableau 1). Outre les populations d'ours noirs, de pumas et de coyotes omniprésentes dans notre zone d'étude, la présence d'une population de loups établie était associée à une réduction moyenne de 5 faons/100 femelles adultes dans l'écotype des montagnes du nord. L'ajout des grizzlis a entraîné une réduction supplémentaire de 7 faons/100 femelles. Il s'agit d'effets moyens estimés à grande échelle spatiale et sur une longue période ; les taux de déclin que nous avons estimés doivent donc être considérés comme un résultat général. Les troupeaux individuels peuvent être affectés par la prédation de différentes manières en fonction des conditions locales et de la densité des grands carnivores. Par exemple, des réductions beaucoup plus importantes de la survie et du recrutement des faons que celles que nous avons observées ont été signalées pour certains systèmes montagneux du nord où les associations de prédateurs sont abondantes et diversifiées (Barber-Meyer et al. 2008, Garrott et al. 2008b). **Néanmoins**, les effets que nous avons observés concordent avec l'effet relativement important de la prédation par les grizzlis sur la survie des faons nouveau-nés rapporté dans une autre synthèse à grande échelle (Griffin et al. 2011), ainsi qu'avec les recherches sur d'autres espèces d'ongulés qui font état d'effets importants de la prédation sur la survie des juvéniles, avec des implications pour la dynamique des populations (Nilssen et al. 2009).

La comparaison des effets des facteurs environnementaux et des communautés de grands carnivores permet de mieux comprendre l'importance relative de l'habitat, du climat et des communautés de grands carnivores. Les populations de prédateurs abondantes et diversifiées ont eu un effet plus important sur le recrutement des wapitis que les précipitations estivales ou hivernales (Tableau 4 et Figure 6). **L'effet des loups seuls que nous avons observé était relativement faible (réduction de l'âge ration de 5) par rapport aux effets de la productivité fourragère (changement du ratio d'âge de 15), mais** si les loups et les grizzlis étaient tous deux présents, le déclin du recrutement était égal au changement sur toute la gamme des variations observées dans la productivité fourragère indexée par le NDVI. Nos conclusions sur les effets de la structure de la communauté des carnivores sur le recrutement sont toutefois limitées, car les populations de grands carnivores n'étaient pas réparties de manière uniforme dans nos zones d'étude. Les loups et les grizzlis n'étaient présents que dans

l'écotype montagneux nordique, ce qui nous a empêchés d'examiner les interactions entre les communautés de grands carnivores et l'écotype sur le recrutement. Les changements potentiels dans le recrutement des wapitis avec l'expansion des populations de loups et de grizzlis dans les écotypes montagneux méridional et steppique arbustif, où la productivité fourragère est élevée et les hivers moins rigoureux, nécessitent des études supplémentaires.

À l'instar des conclusions de Melis et al. (2009), nous émettons **l'hypothèse** que les effets des loups et des grizzlis sur le recrutement seront **relativement faibles** dans ces systèmes méridionaux, la dynamique des populations de wapitis réagissant **principalement** aux conditions météorologiques et à la productivité fourragère en raison de la forte productivité de ces systèmes.

Nous n'avons pas pu tenir compte dans nos analyses de tous les facteurs susceptibles d'influencer le recrutement des wapitis, ce qui a entraîné des variations inexplicables dans nos résultats. **Tout d'abord**, la **dépendance à la densité** peut influencer les taux de recrutement chez les ongulés (Bonenfant et al. 2009), mais nous n'avons pas pu évaluer cette influence car ni la densité des wapitis ni la variation de la capacité de charge au fil du temps n'étaient connues dans notre zone d'étude. **Cependant**, toutes les populations que nous avons évaluées n'étaient pas en augmentation (par exemple, Ahrestani et al. 2013) ; **par conséquent**, la grande variation du recrutement des wapitis expliquée par les effets climatiques, les conditions de pâturage et la richesse en carnivores suggère que la dépendance à la densité n'a peut-être pas été un facteur important ou constant dans les populations que nous avons étudiées. **Néanmoins**, l'augmentation de la densité moyenne des wapitis dans de nombreuses zones (mais pas toutes) de l'ouest des États-Unis, combinée au déclin global du recrutement que nous avons observé, est **cohérente** avec les populations dépendantes de la densité. Les facteurs influençant la dépendance à la densité à une telle échelle pourraient inclure des changements dans l'habitat et le climat au fil du temps, que nous n'avons pas pu évaluer faute de données. Les études futures devraient envisager d'évaluer les effets possibles de ces changements et d'utiliser des modèles de population intégrés (IPM) pour tester explicitement l'influence de la dépendance à la densité sur le recrutement. **Deuxièmement**, nous n'avons pas pu inclure les densités des grands carnivores dans notre analyse. Il est raisonnable de penser que les **réponses numériques** et **fonctionnelles** combinées des grands carnivores pourraient produire des taux de prédation différents selon le gradient de densité des wapitis. Lorsque la densité des wapitis est faible, les grands carnivores peuvent se tourner vers d'autres proies si celles-ci sont disponibles (**réponse fonctionnelle**), tandis que l'augmentation des populations de grands carnivores peut entraîner une consommation accrue de wapitis (**réponse numérique**). Les différences dans le taux de prédation varient également probablement entre les communautés végétales et les communautés d'ongulés (Vucetich et al. 2011). **Troisièmement**, nous n'avons pris en compte que les relations entre le recrutement des wapitis et la productivité végétale, sans tenir compte des autres herbivores présents dans le système. Les densités et la composition des espèces d'herbivores sauvages et domestiques compliquent probablement la relation entre la productivité végétale et le recrutement des wapitis. Dans certaines unités que nous avons évaluées, une partie importante de la végétation peut être consommée par d'autres herbivores avant que les wapitis n'aient l'occasion de la consommer.

Les données disponibles, bien qu'abondantes, ont limité les conclusions tirées de nos analyses. Les âges/ratios ne sont pas une mesure idéale du recrutement, car ils reflètent les

effets de la chasse et de trois processus biologiques différents : la gestation, la survie des juvéniles et la survie des femelles adultes. La **confusion** des processus dans les ratios d'âge permet à plusieurs hypothèses biologiques de produire la même prédiction concernant les âge/ratio (Tableau 1). **Par conséquent, la compréhension des implications des corrélations entre les âge/ratio et les variables explicatives devient confuse.** **De plus,** les classes d'âge sont sujettes à des erreurs de classification lors des enquêtes (Smith et McDonald 2002), ce qui peut ajouter un **bruit** supplémentaire ou biaiser systématiquement les relations estimées, selon l'origine de l'erreur de classification.

Enfin, nous ne disposons pas de données pour toutes les combinaisons d'écotypes et de communautés de carnivores, ce qui a limité nos conclusions sur les interactions. Il existe des preuves d'un déclin général et à long terme du recrutement des wapitis, ce qui préoccupe fortement les gestionnaires de wapitis dans le nord-ouest des États-Unis. **Ce déclin existe dans des zones avec et sans loups et grizzlis, et dans des conditions météorologiques et fourragères très variées.** En combinant des données à long terme provenant de plusieurs États, nous avons pu séparer les effets des prédateurs, des conditions météorologiques et du fourrage sur le recrutement des wapitis, fournissant ainsi un contexte important pour les décisions de gestion visant à remédier à ce déclin.

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Nos résultats suggèrent que les gestionnaires de la faune sauvage intéressés par l'amélioration du recrutement des wapitis devraient tenir compte des effets combinés de l'habitat et des prédateurs sur les processus influençant la dynamique des populations. Dans l'écotype des montagnes du nord, les gestionnaires pourraient être en mesure de gérer de manière proactive la récolte ou la productivité végétale afin de compenser la réduction du recrutement des wapitis causée par la recolonisation des grands carnivores. Dans l'écotype des montagnes du sud, très productif, il n'est pas certain que la recolonisation par les loups ou les grizzlis entraîne une mortalité supplémentaire des faons ou si celle-ci serait atténuée par un habitat plus productif. Bien que les conditions fourragères estivales puissent avoir une forte influence sur la condition physique des mères, leur fécondité et l'approvisionnement des faons, **nos résultats suggèrent que les ressources fourragères des aires d'hivernage peuvent également avoir des effets importants sur la survie des faons,** en particulier dans les régions montagneuses du sud et les steppes arbustives. Les gestionnaires de la faune sauvage n'ont aucun contrôle sur les conditions météorologiques, mais il pourrait être efficace de maintenir l'habitat dans un état lui permettant de s'adapter aux changements climatiques. Il pourrait être utile d'examiner les changements dans l'état des forêts susceptibles d'entraîner une diminution du fourrage dans le sous-bois afin de mieux comprendre le déclin du recrutement des wapitis. Les efforts visant à gérer les zones d'été et d'hiver afin d'augmenter les ressources fourragères des ongulés pourraient avoir un effet positif sur le recrutement.

LITERATURE CITED

- Ahrestani, F., M. Hebblewhite, and E. Post. 2013. The importance of observation versus process error in analyses of global ungulate populations. *Scientific Reports* 3:3125. DOI: 10.1038/srep03125.
- Albon, S. D., T. H. Clutton-Brock, and F. E. Guinness. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *Journal of Animal Ecology* 56:69–81.
- Albon, S. D., and R. Langvatn. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos* 65:502–513.
- Apollonio, M., R. Andersen, and R. Putman. 2010. European ungulates and their management in the 21st century. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Bangs, E. E., and S. H. Fritts. 1996. Reintroducing the gray wolf to central Idaho and Yellowstone National Park. *Wildlife Society Bulletin* 24:402–413.
- Barber-Meyer, S. M., L. D. Mech, and P. J. White. 2008. Elk calf survival and mortality following wolf restoration to Yellowstone National Park. *Wildlife Monographs* 169:1–30.
- Bender, L. C. 2006. Use of herd composition and age ratios in ungulate management. *Wildlife Society Bulletin* 34:1225–1230.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, F. Klein, and J.-L. Hamann. 2005. Can we use the young: female ratio to infer ungulate population dynamics? An empirical test using red deer *Cervus elaphus* as a model. *Journal of Applied Ecology* 42:361–370.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, F. Klein and A. Loison. 2002. Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography* 25:446–458.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, T. Coulson, M. Festa-Bianchet, A. Loison, M. Garel, L. E. Loe, P. Blanchard, N. Pettorelli, N. Owen-Smith, J. Du Toit and P. Duncan. 2009. Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research* 41:313–357.
- Brodie, J., H. Johnson, M. S. Mitchell, P. Zager, K. Proffitt, M. Hebblewhite, M. Kauffman, B. Johnson, C. Bishop, J. A. Gude, J. Herbert, K. Hersey, M. Hurley, P. M. Lukacs, S. McCorquodale, E. McIntire, J. Nowak, H. Sawyer, D. Smith, and P. J. White. 2013. Relative influence of human harvest, carnivores, and weather on adult female elk survival across western North America. *Journal of Applied Ecology* 50:295–305.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach, Second edition. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Caughley, G. 1974. Interpretation of age ratios. *Journal of Wildlife Management* 38:557–562.
- Chapron, G., P. Kaczensky, J. D. Linnell, M. Von Arx, D. Huber, H. Andrén, J. V. López-Bao, M. Adamec, F. Álvares, O. Anders, and L. Balčiauskas. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346:1517–1519.
- Cook, R. C., J. G. Cook, D. J. Vales, B. K. Johnson, S. M. McCorquodale, L. A. Shipley, R. A. Riggs, L. L. Irwin, S. L. Murphy, B. L. Murphy, K. A. Schoenecker, F. Geyer, P. B. Hall, R. D. Spencer, D. A. Immell, D. H. Jackson, B. L. Tiller, P. J. Miller, and L. Schmitz. 2013. Regional and seasonal patterns of nutritional condition and reproduction in elk. *Wildlife Monographs* 184:1–45.
- Cook, J. G., B. K. Johnson, R. C. Cook, R. A. Riggs, T. Delcurto, L. D. Bryant, and L. L. Irwin. 2004. Effects of summer-autumn nutrition and parturition date on reproduction and survival of elk. *Wildlife Monographs* 155:1–61.
- Eacker, D. R., M. Hebblewhite, K. M. Proffitt, B. S. Jimenez, M. S. Mitchell, and H. S. Robinson. 2016. Annual elk calf survival in a multiple carnivore system. *Journal of Wildlife Management* 80:1345–1359.
- Eldenshink, J. 2006. A 16-year time series of 1 km AVHRR satellite data of the conterminous United States and Alaska. *Photogrammetry Engineering and Remote Sensing* 72:1027–1035.
- Fryxell, J. M. 1991. Forage quality and aggregation by large herbivores. *American Naturalist* 138:478–498.
- 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., A. J. Hewison, F. Klein, F. Plard, M. Douhard, R. Davison, and C. Bonenfant. 2013. How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer. *Ecology Letters* 16 Supplement 1: 48–57.
- Garrott, R. A., P. J. White, and J. J. Rotella. 2008a. The Madison headwaters elk herd: transitioning from bottom-up regulation to top-down limitation. *Terrestrial Ecology* 3:489–517.
- Gordon, I. J., A. J. Hester, and M. Festa-Bianchet. 2004. Review: the management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *Journal of Applied Ecology* 41: 1021–1031.
- Griffin, K. A., M. Hebblewhite, H. S. Robinson, P. Zager, S. M. Barber-Meyer, D. Christianson, S. Creel, N. C. Harris, M. A. Hurley, D. H. Jackson, B. K. Johnson, W. L. Myers, J. D. Raithe, M. Schlegel, B. L. Smith, C. White, and P. J. White. 2011. Neonatal mortality of elk driven by climate, predator phenology and predator community composition. *Journal of Animal Ecology* 80:1246–1257.
- Hamel, S., M. Garel, M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, and S. D. Côté. 2009. Spring normalized difference vegetation index (NDVI) predicts annual variation in timing of peak faecal crude protein in mountain ungulates. *Journal of Applied Ecology* 46:582–589.
- Harris, N. C., M. J. Kauffman, and L. S. Mills. 2008. Inferences about ungulate population dynamics derived from age ratios. *Journal of Wildlife Management* 72:1143–1151.
- Hebblewhite, M., E. H. Merrill, and G. McDermid. 2008. A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecological Monographs* 78:141–166.
- Hobbs, N. T., D. L. Baker, and R. B. Gill. 1983. Comparative nutritional ecology of montane ungulates during winter. *Journal of Wildlife Management* 47:1–16.
- Johnson, B. K., P. K. Coe, and R. L. Green. 2013. Abiotic, bottom-up, and top-down influences on recruitment of Rocky Mountain elk in Oregon: a retrospective analysis. *Journal of Wildlife Management* 77: 102–116.
- Leopold, A. 1933. Game management. C. Scribner's Sons, New York, New York, USA.
- Melis, C., B. Jędrzejewska, M. Apollonio, K. A. Bartoń, W. Jędrzejewski, J. D. Linnell, I. Kojala, J. Kusak, M. Adamic, S. Ciuti, I. Delehan, I. Dykx, K. Krapiene, L. Mattioli, A. Sagaydak, N. Samchuk, K. Schmidt, M. Shkvyrya, V. E. Sidorovich, B. Zawadzka, and S. Zhyla. 2009. Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, *Capreolus capreolus*, population density across Europe. *Global Ecology and Biogeography* 18:724–734.
- Middleton, A. D., M. J. Kauffman, D. E. McWhirter, J. G. Cook, R. C. Cook, A. A. Nelson, M. D. Jimenez, and R. D. Klaver. 2013. Animal migration amid shifting patterns of phenology and predation: lessons from a Yellowstone elk herd. *Ecology* 94:1245–1256.
- Mysterud, A., R. Langvatn, N. G. Yoccoz, and N. C. Stenseth. 2001. Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. *Journal of Animal Ecology* 70:915–923.
- Nilsen, E. B., J.-M. Gaillard, R. Andersen, J. Odden, D. Delorme, G. Van Laere, and J. D. C. Linnell. 2009. A slow life in hell or a fast life in heaven: demographic analyses of contrasting roe deer populations. *Journal of Animal Ecology* 78:585–594.
- Parker, K. L., P. S. Barboza, and M. P. Gillingham. 2009. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Functional Ecology* 23: 57–69.
- Pettorelli, N. 2013. The normalized difference vegetation index. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Pettorelli, N., F. Pelletier, A. von Hardenberg, M. Festa-Bianchet, and S. D. Côté. 2007. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* 88:381–390.
- Pettorelli, N., J. O. Vik, A. Mysterud, J.-M. Gaillard, C. J. Tucker, and N. C. Stenseth. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution* 20:503–510.
- 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.
- Proffitt, K. M., J. A. Cunningham, K. L. Hamlin, and R. A. Garrott. 2014. Bottom-up and top-down influences on pregnancy rates and recruitment of northern Yellowstone elk. *Journal of Wildlife Management* 78:

- Garrott, R. A., P. J. White, and J. J. Rotella. 2008a. The Madison headwaters elk herd: stability in an inherently variable environment. *Terrestrial Ecology* 3:191–216.
- grizzly bears in the southern Yellowstone ecosystem. *Animal Conservation* 7:71–77.
- R Core Team. 2014. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raithel, J. D., M. J. Kauffman, and D. H. Pletscher. 2007. Impact of spatial and temporal variation in calf survival on the growth of elk populations. *Journal of Wildlife Management* 71:795–803.
- Sala, O. E., W. J. Parton, L. A. Joyce, and W. K. Lauenroth. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69:40–45.
- Sawyer, H., and M. J. Kauffman. 2011. Stopover ecology of a migratory ungulate. *Journal of Animal Ecology* 80:1078–1087.
- 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., and T. L. McDonald. 2002. Criteria to improve age classification of antlerless elk. *Wildlife Society Bulletin* 30:200–207.
- Vors, L. S., and M. S. Boyce. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology* 15:2626–2633.
- 1383–1393.
- Pyare, S., S. Cain, D. Moody, C. Schwartz, and J. Berger. 2004. Carnivore re-colonisation: reality, possibility and a non-equilibrium century for
- White, C. G., P. Zager, and M. W. Gratson. 2010. Influence of predator harvest, biological factors, and landscape on elk calf survival in Idaho. *Journal of Wildlife Management* 74:355–369.
- Wood, S. N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society (B)* 73:3–36.
- Vucetich, J. A., M. Hebblewhite, D. W. Smith, and R. O. Peterson. 2011. Predicting prey population dynamics from kill rate, predation rate and predator-prey ratios in three wolf-ungulate systems. *Journal of Animal Ecology* 80:1236–1245.

Associate Editor: Kathryn Schoenecker.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found in the online version of this article at the publisher's website.