

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS ET REMERCIEMENTS	ii
RÉSUMÉ	iv
CHAPITRE I - Introduction générale	8
1.1 Mise en contexte	8
1.2- Synthèse des connaissances.....	10
1.2.1 Besoins nutritionnels	12
1.2.2 Composition des végétaux	14
1.2.3 Variations annuelles du contenu des plantes	17
1.3- Objectifs.....	18
CHAPITRE 2 - MANUSCRIT: Are feeding preferences of white-tailed deer related to plant constituents?	19
ABSTRACT	19
INTRODUCTION	20
METHODS.....	23
STUDY SITE.....	23
ANIMALS	23
ESTIMATING PREFERENCES.....	24
FORAGE ANALYSES.....	25
STATISTICAL ANALYSES	26
RESULTS	27
PLANT SPECIES PREFERENCES.....	27
LINKING PLANT PREFERENCES TO CHEMICAL CONTENT.....	28
DISCUSSION	29
ACKNOWLEDGEMENTS	34

CONCLUSION GÉNÉRALE.....	41
3.1 Préférences générales.....	42
3.2 Synthèse	44
3.3 Avenues de recherche	46
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE	47
ANNEXE I – Tests de préférence hivernaux.....	60

LISTE DES TABLEAUX

Table I.	Preference index and rank (rk), NDF, ADF, ADL, CP, bovine serum albumin (BSA), and DMD of forage offered to white-tailed deer in cafeteria feeding trials conducted in 2004 and 2005. Blank spaces are plants differing in trials between years. Forage content data are in percent of dry mass.	35
Table II.	Mean content of neutral-detergent fibre (NDF), acid-detergent fibre (ADF), acid-detergent lignin (ADL), crude protein (CP), and dry-matter digestibility (DMD) of cultivated (C) and native (N) plants offered in cafeteria-trials to white-tailed deer from June to August 2005. Bold means of constituents are significantly different ($p < 0.05$).	38
Table III.	Akaike criteria (AIC_c), delta AIC (Δ_{AIC}), and AIC weight (Wght) of all models tested. Forage constituents are the independent variables and preference index is the dependent variable. Bold AIC_c , Δ_{AIC} , and Wght are best models; bold Δ_{AIC} only are alternative models ($\Delta_{AIC} \leq 2$). Dashes are missing data.	39

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Mise en contexte

Entre la période de colonisation européenne et la fin du 19^e siècle, l'exploitation commerciale et privée du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) a pratiquement extirpé l'espèce des forêts de l'est de l'Amérique du Nord (Horsley *et al.* 2003, Côté *et al.* 2004). Par la suite, des changements extensifs du milieu sont venus créer des conditions favorables au rétablissement des populations de cerfs de Virginie. Les coupes forestières et le développement des activités agricoles ont fait augmenter substantiellement la quantité de nourriture disponible pour l'espèce (Côté *et al.* 2004). Enfin, au cours du 20^e siècle, la diminution d'abondance des prédateurs, synchronisée avec l'adoption de lois pour protéger le cerf, ont provoqué une explosion démographique de l'espèce (Waller et Alverson 1997, Horsley *et al.* 2003). Dans de nombreux états américains, les inquiétudes liées à la disparition du cerf ont été remplacées par des problèmes de surabondance (Healy *et al.* 1997, Crête et Daigle 1999).

Au sud du Québec au cours du dernier siècle, sensiblement les mêmes facteurs ont engendré l'expansion de l'aire de répartition des cerfs vers des sites plus nordiques auparavant inoccupés (Huot *et al.* 1984). Plus récemment, les changements climatiques globaux, traduit principalement par des hivers moins rigoureux (Potvin 1994), ont pour effet d'accroître la survie des cerfs. Dans certaines régions du Québec où le cerf se trouve à la limite nord de son aire de répartition, l'augmentation récente d'abondance pourrait avoir

un impact important sur le maintien de l'intégrité des écosystèmes forestiers comme c'est le cas plus au sud au Québec (Richer *et al.* 2005), ou aux États-Unis (Horsley *et al.* 2003). En effet, il a été mis en évidence que des populations de cerf à haute densité peuvent causer de nombreux impacts négatifs sur la végétation, particulièrement sur la régénération forestière (Tilghman 1989, Rooney et Waller 2003, Boucher *et al.* 2004) et les espèces végétales menacées (Balgooyen et Waller 1995, Crête *et al.* 2001, Horsley *et al.* 2003). Puisqu'il préfère certaines espèces pour son alimentation et en évite d'autres, et comme certaines plantes peuvent compenser pour l'herbivorie tandis que d'autres sont plus sensibles, le cerf peut altérer la capacité de compétition de certaines plantes au sein d'une communauté (Rooney et Waller 2003, Côté *et al.* 2004). Ainsi, il a été suggéré que le cerf peut modifier le devenir d'un peuplement forestier vers un état stable, plus pauvre en ce qui a trait à la biodiversité, sans possibilité de retour vers l'état naturel (Stromayer et Warren 1997). Lors d'une revue de littérature, Crête *et al.* (2001) ont dénombré 66 espèces herbacées et 35 espèces ligneuses rapportées comme étant négativement affectées par le broutement du cerf de Virginie contre seulement quatre espèces herbacées et trois espèces ligneuses positivement affectées. Miller *et al.* (1992) ont quant à eux rapporté de l'herbivorie par le cerf sur 98 espèces de plantes rares. Le broutement peut donc causer la raréfaction de plusieurs espèces. Les effets nets d'une densité croissante de cerfs de Virginie sont une réduction locale de diversité et une altération de la composition de la communauté végétale (Horsley *et al.* 2003).

Par ailleurs, à forte densité, le cerf affecte aussi les milieux agricoles. Dans plusieurs régions américaines, les plantes agricoles font partie intégrante de l'alimentation du cerf, ce qui cause des dommages importants aux cultures (Nixon *et al.* 1991). Richer *et al.* (2005)

ont démontré que le broutement des cerfs de Virginie pouvait provoquer une perte annuelle de rendement de 12 à 14 % dans les champs de foin du sud du Québec. L'utilisation régulière des milieux agricoles par le cerf de Virginie est une réalité relativement jeune au Québec (Gosselin 1994), mais elle fait déjà partie des préoccupations importantes pour les gestionnaires de la faune (Rouleau *et al.* 2002). Cela souligne l'importance de déterminer quelles sont les raisons qui poussent les cerfs à fréquenter ces milieux agricoles. Les récentes études menées au Québec suggèrent que le milieu agricole serait utilisé en réponse à la pauvreté du milieu forestier apparaissant à la suite du broutement intensif des cerfs en forêt (Rouleau 2001, Lesage *et al.* 2002, Daigle *et al.* 2004). Or, les travaux menés aux États-Unis suggèrent que les cerfs préfèrent les plantes agricoles à la végétation forestière (Nixon *et al.* 1991).

Dans ce contexte, la connaissance des mécanismes de sélection alimentaire est fondamentale pour la compréhension des interactions écologiques entre le cerf de Virginie et son habitat.

1.2- Synthèse des connaissances

Avant tout, une distinction doit être faite entre sélection, préférence et utilisation. La sélection alimentaire est ce que l'animal fait comme choix de nourriture en fonction de la disponibilité dans l'habitat. Les préférences alimentaires correspondent à ce que l'animal exprime dans une complète liberté de choix, *i.e.* lorsque la nourriture est offerte à disponibilité égale (Rodgers 1990). Les préférences se reflètent dans la sélection par la consommation supérieure d'une source de nourriture par rapport à sa disponibilité dans

l'habitat, ce qu'on appelle l'utilisation, *i.e.* le rapport de consommation vs disponibilité. Pour comprendre la sélection faite par l'animal qui engendre une utilisation supérieure ou inférieure, il faut connaître les préférences alimentaires.

Les mammifères herbivores ne sélectionnent pas leur nourriture de façon aléatoire, mais plutôt en fonction de certains critères (Danell *et al.* 1994) dont la disponibilité de la ressource, les composantes de la nourriture et le risque de prédation associé à la localisation de la nourriture. Ils choisissent aussi les plantes et les parties des plantes qui sont les plus susceptibles de combler leur demande métabolique en nutriments (Verme et Ullrey 1984, Dumont *et al.* 2005). La connaissance des mécanismes de sélection alimentaire est fondamentale pour la compréhension des interactions écologiques entre une espèce et son habitat (Hanley 1997). Le processus de sélection alimentaire détermine autant la quantité que la qualité alimentaire et ainsi, l'état nutritionnel des individus, leur gestion du temps et de leurs activités, leur condition physiologique, leurs taux de croissance, de reproduction et de survie. La sélection alimentaire détermine aussi quelles plantes sont consommées, où, quand et à quel degré elles le sont (Hanley 1997).

Même s'il est considéré comme un « brouteur » (*i.e. browser en anglais*), le cerf de Virginie se nourrit d'une grande variété d'aliments. À la fin du printemps et pendant l'été, le cerf se nourrit surtout de plantes herbacées, de jeunes graminées, de feuilles d'arbres et d'arbustes (Kolhmann et Risenhoover 1994, Rouleau *et al.* 2002), de fruits et de champignons (Skinner et Telfer 1974). Ces deux derniers éléments prennent davantage d'importance dans le régime alimentaire à l'automne (Crawford 1982, Daigle *et al.* 2004), et s'ajoutent à eux les fruits durs (e.g. glands, noix) lorsqu'ils sont présents (Verme et Ullrey 1984). Dans les régions où s'entremêlent les paysages forestiers et agricoles, le cerf

peut aussi utiliser les champs où il s'alimente principalement de trèfle (*Trifolium* sp.), de luzerne (*Medicago* sp.) et de graminées pendant l'été tandis que le maïs (*Zea mays*) domine à l'automne (Richer *et al.* 2005). Au cours de l'hiver et en début de printemps, le cerf dépend essentiellement des ramilles d'arbres à feuilles décidues et du feuillage de certains conifères (Verme et Ullrey 1984, Dumont *et al.* 1998) dont ils consommeront seulement la jeune partie terminale plus digestible (Dumont *et al.* 2005). Les cerfs utilisent donc plusieurs sources de nourriture, mais ils sélectionnent les plantes et les portions de plantes les plus appropriées à leurs besoins (Verme et Ullrey 1984).

1.2.1 Besoins nutritionnels

Les besoins nutritionnels spécifiques des cerfs varient au cours d'une année (Brown et Doucet 1991). Ces variations restent toutefois encore mal connues. On sait que la demande printanière et estivale en azote ($\text{azote} \times 6,25 = \text{protéines brutes}$ (Robbins 1993)) est élevée pour la période de lactation chez les femelles (Provenza 1995) et pour la croissance en général, surtout chez les jeunes qui ont un besoin relatif (*i.e.* par unité de masse corporelle) plus élevé que les adultes (Provenza 1995). La croissance des bois chez les mâles, bien qu'elle nécessite beaucoup de phosphore et de calcium, requiert aussi des protéines (Asleson *et al.* 1997). Le taux d'ingestion en protéines décline en hiver par rapport à l'été (Parker *et al.* 1999). D'une part, la disponibilité des protéines est très réduite dans la nourriture disponible durant cette période (Hanley 1982). D'autre part, chez les cerfs nordiques, la croissance somatique cesse pendant l'hiver (Suttie et Webster 1995), diminuant ainsi les besoins protéiques (Asleson *et al.* 1996). En hiver, c'est plutôt la demande énergétique qui prime, comme l'ont suggéré les travaux de Berteaux *et al.* (1998)

et ceux de Parker *et al.* (1999). Ces derniers ont observé que les cerfs de Virginie sélectionnaient spécifiquement la nourriture la plus concentrée en énergie digestible pendant l'hiver. Ammann *et al.* (1973) quant à eux ont démontré la capacité des cerfs de Virginie à réguler leur prise d'énergie à un niveau constant à partir d'une diète de digestibilité variable, tandis que Tixier *et al.* (1997) ont démontré une relation positive entre les préférences alimentaires du chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le contenu en sucres solubles (énergie digestible) pendant l'hiver, le printemps et l'été. Chiba *et al.* (1991) ont trouvé que le serow japonais (*Capricornus crispus*) choisit les plantes dont le contenu en sucres est élevé. Pour les autres nutriments, peu de choses sont connues. Hanley (1997) mentionne que les déficiences minérales sont la plupart du temps locales. En général, les écologistes de la nutrition s'entendent pour dire que l'énergie et les protéines sont les nutriments les plus sujets à être limitants (Robbins 1993, Hanley 1997, Spalinger 2000).

Au niveau cellulaire, la demande nutritionnelle des cerfs est essentiellement la même que pour l'humain ou d'autres carnivores ou omnivores (Robbins 1993). Toutefois, les cerfs sont des ruminants avec un estomac composé typique (rumen, réticulum, omasum et abomasum) (Verme et Ullrey 1984). Par conséquent, leur demande nutritionnelle n'est pas seulement comblée par les nutriments de leur nourriture, mais aussi par les nutriments synthétisés par les microorganismes symbiotiques contenus dans leur rumen et leur réticulum (Verme et Ullrey 1984). Cette association leur permet notamment de synthétiser des acides aminés essentiels (Robbins 1993) et des vitamines à partir d'autres composantes de leur alimentation (Spalinger 2000). En plus, leur flore microbienne est efficace à digérer

des constituants végétaux (e.g. cellulose) qui ne seraient normalement pas digérés par un mammifère non-ruminant (Verme et Ullrey 1984, Spalinger 2000).

1.2.2 Composition des végétaux

Les particularités physiques des plantes influencent surtout leur taux de consommation par les cerfs. Les épines, les spicules, la pubescence, l'organisation tridimensionnelle des plantes et la « dilution » de matière vivante à travers la matière sénescence sont des facteurs qui limitent la consommation par les herbivores (Spalinger 2000).

La composition chimique des plantes, reconnue comme principal facteur déterminant le choix alimentaire, influence grandement leur digestibilité, donc la quantité de nutriments que les cerfs peuvent en retirer (Verme et Ullrey 1984). Les tissus végétaux sont composés d'une multitude de composantes chimiques possédant chacune leur propre taux de digestion.

On sépare généralement les composantes cellulaires en deux groupes quant à leur digestibilité: le contenu cellulaire et les parois cellulaires. Les proportions du contenu cellulaire et des parois cellulaires influencent directement la digestibilité (Verme et Ullrey 1984). Le contenu cellulaire, facile à digérer, comprend toutes les composantes de la cellule vivante. Il inclut de l'amidon, des sucres, des protéines, des lipides et des acides nucléiques. Les parois cellulaires, dont la digestion est plus difficile, sont composées principalement de glucides complexes comme la cellulose et l'hemicellulose, et d'autres composés organiques et inorganiques dont les plus importants sont la lignine, la pectine, les protéines des parois cellulaires, la cutine, la subérine et la silice (Robbins 1993, Spalinger 2000). Ces composés peuvent réduire « physiquement » la digestion. La lignine résiste à l'hydrolyse

enzymatique acide chez des êtres vivants de plusieurs niveaux taxinomiques (e.g. les bactéries, les protozoaires et les vertébrés) (Robbins 1993). Elle est donc hautement indigeste. La digestibilité de la pectine varie selon la durée de la fermentation gastro-intestinale, tandis que la cutine et la subérine, bien que légèrement digestibles, peuvent entraver la digestion d'autres polysaccharides disponibles dans la paroi cellulaire. Finalement, malgré son absence dans certains groupes de plantes (dicotylédones), la silice réduit la digestibilité de la paroi cellulaire, augmente l'abrasion des dents et encourage la formation de calculs urinaires (Robbins 1993).

La réduction de la digestion par les composés de la paroi cellulaire est fonction de leur quantité, ce qui leur mérite à juste titre le nom de composés de défense quantitatifs (Spalinger 2000). Danell *et al.* (1994) ont obtenu une forte relation négative entre les préférences alimentaires des caribous (*Rangifer tarandus*) et la teneur en fibres résistantes au détergent acide (ADF) (cellulose, lignine, cutine, subérine), relation obtenue également pour le chevreuil en Europe par Tixier *et al.* (1997) en été et en hiver, pour le cerf rouge en Nouvelle-Zélande par Forsyth *et al.* (2005) au cours de l'été, et pour le serow japonais par Deguchi *et al.* (2001) durant l'automne. Ces composés structuraux jouent donc un rôle important dans la nutrition des cerfs.

1.2.2.1 *Composés secondaires*

Les plantes possèdent également tout un arsenal de composés dits secondaires de faible poids moléculaire qui peuvent interférer avec la croissance, le fonctionnement nerveux et tissulaire, la reproduction et la digestion des organismes qui les ingèrent. Freeland et Jansen (1974) ont démontré que la présence de composés secondaires dans la nourriture peut nuire

à l'animal qui la consomme. Bryant et Kuropat (1980) mentionnent que les herbivores subarctiques tels que la gélinotte huppée (*Bonasa umbellus*), les lièvres (*Lepus americanus* et *L. timidus*), l'orignal (*Alces alces*) et le castor (*Castor canadensis*) ne sélectionneraient pas leur nourriture hivernale en fonction de l'énergie brute ou de nutriments d'importance, mais plutôt pour éviter la consommation de différents composés secondaires. Les trois groupes de composés secondaires les plus courants sont les phénols solubles, les terpènes et les alcaloïdes (Robbins 1993). On les nomme aussi composés de défense qualitatifs, puisque leurs effets ne dépendent pas tant de leur quantité, mais surtout de leur présence ou absence ainsi que de leur degré d'efficacité (Spalinger 2000).

Les tannins font partie du groupe des composés phénoliques solubles, mais sont considérés comme une défense quantitative. Ils agissent en se liant aux protéines et en les rendant indigestes (Spalinger 2000). On les retrouve dans 17 % des plantes annuelles non ligneuses, 14 % des herbacées vivaces, 79 % des vivaces ligneuses décidues et 87 % des vivaces ligneuses à feuilles persistantes (Robbins 1993). Hanley *et al.* (1992) ont démontré une réduction de la digestibilité causée par les tannins chez les ruminants. L'exclusion de certaines plantes ligneuses par quelques ruminants sauvages serait liée à une forte teneur en tannin d'après Owen-Smith et Cooper (1987). Clausen *et al.* (1990) arrivent à des conclusions similaires pour les chèvres (*Capra hircus*).

De nombreux autres composés phénoliques sont présents dans les plantes. Leur détoxification et leur excrétion sont coûteuses en énergie (Spalinger 2000), leur analyse est complexe et spécifique à chacun. Dans le cadre de notre étude, les tannins sont les composés qui nous ont intéressés particulièrement, d'abord parce qu'ils sont les plus susceptibles de se retrouver dans les plantes utilisées, mais aussi puisque leur quantification

est importante dans le calcul de la digestibilité de la matière sèche (dry-matter digestibility (DMD)) élaboré par Robbins *et al.* (1987a).

En somme, les composées secondaires représentent un coût pour les herbivores (McArthur *et al.* 1993). Lorsque l'azote et les micronutriments sont en quantité suffisante, les herbivores généralistes comme les cerfs devraient tenter de maximiser le gain d'énergie tout en minimisant l'ingestion de composés secondaires (Bryant *et al.* 1992).

1.2.3 Variations annuelles du contenu des plantes

Les plantes n'ont pas une composition statique au cours d'une année. Les réserves en nutriments sont fortement cycliques dans les environnements tempérés et arctiques (Owen-Smith 1988). Au printemps, les plantes atteignent leur pic de croissance et de qualité nutritionnelle en peu de temps (Rue III 1978). Les protéines sont abondantes dans les plantes lors de leur croissance ou régénération après coupe, au moment où les procédés anaboliques sont en cours, mais elles se raréfient ensuite avec la maturité croissante des plantes lorsque l'accent est mis sur les composantes des parois cellulaires pour le support structural (Rue III 1978, Robbins 1993, Lesage *et al.* 2000). Ces changements impliquent une augmentation de la teneur en fibres, ce qui diminue la digestibilité de la plante (Verme et Ullrey 1984, Albon et Langvatn 1992, Kolhmann et Risenhoover 1994). À titre d'exemple, dans une plante, le contenu en cellulose peut varier de 2 à 40 % et le contenu en protéine de 5 à 25 % au cours d'une même saison (Maizeret *et al.* 1991, Robbins 1993). En région tempérée, la biomasse totale est la plus élevée en août, mais la qualité nutritionnelle, à quelques exceptions près (Tremblay 1981), a déjà commencé à diminuer à ce moment et continuera à décroître davantage jusqu'à la prochaine saison de croissance (Owen-Smith

1988). Au moment où les cerfs doivent engraisser en prévision de la saison hivernale, notamment en consommant des glucides simples ou des gras végétaux, les plantes ont une qualité nutritionnelle réduite. La sélection alimentaire devient alors un pré-requis pour la survie puisque les nutriments disponibles varient d'une espèce végétale à une autre et d'une partie de plante à une autre, les plus jeunes plantes étant plus nutritives (Hanley 1982).

1.3- Objectifs

L'objectif général de ce projet était de mieux comprendre comment les préférences alimentaires du cerf de Virginie sont influencées par la composition biochimique des plantes. Nous voulions principalement établir le lien entre la composition des plantes (e.g. protéines, énergie, fibres, tannins) et les préférences obtenues à partir de tests de type cafétéria. Nous avons suivi l'évolution de ces préférences sur les quatre saisons pour bien considérer les changements dans la composition des plantes et aussi ceux au niveau de la demande physiologique du cerf en fonction de la période de l'année. Nous avons également considéré des plantes d'origines agricoles et forestières afin de mieux comprendre l'utilisation de ces milieux.

CHAPITRE 2

MANUSCRIT

ARE FEEDING PREFERENCES OF WHITE-TAILED DEER RELATED TO PLANT CONSTITUENTS?

Dostaler, Simon, Département de biologie, chimie et géographie and Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, G5L 3A1, Canada.

Ouellet, Jean-Pierre, Département de biologie, chimie et géographie and Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, G5L 3A1, Canada.

Côté, Steeve D., Département de biologie and Centre d'études nordiques, Université Laval, Sainte-Foy, Québec, G1K 7P4, Canada.

ABSTRACT

Controlled feeding experiments can provide valuable insights into resource selection by herbivores. We conducted cafeteria trials on captive white-tailed deer (Odocoileus virginianus) in 2004 and 2005 to determine feeding preferences in relation to plant chemical constituents, *i.e.* nitrogen, fibres and tannins. Eight species of cultivated and wild plants were offered in monthly foraging trials conducted from June to October. We predicted that species preferences should be positively related to protein content from June to August and to digestible energy in September and October. In addition, deer should avoid plants with high tannin content. The best predictive models we obtained always included a single plant constituent. Crude protein, estimated from nitrogen content, was

mostly positively related to feeding preferences in June, July and October, but some good models for other plant constituents were also obtained in these months. Feeding preferences were also positively related to plant digestibility in summer, possibly because most plants satisfied protein requirements during that period. Preferences were negatively related to fibre content in August and September. Our models indicated specific needs at certain periods, and although models including more than one plant constituent should reflect a plurality of requirements, and hence should be more realistic in expressing the complexity of diet choice, none of these models were selected in our study. Our results indicate that in order to improve our understanding of resource selection by herbivores, researchers should consider temporal and geographical plant constituent variability.

Key words: cafeteria trial, feeding preferences, fibres, forage, nutrition, protein, white-tailed deer.

INTRODUCTION

Nutrient acquisition is a major constraint for large herbivores living in heterogeneous and fluctuating environments. Plant species differ greatly in nutrient content (Cowan et al. 1970), as do different parts of plants (Blair et al. 1977). Although an animal could simply consume plants according to availability, it is generally accepted that the diet of most large herbivores contains a higher concentration of nutrients and a lower concentration of toxins than the average of what is available (Bryant et al. 1992, Bergvall & Leimar 2005). Large herbivores therefore do not habitually feed randomly (McArthur et al. 1993, Danell et al. 1994) but select plants and plant parts that best satisfy metabolic requirements (Verme & Ullrey 1984, Dumont et al. 2005).

Nutrient requirements include water, minerals, vitamins, essential fatty acids, energy and nitrogen, which is converted to protein (Verme & Ullrey 1984). Energy and protein are recognized as the most limiting nutrients for large herbivores (Robbins 1993, Spalinger 2000). Proteins are utilized for growth and reproduction while energy is required for metabolism and thermoregulation (Robbins 1993). Micro-organisms in the rumen-reticulum of ruminants ferment complex carbohydrates (cellulose and hemicellulose) to produce fatty acids that are absorbed and used for energy and fat accumulation. In addition, micro-organisms convert non-protein nitrogen compounds to amino acids (Verme & Ullrey 1984). Most herbivores tend to avoid certain plant constituents such as lignin, which significantly reduces cell wall digestibility, as well as secondary plant compounds such as soluble phenolics, alkaloids and terpenoids that are toxic or reduce the digestibility of certain plant constituents (Robbins 1993, Sauvé & Côté 2007).

Feeding habits of large herbivores have generally been assessed by rumen or fecal content analyses, browse survey or direct observation. These methods usually give biased estimates of food preference because of the effect of differential plant availability (Verme & Ullrey 1984). Herbaceous material with low fibre content decomposes rapidly in the rumen and is subsequently difficult to identify, especially in feces, and so is often underestimated compared to more slowly decomposing material (Skinner & Telfer 1974). Direct observation tends to underestimate preference for small herbaceous plants (Crawford 1982), except when the observer is very close to the animal (Parker *et al.* 1999). To determine whether there is a chemical basis to food choice, preferences must be established under equal food availability (Danell *et al.* 1994). Cafeteria-type feeding trials thus control for most of the above factors. Trials also eliminate competition and predation (Stephens &

Krebs 1986, Scott & Provenza 2000), which can influence preference through interruption of foraging bouts.

Most studies on plant preferences of herbivores have been limited to a short time-period (McArthur et al. 1993, Danell et al. 1994) while nutrient requirements (Brown & Doucet 1991) as well as plant composition and availability vary throughout the year (Hudson 1987, Lesage et al. 2000, Duncan et al. 2005). Studying feeding preferences for an extended period can improve our understanding of how nutritional requirements change over time. This knowledge is of prime importance in studying the links between an animal, its food and its habitat (Hanley 1997), and therefore is essential to efficient resource management (Mautz et al. 1976, Varner & Hugues 1991).

In North America, high population density of white-tailed deer (Odocoileus virginianus) causes severe damages to tree regeneration (Tilghman 1989, Rooney & Waller 2003, Boucher et al. 2004), decrease survival of preferred plant species (Balgooyen & Waller 1995, Crête et al. 2001, Horsley et al. 2003, Côté et al. 2004) and damage agricultural crops (Nixon et al. 1991, Richer et al. 2005). For these reasons, deer are often considered a nuisance and there is growing concern regarding the feeding habits of this species.

Our objective was to determine feeding preferences of white-tailed deer during the growing season using cafeteria-trial experiments. We hypothesized that feeding preferences should be related to chemical constituents of forage and that these relationships should be linked to specific needs, which vary seasonally. Northern deer gain mass during summer and fall, deposit fat during fall, then catabolize fat reserves and lose mass through winter and spring (DelGiucide et al. 1992). Because of the protein requirements for growth (Asleson et al. 1997), we predicted that high protein content should be selected during spring and summer

(June to August), whereas high energy content should be selected to encourage fat accumulation during fall (September and October). Plants with high tannin content should be avoided year round. This avoidance should be observable through the reduction of overall dry matter digestibility (DMD) caused by tannins (Robbins *et al.* 1987a), rather than through a direct negative relationship between preference and tannin content.

METHODS

STUDY SITE

We conducted our study at a captive facility in Saint Valérien, near Rimouski (68°4' W, 48°2' N), Quebec, Canada. The experimental site included three small pens of 50 m² each and an adjacent building. A feeder divided into eight trays was located in one small pen where trials were conducted while the other two pens were used to isolate the rest of the deer during the trial. These small pens were located beside a larger forested enclosure (2 ha) where deer were kept between each series of trials. Deer were provided *ad libitum* with hay, a commercial diet of oat pellets (29.8 % neutral detergent fibre (NDF), 7.5 % acid detergent fibre (ADF), 2.3 % acid detergent lignin (ADL), 11.7 % crude protein (CP) and 80.4 % DMD), water, and a salt block. Deer also had access to natural forage while in the forested enclosure. All feeding trials were recorded on videotape at 4 m distance and observed from inside the building, thus minimizing human disturbance.

ANIMALS

We used three yearlings from June to October 2004 and five yearlings from June to October 2005. All deer had been raised by their mother in a 10-ha enclosure from birth in

May-June to November, when they were moved for winter to the 2-ha enclosure described above.

ESTIMATING PREFERENCES

We performed cafeteria-type trials to estimate feeding preferences during the first two weeks of each month from June to October in 2004-2005. We conducted five trials per deer each month in 2004 and four trials per deer each month in 2005. We placed 40 g of each plant species, separately and in random order, into the eight compartments of the feeder. Plants were picked daily and given fresh. We trimmed the plants to eliminate structural differences between species. Each trial was divided into three periods of 25 min and the remaining material was weighed at the end of each period. Plants were immediately replaced in the feeding trough after weighing. If the deer completely ingested two species during the first or second 25 min period, we interrupted the trial and weighed the remaining plants. In this case, the time remaining was added to the third period to keep total time at 75 min. Because feeding rates varied between deer, we adopted this procedure in order to calculate a preference index.

Trials included 13 naturally-available native plants: Acer spicatum, Clintonia borealis, Cornus stolonifera, Epilobium angustifolium, Maianthemum canadense, Rubus idaeus, Sambucus pubens, Taraxacum officinale, Trillium cernuum; and four cultivated plants: Medicago sativa, Trifolium pratense, Gallium mollugo, Hordeum vulgare. All these plants were known to be part of the diet of wild white-tailed deer in the study area (Rouleau et al. 2002, Lesage et al. 2000) and were available near the experimental site. We used eight plant species per trial and some species were substituted between months if plants became less abundant due to their phenology (e.g. M. canadense). Four species used in 2004 (E.

angustifolium, G. mollugo, H. vulgare and T. cernuum) were replaced by two new species in 2005 (A. spicatum and C. stolonifera), either because we wished to extend the range of plant chemical constituents or because the plant was difficult to find in sufficient quantity. In order to habituate deer to the experimental plants, we fed the entire group of animals with the plants to be tested in addition to the regular chow for four days preceding the beginning of trials. Deer were fasted two hours prior to trials to insure appetite.

We used a preference index based on the area under the curve, adapted from Rodgers (1990). To calculate the index, we plotted the percentage of each species consumed in a trial (Y-axis) against time at each weighing (X-axis), i.e. at 0, 25, 50 and 75 min, unless the trial had been interrupted. The curve thus obtained for each plant species was divided horizontally (on the X-axis) into one triangle and two quadrilaterals, from which we calculated the area using basic geometry. The eight species for each trial were compared by dividing each species area by the greatest area, to obtain an index ranging between 0 and 1. A mean preference index for each plant species was then calculated for each deer for the 4 or 5 replicates per month. Finally, indices of all deer were averaged into an overall index for each plant species for a given month. To receive a high monthly index of preference, a plant therefore had to be preferred by the majority of deer within the same series of trials.

FORAGE ANALYSES

Fresh plant samples were collected simultaneously with those given in the trials, and were dried for 48 h at 40°C and ground through a 20-mesh screen with a Wiley Mill. We determined the fibre content (NDF, ADF and ADL) of two replicates with the automated acid detergent method (ANKOM²⁰⁰ fibre analyzer, Ankom Technology, Fairport, NY). We used sodium sulfite in the analysis for tannin-containing forbs and shrub leaves but not for

grasses, agricultural plants and browse stems (Hanley *et al.* 1992). Nitrogen content was evaluated using total Kjeldahl nitrogen and the flow injection method (Parkinson & Allen 1975, Quikchem Method 13-107-06-2-D; Quikchem 4000, Lachat Instruments, Milwaukee, WI). Estimates of CP content were obtained by multiplying nitrogen content by 6.25 (Robbins 1993).

In 2005, we used the blue Bovine Serum Albumin (BSA) method to determine protein precipitating capacity of condensed tannins (Asquith and Butler 1985), which give an indication of condensed tannin content of a plant species. We extracted tannins from freeze-dried samples in aqueous methanol (50 %) with a polytron homogenizer as described by Torti *et al.* (1995).

DMD was calculated in 2005 using the summative equation of Robbins *et al.* (1987a):

$$\text{DMD} = [(0.9231e^{-0.0451X} - 0.03 Z) (\text{NDF})] + [(-16.03 + 1.02 \text{NDS}) - 2.8 P]$$

where X = lignin + cutin content of NDF (ADL), in %;

Z = biogenic silica content of grasses, in %, considered 0 in our case;

NDF = neutral detergent fibre, in %;

NDS = neutral detergent solubles (100-NDF), in %; and

P = reduction in protein digestion caused by tannins, in %, calculated from BSA precipitation (see Robbins *et al.* 1987b).

CP, NDF, ADF, ADL, DMD and tannins were expressed as percentage dry matter.

STATISTICAL ANALYSES

Two-sample t tests were performed to determine if there were any significant differences ($p < 0.05$) of content (NDF, ADF, ADL, CP, DMD) between native plants and cultivated plants for each month where trials were conducted.

We examined the relationships between independent variables using Pearson's correlations. We did not use correlated variables (i.e. $p = 0.05$, $n = 8$: $0.622 > r > -0.622$) in the same multiple regressions within a month. Thus, independent variables appearing in models varied from one month to another. The calculation of DMD was based on NDF and ADL, so DMD was never used in the same models as NDF or ADL. No tannin analyses were performed in 2004. Since the protein precipitating capacity of tannins is required for the calculation of DMD (Robbins et al. 1987a), DMD estimates were not available for 2004. Akaike's information criterion (AIC_c) corrected for small samples (Hurvich & Tsai 1989, 1995) was calculated for all models (one or several plant constituents) and used to select the best model to explain the index of preference. For each month, we compared similar models in both years. Individual AIC_c values contain arbitrary constants and are greatly affected by sample size (Burnham & Anderson 2004), so AIC_c were rescaled using Δ_{AIC} , which compares each model to the best model. Models with $\Delta_{AIC} \leq 2$ are accepted as alternative models (Burnham & Anderson 2004). Finally, we normalized the model likelihood by calculating Akaike weights (w_i), which give the probability that the selected model is the best among those compared (Burnham & Anderson 2004). Statistical analyses were performed using Systat 11 (SYSTAT Software Inc. 2004).

RESULTS

PLANT SPECIES PREFERENCES

Most of the plant species offered in our trial were consumed to a certain degree, but some species were almost always completely eaten and others completely avoided. The order of

preference of plant species differed between years, however the most preferred species were often the same in both years (Table I). In June, R. idaeus was the most preferred plant in 2004 and 2005 while respectively, T. officinale and A. spicatum were ranked second. In July, T. officinale was most preferred in 2004 and second in 2005. A. spicatum was absent from trials in 2004 but was the most preferred species in July 2005. M. sativa and T. officinale were preferred in August 2004 and 2005, respectively, just ahead of S. pubens and A. spicatum. T. pratense was the preferred species in September and October 2004, while A. spicatum and M. sativa were preferred in September and October 2005, closely followed by T. officinale and S. pubens. Several changes in preference order occurred for lower ranked plant species. There was no clear avoidance of the remaining species, except for H. vulgare and G. mollugo.

No differences between native and cultivated plants appeared in 2004 regarding their chemical content. Some differences were observed in 2005. Compared to native plants, cultivated plants were less digestible (lower DMD) in June, contained more ADL in June and August, and contained more CP in August, September and October (Table II).

LINKING PLANT PREFERENCES TO CHEMICAL CONTENT

Best preference models included only one plant constituent each month in both years (Table III). We obtained a positive relationship between plant CP content and preference index in June 2004, July 2004-2005, September 2005, October 2004-2005. There were also negative tendencies for preference based on ADF and ADL in October 2004 and on NDF in October 2005. In June 2005, the preference index was positively related to DMD and negatively with NDF, ADF or ADL ($\Delta_{AIC} \leq 2$). In July 2005, preference was negatively

related to CP and negative relationships with NDF and ADF were also good models. In August of both years, we obtained a negative relationship between preference and NDF. In August 2004, preference was also positively related to CP and in August 2005, negatively to ADF and ADL, and positively to DMD. In September 2004, the best model was a negative relationship with ADF with an alternative model negatively related to NDF, while a positive relationship with ADL was the best model in 2005, although four other models (NDF, ADF, CP, and DMD) were equivalent (Table III).

DISCUSSION

Deer feeding-preference indices varied according to plant constituents for each month tested from June to October. In accordance with many studies on feeding preferences of ruminants (Danell *et al.* 1994, Tixier *et al.* 1997, Deguchi *et al.* 2001), most of the relationships observed were either positively related to CP or DMD, or negatively related to fibres (NDF, ADF, ADL). When CP was our best model, competing models were negatively related to fibres. Inversely, when the best model was negatively related to fibres or positively related to digestibility, CP was often the competing model. Energy, as evidenced by digestibility, and protein demands are therefore likely intimately associated. Protein requirements need to be met simultaneously with energy requirements; dietary protein content should increase as the available energy content increases (Robbins 1993). The ratio of digestible energy to nitrogen in forage is important because it affects the efficiency of rumen micro-organisms (Van Soest 1994). Greatest utilization of protein occurs when soluble carbohydrates are readily available (Church 1975). Elk (*Cervus elaphus*) appear to be a species that regulates intake of both protein and energy. Elk forage

in patches that correlate with short-term rates of digestible protein intake (Langvatn & Hanley 1993) as well as daily rates of energy intake (Wilmhurst & Fryxell 1995, Wilmhurst et al. 1995). In our case, we cannot comment on intake regulation, but protein and energy were in relatively high quantity, so they probably did not limit each other. This may explain why both constituents were prevalent in our models.

Species rich in protein were preferred as predicted. Preference was positively related to CP in June 2004 and in July and October of both years. In June, plants are just beginning to grow and are therefore rich in CP (Robbins 1993). The lowest CP content measured at this time was 13.8 % (C. borealis), which was near the range of 14-18 % CP proposed for maximum growth of deer (French et al. 1956, Magruder et al. 1957). If most plants contain sufficient CP for maximum growth, preferences could then have been related to another nutrient, as in June 2005, where a positive relationship with DMD and negative relationship with fibres was obtained, indicating preference for highly digestible plants. Digestibility is also high among all plants in spring and tends to diminish during the growing season as more emphasis is placed on structural support of the plant (fibres) (Robbins 1993). Considering this difference between years, and the fact that both protein content and digestibility were high, we could also state that no true preferences were detectable in June. Selection has been reported to be less important when all forages are abundant and rich in nutrients (Weckerly & Kennedy 1992).

A positive relationship with CP was also obtained in July 2004, but a negative trend appeared in 2005 while other models were equivalent, i.e. a negative relationships with NDF and ADF. At a time when growth is of prime importance, especially for yearlings, proteins should not be avoided. Considering the high levels of CP in the plant species

(≥ 11.8 % CP) used in July 2005 and the high preference index obtained by all plants (the lowest being 0.614 for *T. pratense*), protein was in fact not avoided. The other good models obtained for July 2005 are probably more appropriate to explain preferences and they are in agreement with those of other studies on herbivores, which found that as the quantity of fibres increased, preference decreased (Chiba *et al.* 1991, Forsyth *et al.* 2005). A negative relationship with NDF indicates a choice toward highly digestible plants. NDF is a major determinant of plant digestibility (Robbins *et al.* 1987a). Neutral detergent solubles (NDS = 100-NDF), *i.e.* cell solubles, are approximately 98 % digestible in the ruminant's digestive tract (Van Soest 1967). Low ADF values indicate that forage has the potential to be both high in energy content and more digestible (Wambolt 2004). ADF is mainly a measure of cellulose and lignin content (Van Soest & Wine 1967), the latter being resistant to enzymatic and acid hydrolysis by bacteria, protozoa and vertebrates and is therefore largely indigestible (Robbins 1993). Likely, selection for energy, evidenced here by fibre avoidance (NDF, ADF) proposed in the competing models, could have generated an inconsistent relationship between feeding preferences and CP content in July 2005.

Later in the season, negative relationships with fibre was obtained as the best model in August of both years and September 2004, in accordance with our prediction, while all models with a single parameter were equivalent and weak in September 2005. White-tailed deer start to accumulate fat for winter at this time and thus they require carbohydrates to produce fatty acids (Verme & Ullrey 1984, DelGiucide *et al.* 1992). We also expected energy levels to determine feeding preferences in October, for the same reasons as in August and September, but the best models were instead positively related to CP levels. At this time of year, plant species have started to decline in nutritive quality (this study,

Hudson 1987). Plant species preferred in October had much higher CP contents (four most preferred plant species, mean CP: 20.5 %; four least preferred plant species, mean CP: 9.6 %). Since the other plant constituents had not started to decline as compared with September, deer may have been taking advantage of the opportunity to consume plants rich in protein without influencing the intake of other nutrients. This may be particularly important for growing deer, such as those used in this study. Dietary protein levels below 9 % results in poor fawn growth (Thompson et al. 1973); deer fawns fed a 16 % protein diet from October to March had greater antler growth than those fed a 7 % protein diet (Ullrey 1983); and Asleson et al. (1997) obtained increased body growth in a group of deer fed with a high protein diet starting in March compared with deer fed the same diet beginning one month later. It seems thus that high protein diets can positively influence growth even in the non-growing season.

Condensed tannins were predicted to influence feeding choice because tannins can reduce the digestibility of CP and decrease DMD (Robbins et al. 1987a, b, MacArthur et al. 1993), but tannins were not avoided. Most of the plant species we tested did not show detectable levels of condensed tannins and the few species containing tannins had levels comparable to those in other studies (Shipley & Felicetti 2002) or lower (Robbins et al. 1987a, MacArthur et al. 1993). Deer appeared not negatively affected by tannins in our study.

Protein and energy seemed to be the most important constituents in determining the observed preferences, but other constituents may also be of importance as competing models were sometimes almost equally good. Nutrient requirements are multiple, so feeding-preference models including multiple variables are likely more realistic than a single-variable model. However, our results do not support this view. Models with multiple

variables did not result in good scores possibly because AIC_c penalizes for the addition of factors.

Cultivated plants had different nutrient content than native plants during some periods in 2005. In June, cultivated plants (M. sativa, T. pratense) had lower DMD, were ranked 7th and 6th in the trials, respectively, and the best model obtained was a positive relationship with DMD. In October, cultivated plants had higher CP content, were ranked 1st and 4th, and the best model was positively related to CP. However, from July to September, neither differences in content observed between cultivated and native plants nor their ranking in the trials were consistent with the best models obtained. In the United States, results from studies suggest that deer prefer cultivated plants (Nixon et al. 1991). Based on our results, obtained with equal quantity and limited stress, cultivated plants may be preferred to native plants if they offer a nutritional advantage to deer (e.g. higher CP content, lower tannin content), but inversely, they may not be preferred if they offer less (lower DMD). In the wild, it is unlikely that deer will expose themselves in open areas without reason. Foraging in the open is risky for white-tailed deer, and given a choice, they tend to avoid fields (Rouleau et al. 2002). The use of cultivated fields by white-tailed deer results mostly from the scarcity of natural forage in woodlots rather than from a preference for such habitat (Rouleau 2001, Lesage et al. 2002, Daigle et al. 2004). Deer can use woodlots to forage and rest during the day and move to cultivated fields at night, or modify their centre of activity when cultivated plants mature (Vercauteren & Hygnstrom 1998), but nutritional reasons (e.g. food scarcity in surrounding areas and/or nutritional advantage) underlie the “decision” to forage in open habitat.



Herbivores should sample plant species throughout the year to determine which ones correspond to their needs. In addition, plant composition is variable over time (Lesage *et al.* 2000, Duncan *et al.* 2005), so sampling determines when a plant should be used (Scott & Provenza 2000). Hence, it is unlikely that a single plant species or plant component can be the sole driving force of foraging choices. Our results highlight the need to account for the variability of plant constituents in time and space if we hope to obtain a more complete understanding of resource selection by herbivores. At certain times of year, herbivores at high density can exert great pressure on vegetation and damage can implicate numerous species in the case of a generalist feeder (Millet *et al.* 1992). When cultivated fields and woodlots coexist in an area, both can suffer from overbrowsing (Deguchi *et al.* 2001, Rooney & Waller 2003, Daigle *et al.* 2005). In the case of a game species like the white-tailed deer, adjusting hunting quotas (number permits or sex ratio) is simpler and cheaper than trying to restrict access to some habitats. Keeping population density at an acceptable level can prevent important crop losses and preserve the biomass and biodiversity of forested habitat.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank F. Voyer for permission to use his facilities and animals. F. Voyer and J.-F. Therrien assisted with fieldwork. We are also indebted to G. Picard, S. Hamel, D. Bérubé and J. Coudé for advice and help with laboratory analyses. J. Huot provided useful comments on this manuscript and writing was revised by W. King. Our research was supported by the Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT-Équipe).

Table I. Preference index and rank (rk), NDF, ADF, ADL, CP, bovine serum albumin (BSA), and DMD of forage offered to white-tailed deer in cafeteria feeding trials conducted in 2004 and 2005. Blank spaces are plants differing in trials between years. Forage content data are in percent of dry mass.

	Forage	2004 ¹					2005						
		Index ² (rk)	NDF	ADF	ADL	CP	Index ² (rk)	NDF	ADF	ADL	CP	BSA ³	DMD
June	<i>A. spicatum</i>						0.906 (2)	17.5	14.4	5.3	21.0	0.053	80.7
	<i>C. borealis</i>	0.317 (7)	25.8	-	-	13.8	0.706 (4)	31.8	22.7	11.0	14.7	0.000	71.4
	<i>M. canadense</i>	0.483 (6)	19.1	16.6	3.9	14.3	0.763 (3)	24.3	17.3	10.5	14.0	0.000	75.1
	<i>M. sativa</i>	0.880 (3)	20.4	14.7	5.0	28.3	0.582 (7)	26.3	21.4	11.5	32.0	0.000	73.6
	<i>R. idaeus</i>	1.000 (1)	22.5	14.0	11.6	25.5	1.000 (1)	28.3	18.8	7.2	24.0	0.043	75.9
	<i>S. pubens</i>	0.593 (5)	19.0	14.9	10.4	24.1	0.211 (8)	36.6	26.2	18.4	31.9	0.000	63.3
	<i>T. officinale</i>	0.902 (2)	20.0	-	-	15.9	0.689 (5)	24.1	22.4	13.1	18.6	0.000	73.7
	<i>T. pratense</i>	0.787 (4)	20.9	-	-	22.0	0.620 (6)	24.4	17.1	4.0	25.3	0.000	79.9
	<i>T. cernuum</i>	0.307 (8)	17.2	-	-	20.5							
July	<i>A. spicatum</i>						1.000 (1)	18.0	11.6	5.3	11.8	0.094	80.4
	<i>C. borealis</i>	0.242 (6)	35.5	24.7	7.5	9.9	0.780 (3)	32.5	24.3	3.3	12.4	0.000	78.7
	<i>C. stolonifera</i>						0.743 (4)	19.8	12.9	4.2	16.5	0.057	80.7
	<i>G. mollugo</i>	0.152 (8)	34.7	28.9	20.5	12.3							
	<i>M. canadense</i>	0.202 (7)	25.2	20.5	5.1	10.2							
	<i>M. sativa</i>	0.922 (3)	27.6	20.1	6.4	18.6	0.618 (7)	24.0	17.8	6.2	25.6	0.000	78.3
	<i>R. idaeus</i>	0.906 (5)	28.8	20.4	4.8	12.8	0.701 (5)	33.0	20.5	5.7	15.3	0.034	75.8
	<i>S. pubens</i>	0.910 (4)	38.7	32.3	21.7	17.4	0.691 (6)	36.5	29.3	18.4	22.9	0.000	63.4
	<i>T. officinale</i>	1.000 (1)	26.4	20.9	17.2	16.4	0.943 (2)	21.1	18.0	9.4	16.4	0.000	77.2
	<i>T. pratense</i>	0.993 (2)	31.2	22.5	5.2	19.6	0.614 (8)	29.0	21.1	5.7	19.8	0.000	77.1

Table I. Continued

		2004 ¹					2005						
	Forage	Index ² (rk)	NDF	ADF	ADL	CP	Index ² (rk)	NDF	ADF	ADL	CP	BSA ³	DM D
August	<i>A. spicatum</i>						0.988 (2)	18.7	12.3	5.4	12.3	0.078	80.2
	<i>C. borealis</i>	0.362 (7)	33.9	-	-	9.9	0.692 (7)	34.4	27.1	10.4	11.2	0.000	70.8
	<i>C. stolonifera</i>						0.758 (4,5)	19.9	13.4	7.4	12.5	0.082	78.6
	<i>E. angustifolium</i>	0.702 (6)	25.3	22.6	7.6	12.2							
	<i>H. vulgare</i>	0.000 (8)	40.0	12.8	2.3	11.1							
	<i>M. sativa</i>	1.000 (1)	22.9	17.4	4.1	26.1	0.803 (3)	22.6	18.4	5.0	25.0	0.000	79.5
	<i>R. idaeus</i>	0.798 (5)	30.2	18.7	3.8	15.4	0.539 (8)	32.1	18.0	4.6	18.2	0.032	77.2
	<i>S. pubens</i>	0.939 (2)	27.1	19.6	10.9	19.8	0.699 (6)	23.7	22.0	16.7	18.1	0.000	72.1
	<i>T. officinale</i>	0.892 (3)	19.6	18.0	17.1	14.7	1.000 (1)	22.8	18.8	6.7	20.4	0.000	78.2
	<i>T. pratense</i>	0.823 (4)	30.9	22.0	11.8	23.4	0.758 (4,5)	30.5	24.3	10.6	21.6	0.000	72.4
September	<i>A. spicatum</i>						1.000 (1)	19.4	12.5	7.2	13.0	0.034	68.9
	<i>C. borealis</i>	0.413 (6)	34.2	-	-	8.2	0.806 (5)	34.5	24.6	2.4	10.6	0.000	61.2
	<i>C. stolonifera</i>						0.557 (7)	17.8	12.5	5.1	11.6	0.070	70.3
	<i>E. angustifolium</i>	0.154 (7)	37.5	28.9	11.4	9.1							
	<i>H. vulgare</i>	0.001 (8)	35.0	23.5	6.3	18.0							
	<i>M. sativa</i>	0.816 (2)	35.8	10.9	2.2	10.2	0.756 (6)	26.6	18.2	4.8	23.6	0.000	64.1
	<i>R. idaeus</i>	0.634 (4)	27.3	18.9	9.5	19.3	0.501 (8)	28.2	16.7	8.0	17.6	0.033	61.2
	<i>S. pubens</i>	0.600 (5)	36.5	21.9	9.1	14.4	0.978 (3)	21.1	14.6	10.1	18.4	0.003	68.8
	<i>T. officinale</i>	0.774 (3)	25.4	16.0	9.7	18.1	0.994 (2)	22.8	17.9	9.4	20.3	0.000	71.9
	<i>T. pratense</i>	1.000 (1)	25.5	17.6	4.0	22.9	0.837 (4)	37.0	25.2	8.3	20.5	0.000	67.0

Table I. Continued

	Forage	2004 ¹					2005						
		Index ² (rk)	NDF	ADF	ADL	CP	Index ² (rk)	NDF	ADF	ADL	CP	BSA ³	DM D
October	<i>A.spicatum</i>						0.792 (5)	18.1	13.1	6.4	9.5	0.061	79.9
	<i>C.borealis</i>	0.433 (5)	36.1	-	-	6.4	0.694 (7)	33.9	29.3	11.6	9.6	0.000	70.0
	<i>C. stolonifera</i>	0.424 (7)	16.3	13.1	6.9	9.9	0.738 (6)	17.4	12.0	7.6	11.2	0.065	79.4
	<i>H. vulgare</i>	0.077 (8)	35.4	8.6	2.2	9.9							
	<i>M. sativa</i>	0.765 (3)	26.0	18.0	8.3	18.9	1.000 (1)	24.0	16.5	4.5	29.6	0.000	79.5
	<i>R.idaeus</i>	0.421 (6)	34.4	22.0	4.3	8.3	0.507 (8)	28.4	17.5	3.7	12.9	0.000	79.2
	<i>S. pubens</i>	0.749 (4)	21.8	15.9	9.9	15.0	0.976 (3)	18.1	14.0	8.1	17.5	0.008	79.1
	<i>T.officinale</i>	0.818 (2)	22.8	-	-	24.9	0.996 (2)	24.4	16.5	10.4	21.1	0.000	75.2
	<i>T. pratense</i>	1.000 (1)	31.5	20.9	7.3	18.2	0.801 (4)	30.4	20.4	5.7	19.0	0.000	76.7

¹ Missing data are identified by a dash (-).

² Mean preference index of deer, i.e. n = 3 in 2004 and n = 5 in 2005.

³ mg of bovine serum albumin precipitated per mg of forage dry matter.

Table II. Mean content of neutral-detergent fibre (NDF), acid-detergent fibre (ADF), acid-detergent lignin (ADL), crude protein (CP), and dry-matter digestibility (DMD) of cultivated (C) and native (N) plants offered in cafeteria-trials to white-tailed deer from June to August 2005. Significantly different means are indicated in bold. ($p < 0.05$).

		NDF (%)	ADF (%)	ADL (%)	CP (%)	DMD (%)
June	C	25.1	19.3	23.9	19.7	68.2
	N	26.9	19.9	8.8	23.7	75.5
July	C	26.3	19.3	31.1	22.7	65.1
	N	26.6	19.7	30.8	15.9	65.2
August	C	26.3	19.8	37.5	23.3	63.5
	N	21.9	19.4	26.7	15.4	70.5
September	C	31.6	22.5	24.0	22.0	65.6
	N	23.6	19.3	34.0	15.2	67.0
October	C	26.7	18.0	20.8	24.3	69.6
	N	23.2	18.2	18.7	13.6	74.8

Table III. Akaike criteria (AIC_c), delta AIC (Δ_{AIC}), and AIC weight (Wght) of all models tested. Forage constituents are the independent variables and preference index is the dependent variable. Bold AIC_c , Δ_{AIC} , and Wght are best models; bold Δ_{AIC} only are alternative models ($\Delta_{AIC} \leq 2$). Dashes are missing data.

		2004			2005		
		AIC_c	Δ_{AIC}	Wght	AIC_c	Δ_{AIC}	Wght
June	NDF	2.47	1.24	0.35	-0.33	1.09	0.16
	ADF	-	-	-	-1.13	0.29	0.24
	ADL	-	-	-	-1.09	0.33	0.24
	CP	1.23	0.00	0.65	1.28	2.70	0.07
	DMD	-	-	-	-1.42	0.00	0.28
	NDF-CP	10.42	9.20	0.01	8.88	10.30	0.00
July	NDF	4.89	4.14	0.09	-3.33	1.04	0.21
	ADF	4.83	4.08	0.09	-2.86	1.50	0.17
	ADL	4.98	4.23	0.09	-2.06	2.31	0.11
	CP	0.75	0.00	0.71	-4.37	0.00	0.36
	DMD	-	-	-	-2.34	2.03	0.13
	ADF-CP	28.40	27.65	0.01	3.56	7.92	0.01
	NDF-ADL	9.48	8.73	0.00	17.69	22.05	0.00
	NDF-ADL-CP	9.77	9.02	0.00	4.56	8.92	0.00
	NDF-CP	14.20	13.45	0.01	5.82	10.18	0.00
August	NDF	3.35	0.00	0.50	-3.63	0.00	0.36
	ADF	5.40	2.04	0.18	-2.08	1.55	0.17
	ADL	6.13	2.78	0.12	-1.68	1.95	0.14
	CP	5.27	1.91	0.19	-1.48	2.15	0.12
	DMD	-	-	-	-2.42	1.21	0.20
	ADF-ADL	18.10	14.75	0.00	5.70	9.33	0.00
	ADF-ADL-CP	19.11	15.76	0.00	24.29	27.92	0.00
	ADF-CP	57.40	54.05	0.00	7.23	10.86	0.00
	ADL-CP	17.71	14.35	0.00	25.89	29.52	0.00
	NDF-ADL	59.15	55.79	0.00	7.65	11.28	0.00
	NDF-ADL-CP	14.99	11.64	0.00	5.62	9.25	0.00
	NDF-CP	17.97	14.61	0.00	7.25	10.88	0.00

Table III. Continued

		2004			2005		
		AIC _c	Δ_{AIC}	Wght	AIC _c	Δ_{AIC}	Wght
September	NDF	5.90	1.38	0.24	0.07	0.51	0.19
	ADF	4.51	0.00	0.47	0.10	0.53	0.18
	ADL	6.76	2.24	0.15	-0.44	0.00	0.24
	CP	6.95	2.44	0.14	0.01	0.45	0.19
	DMD	-	-	-	0.08	0.52	0.19
	ADF-ADL	18.36	13.85	0.00	8.88	9.32	0.00
	ADF-ADL-CP	59.98	55.46	0.00	8.78	9.22	0.00
	ADF-CP	18.16	13.65	0.00	9.35	9.79	0.00
	ADL-CP	20.41	15.89	0.00	27.42	27.86	0.00
	NDF-ADL	18.97	14.46	0.00	8.88	9.32	0.00
October	NDF	11.59	3.11	0.09	-1.20	1.82	0.16
	ADF	10.10	1.62	0.19	-0.96	2.06	0.14
	ADL	9.07	0.60	0.31	-0.87	2.15	0.14
	CP	8.47	0.00	0.42	-3.02	0.00	0.40
	DMD	-	-	-	-0.70	2.33	0.13
	ADF-ADL	37.06	28.58	0.00	7.76	10.79	0.00
	ADF-ADL-CP	55.82	47.35	0.00	5.06	8.08	0.01
	ADF-CP	36.00	27.53	0.00	19.01	22.03	0.00
	ADL-CP	37.36	28.88	0.00	7.72	10.74	0.00
	NDF-ADL	36.97	28.50	0.00	6.04	9.06	0.00
	NDF-ADL-CP	58.51	50.04	0.00	20.35	23.37	0.00
	NDF-CP	38.30	29.83	0.00	4.50	7.53	0.01

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Nous avons comme objectif principal d'établir les préférences alimentaires du cerf de Virginie en regard du contenu biochimique des plantes (e.g. protéines, énergie, fibres, tannins) et en fonction de la saison, donc des besoins physiologiques de l'animal qui varient au cours d'une année (Brown et Doucet 1991). Nous voulions d'abord vérifier si les cerfs allaient manifester des préférences distinctes lorsqu'on leur offrait différentes espèces de plantes dans un dispositif de type cafétéria, ou s'ils allaient manger de façon aléatoire. Nous avons énoncé comme prédiction que certaines espèces végétales seraient davantage consommées que d'autres, donc que les indices de préférence calculés dans nos tests seraient plus élevés pour certaines plantes que pour d'autres. Cette prédiction a été vérifiée puisque, en se fiant aux indices de préférences, les cerfs ont manifesté des préférences claires en consommant entièrement certaines espèces et en évitant complètement d'autres (Tableau I; Chapitre II). Des différences de préférence entre individus ont pu être observées au niveau des choix des espèces végétales consommées. Toutefois, une cohérence existe d'un individu à l'autre, particulièrement pour les plantes favorites ou encore celles évitées entièrement. Les différences apparaissent surtout pour les plantes qui ont obtenu des indices de préférence moyens.

Nous pensions ensuite que les choix pour les plantes seraient positivement reliés à leur teneur en énergie digestible ou en protéines, dans la mesure où la teneur en tannins serait faible. Nos résultats indiquent que les cerfs sélectionnent généralement les plantes aux quantités de protéines brutes et d'énergie digestibles plus élevées selon le moment dans leur

cycle annuel. En ce qui concerne les tannins, les faibles teneurs observées ne nous ont pas permis de conclure à ce chapitre, soit parce que les quantités étaient réellement faibles, ou parce que la précision des analyses de tannins que nous avons effectuées n'était pas suffisante. Que ce soit l'une ou l'autre des explications, il n'y a pas eu d'évitement des plantes contenant des tannins, même que celles où les quantités obtenues étaient les plus élevées étaient parfois parmi les plantes préférées, ou avaient au moins un indice de préférence moyen. Ces quantités restent inférieures (Robbins *et al.* 1987a, McArthur *et al.* 1993) ou comparables (Shipley et Felicetti 2002) à celles de quelques études qui ont analysé ce même paramètre.

Finalement, nous avons émis comme hypothèse que le facteur déterminant le choix varierait en fonction de la saison. Nous pensions que l'énergie digestible serait le facteur de choix à la fin de l'été et de l'automne, tandis que les protéines brutes seraient quant à elles privilégiées pendant la saison de croissance de ces animaux, *i.e.* à la fin du printemps et pendant l'été. Nos prédictions n'ont pas toutes été vérifiées puisque les protéines brutes ont été préférées à l'énergie pendant l'automne et à l'hiver (voir annexe 1), et l'énergie a été privilégiée pendant la saison de croissance des cerfs.

3.1 Préférences générales

Nous avons obtenu des relations entre les préférences et une constituante biochimique des plantes pour chaque mois où nous avons effectué des tests, sauf en septembre 2005. Certaines plantes sont prisées plus que d'autres et les niveaux de quelques constituantes biochimiques sont selon toute vraisemblance liés aux préférences observées.

Lorsque CP était notre meilleur modèle, le modèle alternatif était négativement lié aux fibres. À l'inverse, lorsque le meilleur modèle était lié négativement aux fibres, ou positivement à la digestibilité, CP était souvent le meilleur modèle alternatif. La digestibilité, ou l'énergie, ne sont peut-être pas vraiment dissociables des protéines. En effet, les besoins protéiques doivent être comblés simultanément avec les besoins en énergie; le contenu protéique de la diète doit augmenter à mesure que le contenu en énergie disponible augmente (Robbins 1993). Le ratio d'énergie digestible et d'azote (protéines) est important dans une nourriture puisqu'il affecte l'efficacité des micro-organismes du rumen (Van Soest 1994). L'utilisation optimale des protéines dans le rumen survient lorsque des sucres solubles complexes (e.g. hemicellulose) sont disponibles simultanément (Church 1975). Ainsi, une préférence pour une constituante n'existe peut-être pas sans la présence d'une autre constituante. Par conséquent, les modèles incluant plus d'une constituante sont à considérer.

Tous nos meilleurs modèles incluent seulement un paramètre. Les modèles à plusieurs paramètres n'ont pas obtenu de bon « pointage » car AIC_c pénalise pour l'ajout de variables dans un modèle. Les besoins nutritifs sont nombreux, alors un modèle incluant plusieurs variables est probablement plus réaliste pour expliquer les préférences qu'un modèle à une seule variable peut l'être. Les changements physiologiques de l'animal peuvent influencer les choix de diète (Brown et Doucet 1991), et il est prouvé que les ruminants captifs peuvent sélectionner, à travers la nourriture nouvelle, celle qui complète le mieux les besoins en macronutriments de leur diète basale (Wang et Provenza 1996), mais une constituante, déficiente ou non, n'aura probablement pas assez d'importance pour avoir

l'exclusivité dans les choix alimentaires effectués. Malgré cela, nos résultats ne vont pas en ce sens.

3.2 Synthèse

La compréhension de la réponse individuelle des plantes au broutement est centrale pour la gestion de l'abondance des populations et la productivité des plantes herbacées dans une région (Cash et Fulbright 2005). À l'inverse, cette même gestion peut-être faite en sachant ce qui attire un herbivore dans une plante en particulier à une certaine période de l'année, compréhension à laquelle contribue nos résultats pour le cerf de Virginie. Les préférences que nous avons observées indiquent que les cerfs cherchent à certaines périodes de l'année les plantes les plus concentrées en protéines, ou en énergie, plutôt que d'autres constituantes des plantes qui sont moins limitantes ou moins importantes pour l'animal. L'utilisation de l'habitat par le cerf peut donc varier en conséquence. Par exemple, lorsque la qualité des plantes décline à l'automne et que la disponibilité de la nourriture diminue en milieu forestier, les cerfs peuvent être plus enclin à sortir en milieu ouvert pour manger du trèfle ou de la luzerne, plus concentrés en protéines que les autres plantes à cette période de l'année (Tableau II, Chapitre 2). Dans cet exemple précis, on sait que les champs cultivés ne sont pas utilisés à faible densité de population (Daigle *et al.* 2004), mais que des dommages peuvent survenir avec des populations plus élevées (Richer *et al.* 2005). Même dans ce contexte, les cerfs hésiteront à sortir en milieu ouvert. Ils choisiront des moments où leur exposition est moins importante, *i.e.* lorsque la luminosité et le dérangement sont réduits (Rouleau *et al.* 2002). Nos résultats appuient aussi cet énoncé, puisque les plantes

de provenance agricoles n'étaient pas préférées aux plantes forestières, sauf si leur contenu était plus adéquat pour le cerf à une période précise. À contenu équivalent, un cerf ne s'exposera pas si un autre facteur (*e.g.* abondance de nourriture réduite en forêt) ne le pousse pas à le faire. Ainsi, en sachant ce qui attire le cerf dans telle ou telle plante en fonction de la période de l'année, et en connaissant aussi la densité de cerfs d'une région, on peut mieux prédire l'utilisation de l'habitat faite par l'espèce et potentiellement anticiper des dommages à un écosystème en fonction des fluctuations de populations. Dans le cas d'une espèce chassée comme les cerfs, la mesure de gestion la moins coûteuse implique une augmentation de la pression de chasse. Dans un environnement changeant où les nutriments essentiels ne sont pas nécessairement concentrés dans une seule espèce végétale (Westoby 1978), les herbivores doivent échantillonner tout au long de l'année afin de savoir quelles plantes répondent le mieux à leurs besoins, et comme la composition des plantes est variable sur une année (Lesage *et al.* 2000, Duncan *et al.* 2005), à quel moment ces espèces répondent à leurs besoins (Scott et Provenza 2000). À certains moments du cycle vital, des nutriments peuvent avoir une importance supérieure à d'autres, mais ces autres éléments ne perdront pas toute leur importance. Par conséquent, aucune espèce végétale ou aucune constituante ne peut être seule responsable des choix alimentaires effectués par l'animal. Nos modèles obtenus avec une seule variable reflètent un besoin particulier au moment où les tests ont été faits, mais plusieurs constituantes des végétaux seront probablement nécessaires pour expliquer la complexité des choix alimentaires.

3.3 Avenues de recherche

D'éventuels travaux pourraient reprendre le même genre de dispositif que celui de notre étude, mais plutôt qu'en enclos, des cerfs sauvages en nature pourraient être les sujets même si certains paramètres ne seraient plus sous contrôle (*e.g.* compétition, stress). Les cerfs de notre étude n'avaient pas les mêmes niveaux d'activité qu'un cerf en nature et leur comportement, bien que toujours sauvage, se distingue certainement des cerfs en nature. Ainsi, ces éventuels résultats en nature pourraient valider les nôtres et confirmeraient la validité de tests en milieu contrôlé avec des cerfs captifs pour faire le parallèle avec des cerfs sauvages.

Il pourrait aussi être intéressant de procéder comme l'avaient fait Berteaux *et al.* (1998), *i.e.* d'offrir des moulées de différentes compositions connues, mais plutôt que de s'intéresser à une période particulière, il faudrait étendre les tests sur toutes les saisons. Cette façon de faire permettrait l'obtention de réponses plus précises quant à l'importance d'une constituante par rapport à une autre, comme les protéines et les fibres, puisqu'on pourrait en contrôler leur quantité. L'effet des tannins pourrait également être étudié dans ce contexte.

Il sera aussi important à l'avenir que des études s'intéressent à des techniques de quantification et aux rôles d'autres composés secondaires que ceux étudiés actuellement. Leur nombre est élevé, et pour l'instant, peu ont un effet connu sur les herbivores.

Dans toutes ces avenues possibles, il sera important de considérer le moment de l'année pendant lequel on effectue l'étude et idéalement, de couvrir toutes les périodes du cycle vital de l'animal.

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Albon, S. D. & R. Langvatn. 1992. Plant phenology and the benefit of migration in a temperate ungulate. *Oikos*, 65: 502-513.
- Ammann, A. P., R. L. Cowan, C. L. Mothershead & B. R. Baumgardt. 1973. Dry matter and energy intake in relation to digestibility in white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 37: 195-201.
- Asleson, M. A., E. C. Hellgren & L. W. Varner. 1996. Nitrogen requirement for antler growth and maintenance in white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 60: 744-752.
- Asleson, M. A., E. C. Hellgren & L. W. Varner. 1997. Effects of seasonal restriction on antlerogenesis and body mass in adult male white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 61: 1098-1107.
- Asquith, T. N. & L. G. Butler. 1985. Use of dye-labeled protein as spectrophotometric assay for protein precipitants such as tannin. *Journal of Chemical Ecology*, 11: 1535-1544.
- Austin P. J., L. A. Suchar, C. T. Robbins & A. E. Hagerman. 1989. Tannin-binding proteins in saliva of deer and their absence in saliva of sheep and cattle. *Journal of Chemical Ecology*, 15: 1335-1347.

- Balgooyen, C. P. & D. M. Waller. 1995. The use of *Clintonia borealis* and other indicators to gauge impacts of white-tailed deer on plant communities in northern Wisconsin. *Natural Areas Journal*, 15: 308-318.
- Bergvall, U. A. & O. Leimar. 2005. Plant secondary compounds and the frequency of food types affect food choice by mammalian herbivores. *Ecology*, 86: 2450-2460.
- Berteaux, D., M. Crête, J. Huot, J. Maltais & J.-P. Ouellet. 1998. Food choice by white-tailed deer in relation to protein and energy content of the diet: a field experiment. *Oecologia*, 115: 84-92.
- Blair, R. M., H. L. Short & E. A. Epps, Jr. 1977. Seasonal nutrient yield and digestibility of deer forage from young pine plantation. *Journal of Wildlife Management*, 41: 667-676.
- Boucher, S., M. Crête, J.-P. Ouellet, C. Daigle & L. Lesage. 2004. Large-scale trophic interactions: white-tailed deer growth and forest understory. *Ecoscience*, 11: 286-295.
- Brown, D. T. & G. J. Doucet. 1991. Temporal changes in winter diet selection by white-tailed deer in a northern deer yard. *Journal of Wildlife Management*, 55: 361-376.
- Bryant, F. C. & P. J. Kuropat. 1980. Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates: the role of plant chemistry. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 11: 261-285.
- Bryant, J. P., P. B. Reichardt & T. P. Clausen. 1992. Chemically mediated interactions between woody plants and browsing mammals. *Journal of Range Management*, 45: 18-24.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 2004. Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, 33: 261-304.

- Cash, V. W. & T. E. Fulbright. 2005. Nutrient enrichment, tannins, and thorns: effects on browsing of shrubs seedling. *Journal of Wildlife Management*, 69: 782-793.
- Chiba, H. 1991. Japanese serow in northern Alps. Pages 9-37 *in* Omachi alpine Museum (Eds.), *The Serows*. Shinano Mainichi Shinbun, Nagano.
- Church, D. C. 1975. Digestive physiology and nutrition of ruminants. Volume I. 2nd edition. O & B Books, Corvallis, Oregon.
- Clausen, T. P., F. D. Provenza, E. A. Burritt, P. B. Reichardt & J. P. Bryant. 1990. Ecological implication of condensed tannin structure: a case study. *Journal of Chemical Ecology*, 12: 2117-2131.
- Cooper S. M., N. Owen-Smith & J. P. Bryant. 1988. Foliage acceptability to browsing ruminants in relation to seasonal changes in leaf chemistry of woody plants a South Africa Savanna. *Oecologia*, 75: 336-342.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J.-P. Tremblay, C. Dussault & D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 113-147.
- Cowan, R. L., J. S. Jordan, J. L. Grimes & J. D. Gill. 1970. Comparative nutritive values of forage species. Pages 48-56 *in* Range and wildlife habitat evaluation, a research symposium. U. S. Dep. Agr. Forest Serv. Misc. Pub. 1147.
- Crawford H. S. 1982. Seasonal food selection and digestibility by tame white-tailed deer in central Maine. *Journal of Wildlife Management*, 46: 974-982.

- Crête, M. & C. Daigle. 1999. Management of indigenous North American deer at the end of the 20th century in relation to large predators and primary production. *Acta Veterinaria Hungarica*, 47: 1-16.
- Crête, M., J.-P. Ouellet & L. Lesage. 2001. Comparative effects on plants of caribou / reindeer, moose and white-tailed deer herbivory. *Arctic*, 54: 407-417.
- Daigle, C., M. Crête, L. Lesage, J.-P. Ouellet & J. Huot. 2004. Summer diet of two white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, populations living at low and high density in southern Québec. *Canadian Field-Naturalist*, 118: 360-367.
- Danell, K., P. M. Utsi, T. Palo & O. Eriksson. 1994. Food plant selection by reindeer during winter in relation to plant quality. *Ecography*, 17: 153-157.
- Deguchi, Y., S. Sato & K. Sugawara. 2001. Relationship between some chemical components of herbage, dietary preference and fresh herbage intake rate by the Japanese serow. *Applied Animal Behaviour Science*, 73: 69-79.
- DelGiudice G. D., L. D. Mech, K. E. Kunkel, E. M. Gese & U. S. Seal. 1992. Seasonal patterns of weight, haematology, and serum characteristics of free-ranging female white-tailed deer in Minnesota. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 974-983.
- Dumont, A., J.-P. Ouellet & M. Crête. 1998. Caractéristiques des peuplements forestiers recherchés par le cerf de Virginie en hiver à la limite nord de son aire de répartition. *Canadian Journal Zoology*, 76: 1024-1036.
- Dumont A., J.-P. Ouellet, M. Crête & J. Huot. 2005. Winter foraging strategy of white-tailed deer at the northern limit of its range. *Ecoscience*, 12: 476-484.

- Duncan, A. J., S. A. Reid, V. Thoss, & D. A. Elston. 2005. Browse selection in response to simulated seasonal changes in diet quality through postingestive effects. *Journal of Chemical Ecology*, 31: 729-744.
- Forsyth, D. M., S. J. Richardson & K. Menchenton. 2005. Foliar fibre predicts diet selection by invasive Red Deer (*Cervus elaphus scoticus*) in a temperate New Zealand Forest. *Functional Ecology*, 19: 495-504.
- Freeland, W. J. & D. H. Jansen. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *American Naturalist*, 108: 269-289.
- French, C. E., L. C. McEwen, N. D. Magruder, R. H. Ingram & R. H. Smith. 1956. Nutrient requirements for growth and antlers development of white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 20: 221-232.
- Gosselin, M.-J. 1994. Plan de gestion du cerf de Virginie au Québec 1995-1999, zone 5. Ministère de l'Environnement et de la Faune, rapport 94-2502-5-11.
- Hagerman, A. E. & C. T. Robbins. 1993. Specificity of tannin-binding salivary proteins relative to diet selection by mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 628-633.
- Hanley, T. A. 1982. The nutritional basis for food selection in ungulates. *Journal of Range Management*, 35: 146-151.
- Hanley, T. A., C. T. Robbins, A. E. Hagerman & C. McArthur. 1992. Predicting digestible protein and digestible dry matter in tannin-containing forages consumed by ruminants. *Ecology*, 73: 537-541.
- Hanley, T. A. 1997. A nutritional view of understanding and complexity in the problem of diet selection by deer (Cervidae). *Oikos*, 79: 209-218.

- Healy, W. M., D. S. deCalesta & S. L. Stout. 1997. A research perspective on white-tailed deer overabundance in the northeastern United States. *Wildlife Society Bulletin*, 25: 259-263.
- Holter, J. B., H. H. Hayes & S. H. Smith. 1979. Protein requirement of yearling white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 43: 872-879.
- Horsley, S. B., S. L. Stout & D. S. deCalesta. 2003. White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecological Applications*, 13: 98-118.
- Horsley, S. B. & D. A. Marquis. 1983. Interference by deer and weeds with Allegheny hardwood reproduction. *Canadian Journal of Forest Research*, 13: 61-69.
- Hudson, R. J. 1987. Nutritional Ecology: the effects of feeding wild ungulates. Workshop proceedings, University of Saskatchewan, Saskatoon. 121-127.
- Huot, J., F. Potvin & M. Bélanger. 1984. Southeastern Canada. Chapitre 13 *in* White-tailed deer, Ecology and Management. Edité par L.K. Halls. Stackpole Books, Harrisburg, PA.
- Hurvich, C. M. & C.-L. Tsai. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, 76: 297-307.
- Hurvich, C. M. & C.-L. Tsai. 1995. Model selection for extended quasi-likelihood models for small samples. *Biometrics*, 51: 1077-1084.
- Jensen, P. G., P. J. Pekins & J. B. Holter. 1999. Compensatory effect of the heat increment of feeding on thermoregulation costs of white-tailed deer fawns in winter. *Canadian Journal of Zoology*, 77: 1474-1485.

- Kolhmann, S. G. & K. L. Risenhoover. 1994. Spatial and behavioural response of white-tailed deer to forage depletion. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 506-513.
- Langvatn R. & T. A. Hanley. 1993. Feeding-patch choice by red deer in relation to foraging efficiency: an experiment. *Oecologia*, 95: 164-170.
- Lesage, L., M., Crête, J. Huot & J.-P. Ouellet. 2000. Quality of plant species utilized by northern white-tailed deer in summer along a climatic gradient. *Ecoscience*, 7: 439-451.
- Lesage, L., M. Crête, J. Huot & J.-P. Ouellet. 2002. Use of forests maps versus field surveys to measure summer habitat selection and sexual segregation in northern white-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, 80: 717-726.
- MacArthur, C., C. T. Robbins, A. E. Hagerman & T. A. Hanley. 1993. Diet selection by a ruminant generalist browser in relation to plant chemistry. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 2236-2243.
- Magruder, N. D., C. D. French, L. C. McEwen & R. W. Swift. 1957. Nutritional requirements of white-tailed deer for growth and antler development. II: Experimental results of the third year. *Pennsylvania State University Bulletin*, 628.
- Mautz, W. W., H. Silver, J. B. Holster, H. H. Hayes & W. E. Urban. 1976. Digestibility and related nutritional data for seven northern deer browse species. *Journal of Wildlife Management*, 40: 630-638.
- Miller, S. G., S. P. Bratton & J. Hadidian. 1992. Impact of white-tailed deer on endangered and threatened vascular plants. *Natural Areas Journal*, 12: 67-74.

- Miller, K. V., L. I. Muller & S. Demarais. 2003. White-tailed deer. Pages 906-930 in G.A. Feldhammer, B.C. Thompson, and J.A. Chapman, eds., *Wild Mammals of North America*, 2nd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Moen, A. N. 1976. Energy conservation by white-tailed deer in the winter. *Ecology*, 57: 192-198.
- Nixon, C. M., L. P. Hansen, P. A. Brewer & J. E. Chelsvig. 1991. Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. *Wildlife Monographs*, 118: 1-77.
- Owen-Smith, N. & S. M. Cooper. 1987. Palatability of woody plants to browsing ruminants in a South African savanna. *Ecology*, 68: 319-331.
- Owen-Smith, R. N. 1988. Body size and feeding ecology. Chapitre 6 in *Megaherbivores*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Parker, K. L., M. P. Gillingham, T. A. Hanley & C. T. Robbins. 1999. Energy and protein balance of free-ranging black-tailed deer in natural forest environment. *Wildlife Monographs*, 142: 1-48.
- Parker, K. L. 2003. Advances in the nutritional ecology of cervids at different scales. *Écoscience*, 10: 395-411.
- Parkinson, J. A. & S. E. Allen. 1975. A wet oxydation procedure for the determination of nitrogen and mineral nutrients in biological material. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 6: 1-11.
- Potvin F. 1994. Plan de gestion du cerf de Virginie au Québec 1995-1999. Le système de suivie. Gouvernement du Québec, Québec.

- Provenza, F. D. 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *Journal of Range Management*, 48: 2-17.
- Quikchem Method 13-107-06-2-D. Determination of total Kjeldahl Nitrogen in soils and plants by flow injection analysis. Zellweger Analytic, inc. Lachat Instruments Division. Milwaukee, WI.
- Reid, R. L., G. A. Jung & W. V. Thyne. 1988. Relationships between nutritive quality and fiber components of cool season and warm season forages: a retrospective study. *Journal of Animal Science*, 66: 1275-1291.
- Richer, M.-C., J.-P. Ouellet, L. Lapointe, M. Crête & J. Huot. 2005. Impacts of white-tailed deer grazing in hay fields of southern Québec. *Wildlife Society Bulletin*, 33: 1274-1281.
- Robbins, C. T. 1993. *Wildlife feeding and nutrition*. 2nd ed. Academic Press. New York.
- Robbins, C. T., S. Mole, A. E. Hagerman & T. A. Hanley. 1987a. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in dry matter digestion? *Ecology*, 68: 1606-1615.
- Robbins, C. T., T. A. Hanley, A. E. Hagerman, O. Hjeljord, D. L. Baker, C. C. Schwartz & W. W. Mautz. 1987b. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. *Ecology*, 68: 98-107.
- Rodgers, A. R. 1990. Evaluating preference in laboratory studies of diet selection. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 188-190.
- Rooney, T. P. & D. M. Waller. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 181: 165-176.

- Rouleau, I. 2001. Réponses comportementales de cerfs de Virginie agro-forestiers à une rareté de nourriture estivale. Mémoire de maîtrise, UQAR.
- Rouleau, I., M. Crête & J.-P. Ouellet. 2002. Contrasting the summer ecology of white-tailed deer inhabiting forest and a rural landscape. *Ecoscience*, 9: 459-469.
- Rue III, L. L. 1978. The deer of North America. Outdoor Life Books, Crown, NY.
- Sauvé, D. G. & S. D. Côté. 2007. Winter forage selection in white-tailed deer at high density: balsam fir is the best of a bad choice. *Journal of Wildlife Management*, 71: in press.
- Schwartz, C. C. & N. T. Hobbs. 1985. Forage and range evaluation. Pages 25-51 *in* R. J. Hudson and R. G. White (eds.). Bioenergetics of wild herbivores. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Scott, L. L. & F. D. Provenza. 2000. Lambs fed protein or energy imbalanced diets forage in locations and on foods that rectify imbalances. *Applied Animal Behavior Science*, 68: 293-305.
- Shipley L. A. & L. Felicetti. 2002. Fiber digestibility and nitrogen requirements of Blue duikers (Cephalophus monticola). *Zoo Biology*, 21: 123-134.
- Skinner W. R. & E. S. Telfer. 1974. Spring, summer and fall foods of deer in New Brunswick. *Journal of Wildlife Management*, 38: 210-214.
- Spalinger, D. E. 2000. Nutritional Ecology. Pages 108-139 *in* S. Demarais and P. R. Krausman, eds. Ecology and management of large mammals in North America. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.

- Stephen D. W. & J. R. Krebs. 1986. Foraging theory. Princeton University Press. Princeton.
- Stromayer, K. A. K. & R. J. Warren. 1997. Are overabundant deer herds in the eastern United States creating alternate stable states in forest plant communities? *Wildlife Society Bulletin*, 25: 227-34.
- Suttie, J. M. & J. R. Webster. 1995. Extreme seasonal growth in arctic deer: comparisons and control mechanisms. *American Zoologist*, 35: 215-221.
- Swihart, R. K. & P. M. Picone. 1998. Selection of mature growth stages of coniferous browse in temperate forests by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *American Midland Naturalist*, 9: 269-274.
- Thompson, C. B., J. B. Holter, H. H. Hayes, H. Silver & W. E. Urban, Jr. 1973. Nutrition of white-tailed deer. I. Energy requirements of fawns. *Journal of Wildlife Management*, 37: 301-311.
- Tilghman, N. G. 1989. Impacts of white-tailed deer on forest regeneration in northwestern Pennsylvania. *Journal of Wildlife Management*, 13: 524-532.
- Tixier, H., P. Duncan, J. Scehovic, A. Yani, M. Gleizes & M. Lila. 1997. Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diet. *Journal of Zoology*, 242: 229-245.
- Torti, S. D., M. D. Dearing & T. A. Kursari. 1995. Extraction of phenolic compound from fresh leaves: a comparison of methods. *Journal of Chemical Ecology*, 21: 117-125.
- Tremblay, J. 1981. Qualité de la nourriture d'été du cerf de Virginie à l'île d'Anticosti. Thèse de maîtrise. Université Laval, Québec, QC. 106pp.

- Ullrey, D. E. 1983. Nutrition and antler development in white-tailed deer. Pages 49-58 in R. D. Brown, ed. Antler development in the cervidae. Ceasar Kleberg Wildl. Res. Inst., Kingsville, Tex.
- Ullrey, D. E., W. G. Youatt, H. E. Johnson, L. D. Fay & B. L. Bradley. 1967. Protein requirement of white-tailed deer fawns. *Journal of Wildlife Management*, 31: 679-685.
- Van Soest, P. J. 1967. Development of a comprehensive system of feed analysis and its application to forages. *Journal of Animal Science*, 26: 119-128.
- Van Soest, P. J. 1994. *Nutritional Ecology the Ruminant*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Van Soest, P. J. & R. H. Wine. 1967. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. Determination of plant cell wall constituents. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists*, 50: 50-55.
- Varner, L. W. & H. G. Hugues. 1991. *South Texas ranching—a profile. Wildlife management handbook*. II-B 7 - II-B 10. Texas A&M University, College Station, USA.
- Vercauteren, K. C. & S. E. Hygnstrom. 1998. Effects of agricultural activities and hunting on home ranges of female white-tailed deer. *Journal of wildlife management*, 62: 280-285.
- Verme L. J. & D. E. Ullrey. 1984. Physiology and nutrition. Pages 91-118 in white-tailed deer ecology and management. Edited by L.K. Halls. Stackpole Books, Harrisburg, Pa.
- Waller, D. M. & W. S. Alverson. 1997. The white-tailed deer: a keystone herbivore. *Wildlife Society Bulletin*, 25: 217-226.

- Wambolt, C. L. 2004. Browsing and plant age relationships to winter protein and fiber of big sagebrush subspecies. *Journal of Range Management*, 57: 620-623.
- Wang, J. & F. D. Provenza. 1996. Food preference and acceptance of novel foods by lambs depend on the composition of the basal diet. *Journal of Animal Science*, 74: 2349-2354.
- Weckerly, F. W. & M. L. Kennedy. 1992. Examining hypotheses about feeding strategies of white-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 432-439.
- Westoby, M. 1978. What are the biological bases of varied diet? *American Naturalist*, 112: 627-631.
- Wilhmurst, J. F., & J. M. Fryxell. 1995. Patch selection by red deer in relation to energy and protein intake: A re-evaluation of Langvatn and Hanley's (1993) results. *Oecologia*, 104: 297-300.
- Wilhmurst, J. F., J. M. Fryxell, & R. J. Hudson. 1995. Forage quality and patch choice by wapiti (*Cervus elaphus*). *Behavioral Ecology*, 6: 209-217.

ANNEXE I

TESTS DE PRÉFÉRENCES HIVERNAUX

Les tests qui se sont déroulés au cours de l'hiver, en février, comportaient des différences au niveau du protocole expérimental en comparaison aux autres tests. Nous utilisions 40 grammes par espèce au cours des autres saisons, un poids irréaliste avec des ramilles et bourgeons pour le nombre de test que nous effectuions. Aussi, à cause de déplacements d'enclos des cerfs à l'élevage, nous n'avons pas été en mesure d'avoir un groupe d'individus homogènes comme pour les autres saisons. Les âges des cerfs différaient pour cette période. Pour ces deux raisons qui font que les tests hivernaux étaient moins rigoureux, nous avons préféré ne pas introduire cette partie dans le manuscrit et présenter les résultats et leur interprétation dans une section à part.

MÉTHODES

En février, les ramilles de huit espèces de plantes (*Acer pensylvanicum*, *Acer spicatum*, *Betula papyrifera*, *Cornus stolonifera*, *Populus tremuloides*, *Prunus pensylvanica*, *Rubus idaeus*, et *Sambucus pubens*,) ont été disposées en densité similaire sur huit blocs de neige utilisés pour remplacer la mangeoire compartimentée. Plutôt que d'utiliser le poids comme mesure de consommation, nous avons utilisé le nombre de bouchées prises par espèce. Une consommation totale (100%) était considérée pour l'espèce sur laquelle le plus grand nombre de bouchée avait été pris. Ce nombre de bouchée le plus élevé a ensuite été utilisé pour calculer le pourcentage de consommation des sept autres espèces utilisées dans le même test. Une consommation totale était aussi considérée lorsque toutes les ramilles

étaient broutées sur une espèce, même si un nombre de bouchée inférieur avait été pris. Le calcul de l'indice de préférence était fait de la même façon, *i.e.* à partir du pourcentage de consommation d'une espèce en fonction du temps.

RÉSULTATS

L'espèce qui a été largement préférée à toutes les autres et par tous les cerfs est *S. pubens* (Tableau A). Le meilleur modèle obtenu est une relation positive entre l'indice de préférence et les protéines brutes (Tableau B), relation qui repose entièrement sur la teneur protéique d'une seule espèce, *S. pubens*. Par conséquent, la relation ne tient plus sans cette donnée (Figure A).

DISCUSSION

Les indices de préférence calculés pour nos cerfs ont variés en fonction d'une constituante de plante, validant ainsi notre hypothèse principale. Toutefois, nous avons prédit que les préférences seraient positivement liées à l'énergie digestible puisqu'elle est indispensable à la survie des cerfs en hiver (DelGiucide *et al.* 1992), mais c'est plutôt les protéines qui ont été la source d'influence. Les protéines brutes dans le brout hivernal (7-8%) sont généralement en quantité suffisante pour maintenir la condition corporelle des cerfs (French *et al.* 1956, Magruder *et al.* 1957), tandis que l'énergie disponible pour les cerfs est à son niveau le plus faible de l'année (Moen 1976). Les résultats de Jensen *et al.* (1999) ont d'ailleurs démontrés que une diète au DMD élevé était corrélée à un haut taux de

consommation par cerfs de Virginie. C'est pour ces raisons que nous avons prédit que l'énergie serait privilégiée plutôt que les protéines.

À cette période de l'année, le contenu en protéines brutes est typiquement sous la barre du 8 % (cette étude, Schwartz et Hobbs 1985). Une faible augmentation dans le contenu protéique pourrait faire une différence importante pour un cerf qui choisit entre plusieurs nourritures de faible qualité (Swihart et Picone 1998). *S. pubens* a surclassé les autres espèces au niveau des préférences. Selon nos analyses, la plante était moins fibreuse et son contenu protéique nettement plus élevé que les autres (Tableau A). Cette plante a possiblement offert un avantage nutritionnel aux cerfs. Un surplus de protéine dans la diète peut ralentir la perte de poids associée aux rigueurs de l'hiver (Swihart et Picone 1998) et permettre aux cerfs d'entamer la saison de croissance suivante avec un déficit protéique plus faible.

Un facteur à considérer qui met un bémol à l'interprétation précédente est le fait que les cerfs étaient nourris avec de la moulée et du foin pendant l'hiver. Bien qu'ils s'alimentent moins pendant cette saison, comme les cerfs sauvages, ils avaient quand même accès à volonté à de la nourriture en ayant à se déplacer moins. Par conséquent, ils ne sont probablement pas carencés comme des cerfs en nature, d'autant plus qu'en février, les cerfs sont encore en assez bonne condition corporelle. Bien que ce fait nuance un peu les résultats obtenus, *S. pubens* a été l'espèce hautement préférée dans nos tests et son contenu protéique élevé semble expliquer le résultat.

Tableau A. Indice de préférence moyen (n = 5) et son rang, fibres résistantes au détergent neutre (NDF), fibres résistantes au détergent acide (ADF), lignine résistante au détergent acide (ADL), protéines brutes (PB), sérum d'albumine bovine (BSA) et digestibilité de la matière sèche (DMD) des plantes offertes au cerf de Virginie dans des tests de type cafétéria en février 2005. Les constituantes sont exprimées en pourcentage de la matière sèche.

Espèce	Indice (rg)	NDF	ADF	ADL	CP	BSA ¹	DMD
<i>A. pensylvanicum</i>	0.490 (2)	46.3	34.6	11.8	6.9	0.000	63.8
<i>A. spicatum</i>	0.300 (5)	46.3	37.9	14.3	4.9	0.000	61.2
<i>B. papyrifera</i>	0.426 (3)	46.9	39.0	21.5	7.6	0.000	54.5
<i>C. stolonifera</i>	0.257 (6)	58.9	53.1	31.4	4.1	0.078	38.9
<i>P. tremuloides</i>	0.322 (4)	51.2	43.7	23.2	6.4	0.000	50.4
<i>P. pensylvanica</i>	0.178 (7)	35.6	26.8	9.1	7.8	0.000	71.5
<i>R. idaeus</i>	0.097 (8)	50.5	41.4	16.1	7.1	0.000	57.0
<i>S. pubens</i>	1.000 (1)	39.5	32.7	13.7	16.6	0.000	65.3

¹ mg de sérum d'albumine bovine précipité par mg de matière sèche.

Tableau B. Critère d'Akaike (AIC_c), delta AIC (Δ_{AIC}), et poids AIC (Pds) de tous les modèles testés pour le mois de février 2005. Les constituantes des végétaux sont les variables indépendantes, l'indice de préférence la variable dépendante. Le modèle en gras est le meilleur obtenu.

	AIC_c	Δ_{AIC}	Pds
NDF	2.17	3.88	0.09
ADF	2.35	4.05	0.08
ADL	2.56	4.26	0.08
CP	-1.70	0.00	0.64
DMD	2.42	4.12	0.08
ADF-CP	7.25	8.95	0.01
ADL-CP	7.20	8.90	0.01
DMD-CP	7.20	8.90	0.01
NDF-CP	7.18	8.88	0.01

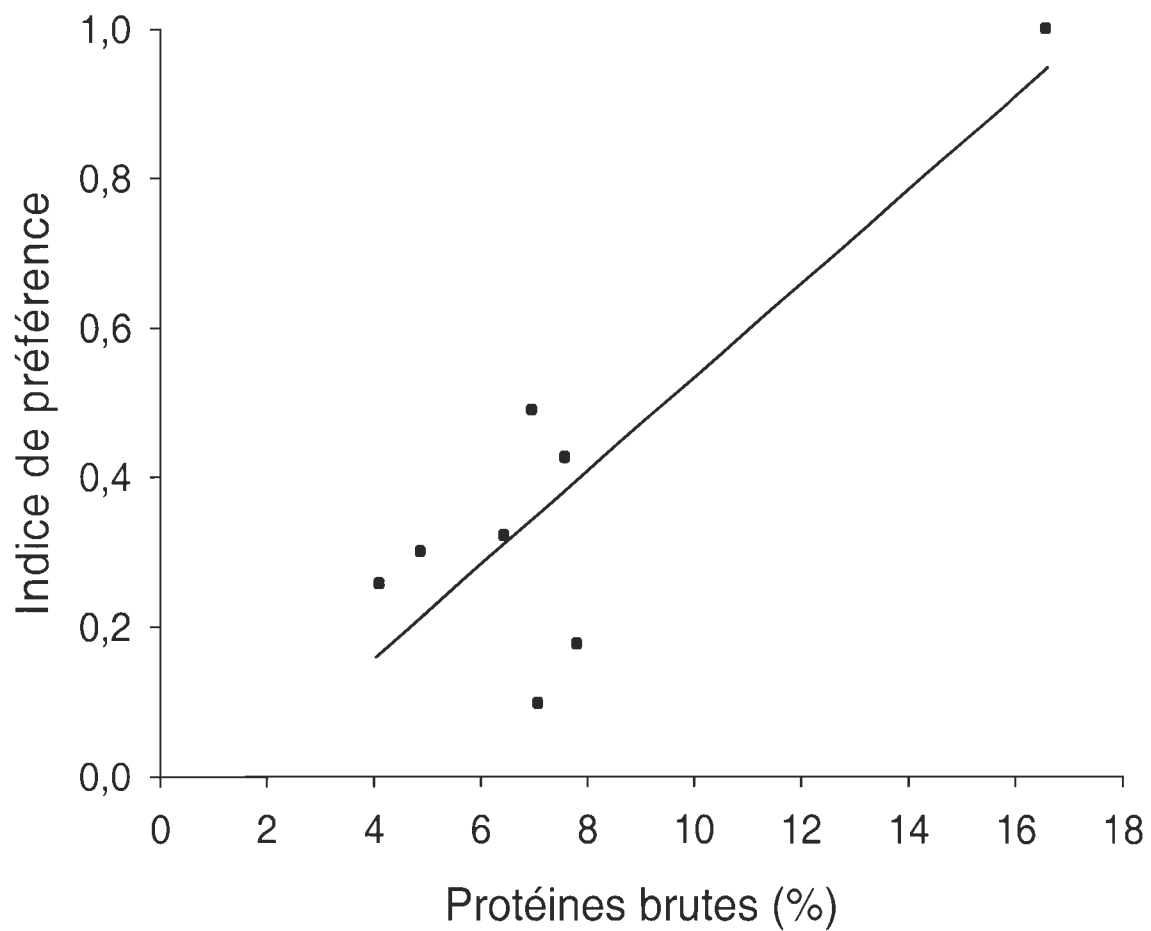


Figure A. Meilleur modèle (selon Δ_{AIC}) expliquant l'indice de préférence pour les espèces végétales offertes dans des tests de type cafétéria à des cerfs de Virginie en février 2005.