

INTRODUCTION GÉNÉRALE

En écologie animale, l'étude de la dynamique des populations vise à expliquer les variations spatiotemporelles des effectifs des populations (Turchin 2003). Plusieurs processus environnementaux, dépendants ou indépendants de la densité, sont à la base de ces fluctuations puisqu'ils affectent principalement les taux de croissance, de survie et de reproduction (Coulson *et al.* 2000). Selon la théorie des stratégies d'adaptation vitale (angl. *life-history theory*), les traits biodémographiques des individus devraient répondre à ces variations environnementales à travers différents compromis (Partridge & Harvey 1988), visant à maximiser la valeur adaptative. L'étude de traits biodémographiques, tels que la condition corporelle, l'âge à la première reproduction ou encore la taille de la portée, permet donc d'interpréter la réponse des individus à des pressions environnementales données (Cole 1954). Plus précisément, elle mène à la détermination des facteurs susceptibles d'influencer les différentes stratégies biodémographiques liées à la croissance, à la survie et à la reproduction (Stearns 1992).

1. De l'individu aux stratégies biodémographiques

Dans une approche évolutive des stratégies biodémographiques d'une espèce, l'étude de la valeur adaptative des traits phénotypiques liés à la survie et à la reproduction occupe une place centrale. La théorie des stratégies d'adaptation vitale suppose que la coadaptation entre les différents traits biodémographiques a été retenue au cours de l'évolution par sélection naturelle et qu'elle maximise la valeur adaptative d'un organisme dans les conditions où il a évolué. Les prémisses de cette théorie permettent donc de lier la variation observée au sein des traits biodémographiques à la variation individuelle en termes de valeur adaptative (Stearns 1992). L'une de ces prémisses réfère à la notion de plasticité phénotypique (West-Eberhard 2003) d'un organisme, c'est-à-dire la flexibilité dans l'expression d'un trait sous pressions extrinsèques ou intrinsèques qui permet à un individu d'augmenter sa valeur adaptative.

1.1. Le compromis dans l'allocation des ressources

La compréhension des mécanismes sous-jacents aux stratégies biodémographiques repose sur un concept clé, celui de compromis dans l'allocation des ressources (Roff *et al.* 2002). Lorsque les ressources d'un habitat sont limitées, les individus ne peuvent allouer simultanément l'énergie disponible au développement et au maintien de tous leurs traits biodémographiques (Stearns 1992). Les individus d'une population sont donc confrontés à un compromis évolutif (Cole 1954, Roff 1992, Stearns 1992). Basée sur les contraintes associées à ce compromis, une partie de l'énergie assimilée via l'alimentation est d'abord utilisée pour satisfaire les fonctions vitales de l'organisme (Brody 1945) et pour combler les dépenses associées à la locomotion. Puis,

dépendamment de leur âge et des conditions environnementales, les individus ont la capacité de moduler l'allocation des ressources aux différents paramètres de la condition corporelle et de l'effort reproducteur. L'énergie restante peut ainsi être allouée à la croissance, à la reproduction, ou être emmagasinée sous forme de réserves corporelles (Bronson 1985) pour assurer la survie.

C'est grâce à l'utilisation d'une variété de stratégies biodémographiques que les individus peuvent croître, survivre et se reproduire (Stearns 1992). En modifiant ces différentes stratégies selon les contraintes environnementales, ils tendent à allouer les ressources de façon optimale entre les différents besoins de l'organisme. Une stratégie biodémographique donnée fournit donc des informations sur la réponse des individus en lien avec le caractère limité des ressources. En dynamique des populations, ce compromis énergétique peut être utilisé afin de mieux comprendre l'évolution et le maintien des stratégies biodémographiques, notamment celles liées à l'effort reproducteur, observées au sein d'individus d'une population sous différentes contraintes environnementales.

1.2. La condition corporelle

La condition corporelle d'un individu joue un rôle capital dans l'utilisation des stratégies biodémographiques, puisqu'elle influence l'effort reproducteur (Garel *et al.* 2009). La condition corporelle correspond à l'équilibre entre la consommation d'énergie et les dépenses nutritionnelles (Parker *et al.* 1996, 2009). En ce sens, la quantité relative d'énergie emmagasinée par un individu (Jakob *et al.* 1996) est soumise à des variations temporelles et peut ainsi fluctuer en fonction de la disponibilité et de la qualité des ressources, de la densité de population et de la rigueur du climat (Lesage *et al.* 2001). Les conditions environnementales passées peuvent également avoir une influence marquée sur la condition corporelle ultérieure d'un individu, et donc, de sa qualité future (Gaillard *et al.* 2000, Hamel *et al.* 2009). Cette qualité se traduit par la covariance entre les traits biodémographiques, prise à l'échelle individuelle (Hamel *et al.* 2009), et influence la valeur adaptative d'un individu, c'est-à-dire sa capacité à survivre et à se reproduire. En général, des conditions climatiques défavorables, une faible disponibilité des ressources ou une densité de population élevée à l'année de naissance se reflètent dans une faible qualité individuelle à l'âge adulte (Albon *et al.* 1987, Sæther 1997). La compréhension de la contribution d'un trait biodémographique, tel que la condition corporelle, à la valeur adaptative individuelle est donc primordiale pour comprendre la variation dans les stratégies biodémographiques intra- et interspécifiques (Roff *et al.* 2002), et anticiper la réponse des individus aux changements de leur environnement.

1.3. L'âge

Les études portant sur l'évolution temporelle des stratégies biodémographiques font fréquemment référence au rôle de l'âge (Kirkwood & Rose 1991, Derocher & Stirling 1994, Monaghan *et al.* 2008, Nussey *et al.* 2009). Ainsi, la disparité dans les stratégies biodémographiques entre les individus d'une même population exprime souvent des variations liées à l'âge, à la condition corporelle et à la probabilité de se reproduire. De manière générale, la masse corporelle augmente en fonction de l'âge, ce qui a un effet subséquent positif sur la reproduction (McNamara & Houston 1996). Chez les orignaux (*Alces alces*) et les rennes (*Rangifer tarandus*), par exemple, les femelles plus lourdes ont une plus grande probabilité de se reproduire que les femelles plus légères (Sand 1996, Tveraa *et al.* 2003, respectivement).

À un âge plus avancé, une détérioration des capacités physiologiques d'un organisme entraîne une diminution de l'effort reproducteur, ce qui réduit la performance démographique d'un individu (Rose 1991). Un concept important de la relation âge-fécondité est que la fécondité individuelle, après l'atteinte d'un plateau un peu après l'atteinte de la maturité sexuelle, subit généralement une décroissance en fin de vie, appelée sénescence reproductrice (Mysterud *et al.* 2002). Cette diminution de la probabilité de reproduction à un âge avancé serait causée par une accumulation irréversible de dommages tissulaires et cellulaires menant à la détérioration progressive des fonctions physiologiques (Lemaître *et al.* 2014). Deux approches complémentaires permettent de comprendre l'évolution de la sénescence (Kirkwood & Rose 1991). La première approche, basée sur la génétique (angl. *Antagonistic pleiotropy theory*), suggère que des allèles ayant des effets positifs en début de vie aient pu être sélectionnés, même s'ils entraînent des effets délétères en fin de vie (Williams 1957). La deuxième approche, une variante physiologique (angl. *Disposable soma theory*), suggère plutôt qu'en raison de l'existence des coûts de la reproduction, il existe des compromis entre une reproduction tôt dans la vie et une reproduction en fin de vie. Selon cette approche, une reproduction hâtive entraînerait un plus faible investissement dans le maintien des tissus somatiques et ainsi une diminution de la performance en fin de vie (Kirkwood 1977). Ces deux approches mettent notamment en lumière les effets négatifs apparents sur la valeur adaptative d'un individu, puisqu'elles expliquent la sénescence comme étant un sacrifice de la survie à un âge avancé au bénéfice d'une reproduction tôt dans la vie. La sénescence reproductrice est observée chez plusieurs espèces, notamment chez le bison (*Bison bison*; Green 1990, Pyne *et al.* 2010), l'éléphant africain (*Loxodonta africana*; Whitehouse & Hall-Martin 2000) et le cerf rouge (*Cervus elaphus*; Langvatn *et al.* 2004, Nussey *et al.* 2006, 2008). Étant donné l'étroite relation entre l'âge et la condition corporelle (Sand 1996), il est fondamental de considérer ces deux éléments pour comprendre les variations des stratégies biodémographiques et de la dynamique des populations, du moins, pour les populations structurées en âge.

1.4. Le coût de la reproduction

En plus des stratégies biodémographiques liées à l'âge, les individus doivent maintenir un équilibre entre les demandes énergétiques et l'apport en énergie nécessaire à la reproduction. Dans le cas des femelles, la reproduction entraîne une forte augmentation de la demande énergétique. Chez les mammifères, celle-ci est en partie due au développement du fœtus, mais principalement à cause des besoins nutritionnels requis pour la lactation (Moen 1978, Mauget *et al.* 1997). À cet égard, les dépenses énergétiques des femelles allaitantes peuvent être jusqu'à cinq fois plus élevées que celles des femelles qui n'allaitent pas (Gittleman & Thompson 1988). De plus, il n'est que partiellement possible de pallier ces dépenses énergétiques via certains mécanismes, comme l'augmentation du taux de consommation des ressources (Wairimu & Hudson 1993, Hamel & Côté 2009). Ainsi, puisque se reproduire entraîne une dépense énergétique, l'allocation des ressources pour cette fonction physiologique diminue les ressources disponibles pour le maintien du métabolisme de l'organisme. Il en résulte fréquemment des répercussions négatives, observables sur certains paramètres de la condition corporelle, telles qu'une diminution des réserves en gras (Cook *et al.* 2004b). Puisqu'un échec à maintenir un équilibre énergétique positif lors de la reproduction n'affecte pas seulement la condition corporelle, mais également la valeur adaptative de l'individu, le concept de compromis évolutif dans les différentes stratégies biodémographiques repose en partie sur l'existence d'un coût de la reproduction (Williams 1966). Afin de minimiser le coût de la reproduction et d'optimiser la valeur reproductive, la théorie des stratégies d'adaptation vitale prédit une variation dans l'effort reproducteur au cours de la vie d'un individu (Fisher 1930), dépendamment des conditions environnementales.

Le coût de la reproduction peut également varier entre les individus d'une même population, puisque certains sont plus sensibles aux variations environnementales, qu'elles soient spatiales ou temporelles (Parker *et al.* 2009). Dans une étude portant sur le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*), plus la densité de la population augmentait, plus la reproduction devenait difficile pour les individus de plus petite masse corporelle (Festa-Bianchet *et al.* 1998). Dans la même étude, les individus avec une masse corporelle plus grande avaient un coût de la reproduction moindre, comparativement aux individus plus légers (Festa-Bianchet *et al.* 1998). Ainsi, l'étude des coûts de la reproduction et des compromis dans l'allocation de l'énergie pour les différents traits biodémographiques liés à l'effort reproducteur peut être, non seulement fortement influencée par les contraintes environnementales, mais également par l'hétérogénéité individuelle (Hamel *et al.* 2009).

2. Les principaux facteurs environnementaux influençant les stratégies biodémographiques

Au-delà de l'âge et des caractéristiques individuelles, plusieurs facteurs, comme la densité de population et le climat, induisent des variations temporelles ou spatiales de l'environnement. Ces changements jouent un rôle

majeur dans la dynamique des populations (Gaillard *et al.* 2000) puisque les contraintes phénotypiques liées aux variations dans la disponibilité des ressources peuvent affecter les stratégies biodémographiques. L'estimation de la condition corporelle et des indices de croissance et de reproduction permet de mesurer l'allocation énergétique des individus pour différents traits en réponse aux conditions environnementales (Taillon *et al.* 2011). L'allocation des ressources pour l'effort reproducteur d'un organisme résulte donc en des stratégies définies par un ensemble de traits biodémographiques tels que le taux de fécondité, l'âge à la première reproduction et l'âge à la dernière reproduction (Panagakis *et al.* 2017). Ces traits traduisent l'expression de l'adaptation de l'organisme à son environnement.

Au niveau populationnel, les suivis à long terme permettent de tenir compte de la variabilité dans les réponses des individus au fil du temps. Ils s'avèrent être un outil précieux pour l'étude de l'influence de différents facteurs environnementaux sur les traits biodémographiques des individus (Lebreton *et al.* 1992). À titre d'exemple, en s'appuyant sur des données récoltées entre 1979 et 2007, il a été possible d'établir que la masse corporelle des faons du chevreuil (*Capreolus capreolus*) était négativement dépendante de la densité de population de cerfs rouges, via une compétition interspécifique pour les ressources (Richard *et al.* 2010).

2.1. La densité de population

En dynamique des populations, le concept de densité-dépendance s'avère crucial, d'autant plus lorsqu'on s'intéresse aux problématiques d'une population surabondante. Pour les ongulés, par exemple, la densité de population peut influencer la condition corporelle des individus à travers son impact sur la qualité et la disponibilité des ressources (Bonenfant *et al.* 2009). Ces réponses dépendantes de la densité engendrent ensuite des variations dans les stratégies biodémographiques, qui peuvent avoir des répercussions sur la valeur adaptative individuelle (Bonenfant *et al.* 2009). En général, une augmentation de la densité de population au-dessus de la capacité de support du milieu (c.-à-d. le nombre d'individus qu'un environnement donné peut supporter à un temps donné sans se détériorer; Caughley 1979) entraîne une compétition pour les ressources. Cette compétition intraspécifique pour les ressources force les individus à réduire leur consommation ou à utiliser des habitats moins favorables (Sinclair 1989), ce qui peut entraîner des effets tels que la détérioration de la condition corporelle (Bonenfant *et al.* 2009), et ultimement, affecter les stratégies biodémographiques.

À densité de population élevée, la théorie des stratégies d'adaptation vitale prédit que les femelles devraient investir dans leur propre survie au détriment de la reproduction (Stearns 1992). Cette stratégie est observée chez la plupart des espèces d'ongulés, où les femelles tendent à favoriser le maintien de leur condition

corporelle et de leur survie en réduisant l'effort reproducteur à mesure que la densité de population augmente (Bonenfant *et al.* 2009). Une diminution de l'allocation des ressources aux paramètres de l'effort reproducteur peut se faire, par exemple, par la réduction de la taille de la portée (p. ex. cerf rouge; Clutton-Brock *et al.* 1985, chevreuil; Andersen & Linnell 2000, original; Gingras *et al.* 2014) ou par le retardement de l'âge à la première reproduction (p. ex. chevreuil; Gaillard *et al.* 1992, cerf rouge; Bonenfant *et al.* 2002, wapiti, *Cervus canadensis*; Stewart *et al.* 2005). Chez les ongulés nordiques, l'influence négative d'une augmentation de la densité de population peut aussi induire un coût de la reproduction plus élevé chez les femelles, diminuant ainsi leur succès reproducteur futur (Bonenfant *et al.* 2009). Ces variations dépendantes de la densité dans les stratégies de reproduction sont une composante clé de la compréhension des changements en nombre observés dans les populations (Caughley 1970, Sinclair *et al.* 1985).

L'impact d'une densité de population élevée peut toutefois être amorti par des sources de nourriture alternatives (Forsyth 2006), comme les feuilles au sol ou le lichen arboricole. D'ailleurs, une expérience avec manipulation artificielle de la quantité de nourriture disponible pour des rennes domestiques montre que les femelles qui pouvaient se nourrir *ad libitum* durant l'hiver et le printemps gagnaient en moyenne 12 % de leur masse corporelle initiale, comparativement à une perte d'en moyenne 6 % de leur masse corporelle pour les femelles témoins (Fauchald *et al.* 2004). Ainsi, la capacité des individus à réguler leurs réserves corporelles en fonction des contraintes liées à la densité de population peut s'avérer cruciale dans les environnements saisonniers, où la qualité et la disponibilité des ressources sont imprévisibles.

2.2. Le climat et la végétation

Indépendamment de la densité de population, le climat peut induire des fluctuations intra- et interannuelles dans les besoins énergétiques des individus (Gaillard *et al.* 2000). Les précipitations, la température et le vent peuvent avoir des effets directs sur les stratégies biodémographiques en affectant la condition corporelle. Chez les femelles du cerf rouge en Norvège, par exemple, l'âge à la première reproduction variait en fonction de la masse corporelle à la conception, mais était ultimement négativement corrélée à la variation des degrés-jours aux mois de mai et juin précédant la conception (Langvatn *et al.* 1996).

L'importance relative des facteurs climatiques peut également varier en fonction de la répartition géographique d'une population (Martínez-Jauregui *et al.* 2009). De façon générale, les ongulés nordiques sont souvent exposés à des conditions hivernales extrêmes. De fortes accumulations de neige, par exemple, augmentent les coûts énergétiques des déplacements à l'hiver (Parker *et al.* 1984, 1999) et limitent l'acquisition de la nourriture (White *et al.* 2009). L'hiver peut aussi être critique pour ces individus puisque de basses

températures, la pluie et de forts vents peuvent augmenter les coûts métaboliques associés à la thermorégulation (Parker & Robbins 1985, Mysterud & Østbye 1999).

Étant donné que les ongulés sont dépendants des communautés végétales via leur alimentation, le climat peut aussi induire une réponse indirecte sur leur condition corporelle à travers son influence sur la végétation. En général, la variabilité du climat altère la croissance de la végétation (Pettorelli *et al.* 2007b) et, par le fait même, la composition chimique et la qualité des plantes (White 1983). Cette variabilité dans le climat constitue un élément crucial dans le régime alimentaire des ongulés puisqu'elle détermine l'apport nutritif et la digestibilité de la nourriture. Dans les régions nordiques, le moment de la fonte de la neige détermine le moment de l'émergence de la végétation (Kudo 1991). En général, un développement lent et graduel des plantes est associé à des périodes prolongées de qualité élevée des ressources (Pettorelli *et al.* 2005, 2007b). Ces conditions d'émergences des plantes fournissent une forte teneur en nutriments et une grande digestibilité pour les ongulés (Parker *et al.* 1999). D'ailleurs, Pettorelli *et al.* (2005) ont montré qu'un développement hâtif de la végétation après la fonte de la neige, associé à une qualité élevée des ressources, avait une influence positive sur la masse corporelle des veaux du renne, autant chez les mâles que chez les femelles.

Au printemps et à l'été, le réapprovisionnement d'énergie sous forme de réserves corporelles dépend de la disponibilité (qualité et quantité) de la végétation. Chez les rennes, l'interaction entre la prédation et une limitation de la nourriture, laquelle était dépendante du climat, semblait réduire la fécondité des femelles à l'automne suivant (Tveraa *et al.* 2003). À l'inverse, chez la plupart des ongulés, des conditions hivernales favorables permettant un accès plus facile à une nourriture de qualité augmentent la fécondité des femelles (Sæther 1997). Un décalage entre l'émergence de la végétation et la mise bas peut toutefois restreindre l'apport énergétique des femelles à une période critique de l'année (Cook *et al.* 2004a, Searle *et al.* 2015).

2.3. Les effets synergiques de la densité de population et du climat

Bien que la densité de population et le climat puissent avoir des effets simples directs et indirects sur les traits biodémographiques, ils sont également connus pour avoir des effets synergiques (Sæther 1997, Coulson *et al.* 2000). Chez plusieurs espèces, les effets combinés de la densité de population et du climat peuvent avoir des conséquences plus prononcées que leurs effets simples respectifs sur les traits biodémographiques. Notamment, il est possible que l'effet des conditions environnementales soit plus grand à densité de population élevée. Les individus seraient probablement plus susceptibles aux fluctuations des conditions environnementales lorsque les ressources se font rares en raison de la forte compétition intraspécifique

(Herfindal *et al.* 2006a). C'est entre autres ce qui est observé chez le chamois (*Rupicapra rupicapra*) où une forte densité de population couplée à des températures printanières et estivales élevées menait à une diminution de la masse corporelle (Mason *et al.* 2014). Néanmoins, bien que les effets de la densité de population et de la stochasticité environnementale sur les traits biodémographiques soient relativement connus chez plusieurs ongulés, leurs effets synergiques sur des indicateurs physiologiques tels que les réserves en gras et en protéines demeurent peu documentés.

2.4. Les délais temporels

Les processus dépendants ou indépendants de la densité peuvent se manifester avec un retard dans le temps, c'est-à-dire qu'on observe un délai temporel dans la réponse des individus. De manière générale, ces facteurs induisent des variations dans la disponibilité des ressources qui, à travers leurs effets sur la condition corporelle, contribuent à moduler les stratégies biodémographiques (Sæther 1997). Par exemple, la pression de broutement élevée du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) sur les communautés végétales de l'île d'Anticosti a entraîné une diminution de la qualité des ressources alimentaires disponibles (Potvin *et al.* 2003, Tremblay *et al.* 2005). Cette forte pression de broutement du cerf semble être en partie responsable, via une boucle de rétroaction négative plantes-herbivore, de la diminution de près de la moitié de la masse corporelle moyenne des individus par rapport à celle de la population source (Lesage *et al.* 2001, Simard *et al.* 2008). Ainsi, les variations de la condition corporelle ont des répercussions sur la valeur adaptative des individus (Simard *et al.* 2014a) et peuvent engendrer des délais temporels dans la réponse de la population (Fryxell *et al.* 1991).

Des délais temporels dans la réponse de la population peuvent être observés à grande échelle de temps. Notamment, les conditions à la naissance peuvent influencer la croissance et le développement des individus et avoir des effets sur le succès reproducteur à l'âge adulte. À titre d'exemple, une étude menée entre 1985 et 1998 chez le mouton de Soay (*Ovis aries* L.) à l'île d'Hirta, a montré que les individus nés après des hivers chauds et humides étaient de plus petite taille et connaissaient une maturité tardive, mais produisaient plus de jeunes à l'âge adulte, comparativement aux individus nés après des hivers froids et secs (Forchhammer *et al.* 2001). Chez le cerf rouge, les individus nés après un printemps chaud étaient propices à se reproduire plus tôt que les individus nés après un printemps froid (Albon *et al.* 1987). Ainsi, la variabilité des conditions environnementales entourant la naissance peut avoir des répercussions à long terme, notamment en créant des différences dans la valeur adaptative des individus d'une population. Un concept central dans cette relation est que les conditions environnementales subies à l'année de naissance peuvent déterminer, du moins partiellement, la qualité future des individus, créant ce qu'on appelle un effet cohorte (Gaillard *et al.*

2003, Hamel *et al.* 2016). Bien que des conditions rigoureuses durant la première année de vie peuvent désavantager les individus d'une cohorte (Forchhammer *et al.* 2001), il arrive toutefois qu'elles contribuent à l'augmentation de la qualité moyenne de la cohorte par le biais d'une forte sélection pour les individus en meilleure condition corporelle (Plard *et al.* 2015).

Des délais temporels dans la réponse de la population peuvent également être observés à plus courte échelle de temps. Ainsi, la densité de population et le climat des années précédentes peuvent avoir des effets sur l'effort reproducteur de l'année en cours. Chez le cerf rouge norvégien, par exemple, les effets retardés (délai temporel de deux ans) des hivers chauds et enneigés avaient un effet positif sur l'abondance des cerfs, probablement via l'augmentation de la fécondité des femelles (Forchhammer *et al.* 1998). Par conséquent, il est important de tenir compte des délais temporels possibles lorsqu'on s'intéresse aux réponses des individus.

3. Les contraintes saisonnières

L'évaluation de la part du budget énergétique allouée aux traits favorisant le succès reproducteur permet de déterminer en partie l'effet des composantes environnementales sur les stratégies biodémographiques (Roff 1992). Chez plusieurs espèces, la contribution des femelles au recrutement et à la dynamique des populations est supérieure et plus dépendante des facteurs environnementaux que celle des mâles, pour lesquels l'effort reproducteur est de courte durée et se résume souvent à la période du rut (Garel *et al.* 2011). Pour les ongulés nordiques, les grands contrastes du climat et de la disponibilité des ressources entre les saisons imposent d'énormes contraintes énergétiques. De manière générale, les femelles doivent user de stratégies pour maintenir un équilibre entre la consommation d'énergie et les besoins et dépenses nutritionnelles, et ce, tout au long de l'année. Dans cette optique, elles augmentent leur taux de consommation de nourriture pendant l'été (Chan-McLeod *et al.* 1994, Cook *et al.* 2004b) puisqu'il s'agit d'une période d'abondance des ressources. Elles récupèrent leurs réserves corporelles, essentiellement sous forme de gras ou de protéines, au courant de l'automne. À l'hiver, leurs réserves corporelles s'amointrissent progressivement face à la rareté grandissante des ressources (Mautz 1978) et à la dépense énergétique occasionnée par les déplacements dans la neige (Parker *et al.* 1984, 1999). Pour les femelles reproductrices, la condition corporelle diminue de façon marquée au printemps dû à la demande nutritionnelle induite par la fin de la gestation, mais surtout celle associée à la lactation (Moen 1978, Mauget *et al.* 1997). Il s'agit d'une période de vulnérabilité aux variations environnementales puisque les femelles sont au plus bas de leur condition corporelle. Durant cette période, le climat peut ainsi exercer une grande influence sur le succès reproducteur (Pekins *et al.* 1998). L'accumulation des réserves corporelles à l'été et à l'automne est donc critique pour les femelles reproductrices puisqu'il leur faut regagner une condition corporelle leur permettant d'assurer leur survie à l'hiver et dans le meilleur des

cas, leur prochaine reproduction. D'ailleurs, plusieurs études montrent que les femelles doivent atteindre une certaine condition corporelle à l'automne avant d'initier la reproduction (p. ex. Albon *et al.* 1986, Morano *et al.* 2013).

Les coûts de la reproduction, exprimés par une perte de masse corporelle chez la femelle en lactation, peuvent forcer un compromis entre la survie de la femelle et les événements reproducteurs futurs si celle-ci ne parvient pas à refaire ses réserves corporelles à l'été et à l'automne (Bårdsen & Tveraa 2012). Chez le mouton de Soay, par exemple, la sévérité de l'hiver et une densité de population élevée pouvaient contribuer à l'augmentation des coûts de la reproduction, et plus particulièrement lors de la première reproduction (Tavecchia *et al.* 2005). La condition corporelle atteinte par la femelle avant la période de reproduction est donc décisive à l'aboutissement des prochaines saisons de reproduction. Face à la stochasticité environnementale, les femelles ongulés peuvent adopter une stratégie d'allocation reproductrice sensible au risque (Bårdsen *et al.* 2014) pour tendre à être plus résilientes à la disponibilité imprévisible des ressources. Ainsi, elles sont sujettes à emmagasiner de l'énergie sous forme de réserves corporelles et, par conséquent, à réduire leur allocation reproductrice à court terme pour assurer leur survie à l'hiver et leur future reproduction (Bårdsen *et al.* 2008).

4. L'étude des stratégies biodémographiques

Plusieurs méthodes peuvent être utilisées pour l'étude des stratégies biodémographiques, chacune possédant des forces et des faiblesses. La méthode expérimentale et la méthode descriptive permettent toutes deux d'investiguer les traits biodémographiques et leur covariation chez une seule espèce. La méthode expérimentale consiste à manipuler certains traits ou encore à recourir à la sélection artificielle (Reznick 1992). Elle permet d'établir des relations de causes à effets entre les variables à l'étude, sans avoir à tenir compte des variables confondantes potentielles car une seule variable varie entre les traitements. Toutefois, cette méthode peut s'avérer difficile à mettre en place au sein d'une population en milieu naturel. Il arrive également qu'elle entraîne la modification de certains paramètres biodémographiques qui ne pourraient être observés en nature (Reznick 1985). La méthode descriptive, quant à elle, fait appel à la comparaison au niveau génétique ou phénotypique (Reznick 1985). L'approche par corrélations génétiques tend à comparer les individus apparentés et à mieux comprendre à quels gènes correspondent les traits qui procurent un avantage ou un désavantage évolutif (Roff *et al.* 2002). L'approche par corrélations phénotypiques, largement utilisée en dynamiques des populations, tend à comparer les phénotypes des individus d'une même population dans le but d'établir des corrélations entre les différents traits. Cependant, la causalité des mécanismes demeure difficile à établir avec certitude, comme c'est le cas dans une expérimentation. Il n'en

demeure pas moins qu'un des avantages de cette méthode réside dans l'utilisation possible de données à long terme (Lebreton *et al.* 1992). Un suivi des traits biodémographiques et de leur variabilité temporelle permet, entre autres, de déterminer efficacement les relations entre les traits biodémographiques et divers facteurs environnementaux. En dynamique des populations, la méthode descriptive, basée sur des données longitudinales ou transversales, permet d'explorer les mécanismes sous-jacents aux différentes stratégies biodémographiques (p. ex. Clutton-Brock *et al.* 1985, Festa-Bianchet *et al.* 1998, Gaillard *et al.* 2000).

5. Modèles biodémographiques

La connaissance des patrons comportementaux sous-jacents aux stratégies biodémographiques adoptées dans un contexte particulier et la valeur adaptative qui en découle peuvent servir à établir des modèles biodémographiques. De tels modèles prédictifs permettent d'expliquer mathématiquement les changements observés dans la dynamique d'une population. Ils peuvent, par exemple, servir à estimer une taille de population future, et donc le taux d'accroissement anticipé. Ils sont subséquentement très utiles lors de l'étude des tendances démographiques, notamment à grande échelle populationnelle et dans le contexte où on s'intéresse aux problèmes de surabondance d'une population. Davis *et al.* (2016) ont utilisé les données provenant d'un suivi à long terme pour prédire l'impact des changements climatiques sur la survie des chevreuils. Dans ce cas, les modèles biodémographiques utilisés pour prédire la dynamique future d'une population en tenant compte de la variabilité des conditions environnementales deviennent des outils prédictifs utiles pour orienter la gestion et la conservation des populations, et permettent, par exemple, l'amélioration des modalités de chasse aux cervidés. Ils offrent également un complément aux techniques de recensement en permettant de prévoir la dynamique de la population entre les inventaires aériens.

Problématique à l'étude

Les problématiques liées aux populations surabondantes d'ongulés sont répandues dans de nombreuses régions du monde. C'est actuellement le cas de l'île d'Anticosti (Québec, Canada), où le cerf de Virginie a été introduit en 1896. Malgré le climat maritime sub-boréal difficile pour le cerf, l'absence de prédateurs a permis une croissance démographique rapide (Potvin *et al.* 2000). Depuis, la population de cerfs de Virginie est passée d'environ 220 à plusieurs centaines de milliers d'individus (Rochette & Gingras 2007). Le broutement intensif du cerf a modifié la composition des communautés végétales, causant entre autres la quasi disparition du bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) et du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.; Tremblay *et al.* 2005) et leur remplacement par des espèces de moindre qualité. Plusieurs facteurs permettent d'expliquer le maintien de la population de cerf de Virginie à une densité élevée (Simard *et al.* 2010). Parmi ceux-ci, on retrouve des sources alimentaires alternatives, comme les suppléments alimentaires engendrés

par les arbres tombés, le lichen et les ramilles de sapin baumier (*Abies balsamea*; Tremblay *et al.* 2005), la tolérance à long terme à une quantité limitée de ressources (Simard *et al.* 2008), la plasticité digestive des cerfs face à un régime alimentaire de faible qualité (Bonin *et al.* 2016), mais surtout, l'abondance et la qualité des ressources à l'été permettant aux individus de rétablir leur masse corporelle (Simard *et al.* 2014a).

Pour comprendre et gérer les enjeux liés aux populations surabondantes d'ongulés, il faut d'abord avoir une meilleure compréhension de la réponse des individus en fonction des changements dans l'environnement. Bien que plusieurs études aient traité du sujet, la population de cerfs à l'île d'Anticosti demeure, à plusieurs égards, un modèle d'étude unique. Il s'agit d'une population surabondante, caractérisée par l'absence de prédateurs et où les conditions environnementales sont difficiles et variables (Environment Canada 2006).

Objectifs et hypothèses

L'objectif général de ce mémoire était de déterminer l'impact des effets environnementaux sur les traits biodémographiques individuels des femelles chez le cerf de Virginie de l'île d'Anticosti. Plus spécifiquement, nous visons à améliorer notre compréhension des effets de la densité et des facteurs environnementaux sur les compromis dans l'allocation des ressources. Pour ce faire, nous avons établi trois objectifs spécifiques :

1. Évaluer l'influence de la densité de population et des facteurs environnementaux sur la condition corporelle;
2. Évaluer l'influence de la densité de population et des facteurs environnementaux sur l'effort reproducteur;
3. Mieux comprendre les conséquences de la reproduction sur la condition corporelle.

En lien avec le premier objectif spécifique, nous avons émis l'hypothèse que les variations dans la densité de population et les facteurs environnementaux affectent les paramètres de la condition corporelle directement par les dépenses en énergie, et indirectement par l'altération de la disponibilité et de la qualité des ressources. Nous prédisons que de manière globale une forte densité de population et des conditions climatiques difficiles affecteront négativement la masse corporelle, les réserves en gras et les réserves en protéines à l'automne. Nous prédisons aussi que l'effet combiné de la densité de population et des facteurs environnementaux aura des conséquences plus prononcées que leurs effets simples respectifs sur la condition corporelle.

Pour le second objectif, nous avons émis l'hypothèse que les variations de la densité de population et les facteurs environnementaux affectent les paramètres de l'effort reproducteur via leur influence sur la condition corporelle. Nous prédisons que de manière globale une forte densité de population et des conditions

climatiques difficiles affecteront négativement la taille de la portée, retarderont la primiparité et devanceront la sénescence reproductive. Nous prédisons aussi que l'effet combiné de la densité de population et des facteurs environnementaux aura des conséquences plus prononcées que leurs effets simples respectifs sur l'effort reproducteur.

Pour le troisième objectif, nous avons émis l'hypothèse que la variation dans l'allocation des ressources à l'effort reproducteur se répercute sur la condition corporelle post-reproductive. Nous prédisons que l'effet combiné de la taille de la portée et de la lactation aura une influence négative sur les trois paramètres de la condition corporelle, soit la masse corporelle, les réserves en gras et les réserves en protéines.

Approche méthodologique

Pour répondre aux objectifs de mon projet, nous avons utilisé une approche par corrélations phénotypiques. Ce projet de maîtrise s'appuie sur la première base de données biodémographiques à long terme chez le cerf de Virginie. Les données proviennent de mesures récoltées sur des individus abattus dans cinq zones de chasse, durant une période de 13 ans (septembre–décembre; 2002–2014). Bien que tous les segments de la population aient été suivis chaque année, nous avons mis l'emphase sur l'utilisation des données recueillies sur les femelles adultes, c'est-à-dire de plus de deux ans. Entre 169 et 392 cerfs/an ont été mesurés et en moyenne 136 paires d'ovaires/an ont été récoltées. La prise de données ponctuelles sur différents individus abattus à la chasse sportive a mené à une étude transversale. Ce type de données a permis d'obtenir de l'information détaillée sur la reproduction et la condition corporelle, telle la mesure des changements dans les réserves corporelles et la masse musculaire, qui ont un rôle déterminant sur les stratégies biodémographiques (Chan-McLeod *et al.* 1995). Ce suivi à long terme a donc permis d'étudier les variations spatiotemporelles dans les changements des traits biodémographiques.

L'évaluation de la condition corporelle

Nous avons estimé la condition corporelle de chaque femelle à l'intérieur de 48 heures après son abattage. Pour chacune de ces femelles, nous avons prélevé les incisives afin de déterminer leur âge via le décompte des anneaux de croissance (Hamlin *et al.* 2000). Nous avons utilisé la masse corporelle éviscérée comme un indice global de la condition corporelle. Nous avons extrait le muscle péronier de la patte arrière droite de chaque individu et avons utilisé sa masse humide comme un indice de réserves en protéines (Crête *et al.* 1993, Taillon *et al.* 2011). Enfin, nous avons mesuré l'épaisseur de gras sous-cutané du fessier et l'avons utilisée comme indice de réserves de gras (Simard *et al.* 2014a).

L'évaluation de l'effort reproducteur

Nous avons estimé l'effort reproducteur des femelles à partir de cicatrices dans les ovaires et du statut de lactation. D'une part, nous avons pu déterminer le statut reproducteur des individus à l'automne précédent grâce aux structures laissées par les corps lutéaux en régression dans les ovaires (Langvatn *et al.* 1994). Ces structures nous ont aussi permis de différencier les femelles primipares des femelles multipares (Simard *et al.* 2014b). D'autre part, les guides de chasse et les chasseurs ont déterminé le statut de lactation lors de l'éviscération, en s'appuyant sur la présence ou l'absence de lait dans les mamelles ou le pis (Noble & Hurley 1999).